



HAL
open science

Biologie de reproduction d'une population de Perdrix rochassière *Alectoris graeca saxatilis* x *Alectoris rufa rufa* dans les Alpes méridionales

Ariane Bernard-Laurent

► **To cite this version:**

Ariane Bernard-Laurent. Biologie de reproduction d'une population de Perdrix rochassière *Alectoris graeca saxatilis* x *Alectoris rufa rufa* dans les Alpes méridionales. *Revue d'Écologie*, 1990, 45 (4), pp.321-344. hal-03529061

HAL Id: hal-03529061

<https://hal.science/hal-03529061v1>

Submitted on 17 Jan 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

SITE D'ÉTUDE ET MÉTHODES

1. — SITE D'ÉTUDES

Le biotope de moyenne montagne qui abrite la population de Perdrix rochassières étudiée est situé sur la commune de Pierlas, à l'extrémité sud des Alpes françaises (44° 2' N, 7° 2' E). L'habitat des perdrix, qui s'étend de 800 à 2 100 m selon la saison, se caractérise par une végétation basse : landes à Buis (*Buxus sempervirens*), à Genêt cendré (*Genista cinerea*) et Lavande (*Lavandula officinalis*), pelouses entrecoupées de pierriers et de barres rocheuses. L'habitat de reproduction, situé entre 1 200 et 1 850 m, est dominé par le faciès de landes. L'observation directe des Perdrix rochassières est extrêmement difficile en raison du milieu buissonnant et accidenté qu'elles occupent, mais aussi du fait de leur comportement farouche et de l'homochromie de leur plumage. C'est pourquoi le radiopistage a été utilisé. Le site d'étude fait l'objet de recensements annuels (dénombrement des mâles au chant en mai et recensement de toutes les perdrix en août avec chiens d'arrêt). Les densités printanières de mâles ainsi que les densités à la mi-août après reproduction, de 1982 à 1986, sont données dans un précédent travail (Bernard-Laurent, 1987).

2. — CAPTURE, MARQUAGE ET DESCRIPTION DES PERDRIX

La capture et le marquage des perdrix à l'aide d'émetteurs ont été décrits dans de précédents travaux (Bernard-Laurent, 1989 ; Bernard-Laurent et Gossmann, 1989).

Chaque oiseau, équipé d'un émetteur, a fait l'objet d'une description de son plumage selon un protocole décrit par Bernard-Laurent (1984), qui permet de calculer pour chaque individu un indice d'hybridation (Ih) d'une valeur comprise entre 0 (phénotype Perdrix rouge) et 10 (phénotype Bartavelle). En avril, les subadultes (oiseaux nés l'année précédente) ont été distingués des adultes (âgés de 21 mois ou plus) par l'aspect de leurs 2 rémiges primaires à extrémités plus usées et plus pointues. Le sexe des perdrix a été déterminé à l'aide de plusieurs critères (présence d'ergots, longueur de l'aile pliée, examen du cloaque).

L'échantillon d'oiseaux marqués suivis par radio-pistage pendant 4 saisons de reproduction (1985 à 1988) se compose de 16 mâles et de 19 femelles, mais la taille de l'échantillon varie selon le type de données recueillies.

3. — PROTOCOLE DE RECUEIL DES DONNÉES

3.1. — *Suivi des nids*

La découverte de nids par radiopistage a permis d'établir la chronologie de la nidification et de déterminer la grandeur des pontes, leur devenir et leur taux d'éclosion. Pour éviter de perturber la reproduction, les nids n'ont pas été recherchés pendant la ponte. Ils ont, en général, été découverts le premier jour de couvain de sorte que la chronologie de la nidification a été établie à partir de cette date et non pas à partir de la date de ponte du premier œuf, comme c'est

généralement la règle. Pendant la couvaison, les nids furent contrôlés quotidiennement à distance par radiopistage de sorte que les dates de destruction des nids ou celles de leur éclosion sont connues avec précision. Des dates d'éclosion ont aussi été obtenues en capturant entre 1983 et 1988 des poussins dont l'âge a été estimé par référence au tableau biométrique de Menzendorf (1974).

La réussite de la couvaison a été estimée par la méthode de Mayfield (1975) selon la formule : $s = (1-a/b)^n \times 100$, où a = nombre de pontes détruites pendant la couvaison, b = nombre de jours d'exposition pour l'ensemble des nids, n = durée d'incubation pour l'espèce, soit 25 jours pour la Perdrix rochassière. Selon cette méthode, le taux de réussite journalier des nids (1-a/b) est supposé être constant durant toute la couvaison.

3.2. — *Taux de survie des poussins*

Les taux de survie des poussins âgés de moins d'1 mois, et de 1 à 2 mois, ont été calculés selon la méthode de Trent et Rongstad (1974) à partir du suivi de 7 nichées dont l'adulte était équipé d'un émetteur. Les nichées étaient levées tous les 3-4 jours à l'aide d'un chien d'arrêt afin de dénombrer les poussins. Cependant, les pertes en poussins ne sont pas connues avec précision jusqu'au 12^e jour, tant que les poussins ne sont pas capables de voler. Les différences de taux de survie entre le premier et le second mois furent testées par la méthode de Johnson (1979).

3.3. — *Aspects comportementaux de la reproduction*

Les relations entre partenaires (formation et stabilité des couples, relations spatiales pendant l'incubation et l'élevage des jeunes) ont été étudiées en localisant les oiseaux par radiopistage 5 fois par semaine, par approche à une distance de 30 à 60 m. Ces localisations ont permis en particulier de délimiter le domaine vital utilisé par le couple avant la couvaison, qui sera appelé territoire de reproduction ou de précouvaison. Le centre du territoire de précouvaison correspond à la médiane de toutes les localisations ayant servi à sa délimitation.

En outre, la recapture de quelques perdrix a permis de prolonger le suivi individuel au-delà d'un an et d'étudier la fidélité interannuelle au territoire de reproduction. La distance entre les territoires occupés par un oiseau deux printemps consécutifs correspond à la distance en ligne droite séparant les centres des deux territoires.

L'efficacité de la protection offerte par le couvert du nid a été décrite à l'aide de la mire de Jones (1968) qui permet de déterminer un indice de visibilité selon deux angles de visée (45° et 0°).

La possibilité d'observation à distance, à l'aide d'un télescope (grossissement 30 × 60), de 2 des nids suivis a permis d'étudier les comportements des oiseaux couveurs lors des sorties et retours au nid, ainsi que pendant leur alimentation.

RÉSULTATS

1. — *CHRONOLOGIE DE LA REPRODUCTION*

1.1. — *Date de formation des couples*

En hiver, les perdrix vivent en groupes. Au printemps ces groupes se dissocient et les couples se forment progressivement. Grâce au suivi individuel, les

dates d'appariement de 13 perdrix sont connues à un jour près (Fig. 1). Les premiers couples se forment dès la mi-mars et les plus tardifs fin avril, la date médiane de formation des couples étant le 29 mars. Nos données suggèrent que les adultes pourraient s'apparier plus tôt que les subadultes, cette tendance restant toutefois à confirmer.

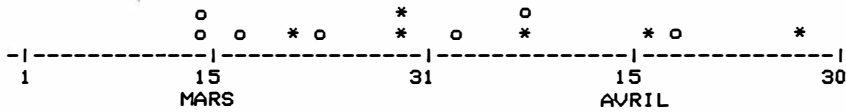


Figure 1. — Dates d'appariement de sept perdrix adultes (o) et de six perdrix subadultes (*).

1.2. — *Epoques de la couvaison et des éclosions*

Le radiopistage de couples a montré le comportement de double ponte chez les femelles de Perdrix rochassière, celles-ci pouvant déposer successivement 2 pontes dans 2 nids dont l'un est incubé par le mâle. Les dates du premier jour de couvaison connues avec précision concernent 4 nids couvés par des mâles et 10 nids couvés par des femelles. Toutes années confondues, les perdrix marquées ont commencé à couver au cours du mois de juin, à l'exception de 2 femelles qui ont produit des pontes de remplacement dont elles ont débuté l'incubation les 6 et 7 juillet (Tab. I). La figure 2 montre que la période des éclosions s'est étalée de fin juin à début août, 75 % (21/28) des éclosions ayant eu lieu avant le 22 juillet. La date médiane des éclosions se situe autour des 12-13 juillet. Bien que l'échantillon de nids suivis annuellement soit petit, on a pu noter l'absence de synchronisme entre les oiseaux au cours d'une même saison : ainsi en 1988, pour 6 oiseaux, on a observé un décalage de près de 4 semaines entre la date de couvaison la plus précoce et la plus tardive (Tab. I).

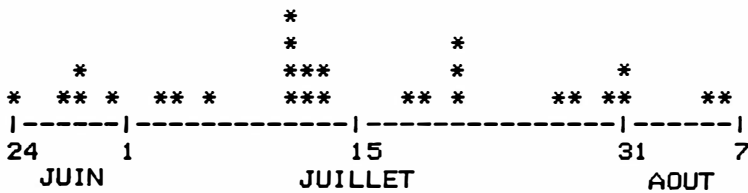


Figure 2. — Dates d'éclosion de 28 nichées d'âge connu à Pierlas de 1983 à 1988.

Le début de la couvaison, et donc la période d'éclosion, a varié d'une année à l'autre (Tab. I). En 1986, la date médiane de début de couvaison a été retardée en moyenne de 10 jours par rapport à 1987, ce qui s'explique par le temps froid et humide du printemps 1986, alors que le printemps 1987 fut sec et chaud. Ces

TABLEAU I

Date du premier jour de couvaison de 14 perdrix équipées d'un émetteur de 1986 à 1988 à Pierlas.

Année	Date		Date médiane	N
	la plus précoce	la plus tardive		
1986	27 juin	7 juillet	27 juin	4
1987	4 juin	17 juin	17 juin	4
1988	10 juin	6 juillet	16 juin	6
Extrêmes	4 juin	7 juillet		14

données qui ne concernent qu'un petit nombre d'oiseaux marqués ont été confirmées durant les recensements d'août par l'observation de nichées beaucoup plus jeunes en 1986 qu'en 1987.

Tous les nids, sauf un, ont été découverts le premier jour de la couvaison de sorte que le rythme de ponte des perdrix n'est pas connu. Dans le cas du nid découvert en fin de ponte, il y a eu un délai de 5 jours entre la ponte du huitième œuf et celle du neuvième et dernier œuf. Ceci corrobore les résultats de Green (1984a) sur le rythme de ponte de la Perdrix rouge, qui a observé de longs intervalles de temps entre les pontes successives des derniers œufs, de même qu'entre la fin de la ponte et le début de l'incubation.

2. — PARAMÈTRES DE LA REPRODUCTION

2.1. — Grandeur des pontes

Du fait du comportement de double nidification, le nombre moyen d'œufs par nid ne reflète pas le nombre moyen d'œufs pondus par femelle, hors ponte de remplacement. La fécondité est connue précisément pour 2 femelles adultes qui ont pondu successivement 14 et 12 œufs pour l'une, 12 et 9 œufs pour la seconde. En outre, une troisième femelle (subadulte) a déposé successivement 3 pontes au cours du printemps 1988, 2 pontes avec un premier mâle et une troisième avec un second partenaire. La seconde ponte a été détruite avant sa couvaison de sorte que sa grandeur ne nous est pas connue. La production minimale d'œufs de cette femelle s'est élevée à 21 œufs (13 œufs pour la première ponte et 8 œufs pour la troisième ponte). Le poids total des œufs pondus représente en moyenne plus de 100 % de la masse corporelle des femelles de Perdrix rochassière, alors qu'il ne représente que 35 % et 27 % des masses corporelles de la femelle du Lagopède alpin *Lagopus mutus* et du Tétraz lyre *Lyrurus tetrix* (Tab. II).

Les 16 pontes complètes découvertes à Pierlas comptaient de 8 à 18 œufs, le nombre moyen d'œufs par nid étant de 11,3 (Tab. III). Cette valeur est comparable aux quelques moyennes de grandeurs de ponte connues pour la Bartavelle

TABLEAU II

Relation entre la masse corporelle de la femelle chez 3 Galliformes de montagne et le poids total des œufs pondus.

Espèce	Poids d'un œuf (g)	Nombre d'œufs pondus en 1 ou 2 pontes	Masse corporelle de la femelle (g)	Poids total des œufs pondus en % de la masse corporelle de la femelle
Perdrix rochassière (1)	20,5	26	500	107 %
		21	480	90 %
		21	370	116 %
Lagopède alpin (<i>Lagopus mutus helveticus</i>) (2)	20	7	400	35 %
Tétras-lyre (<i>Tetrao tetrix</i>) (3)	32	7,5	900	27 %

Origine des données : (1) notre étude ; (2) Marti et Bossert, 1985 et Géroutet, 1978 ; (3) Marti, 1985.

dans les Alpes en Suisse ($11,3 \pm 1,5$ œuf, $n = 3$, Richard, 1923) et en Autriche ($11,5 \pm 1,3$ œuf, $n = 4$, Hafner, comm. pers.) ainsi que pour la Perdrix rouge dans le sud de la France ($11,2 \pm 2,5$, $n = 27$, Cheylan, 1979, $11,2 \pm 2,2$ œufs, $n = 15$, Ricci, 1982).

TABLEAU III

Répartition selon le nombre d'œufs par nid de 16 pontes complètes découvertes à Pierlas de 1984 à 1988.

Nombre d'œufs par nid	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	Grandeur moyenne de ponte
Nombre de pontes	1	4	0	4	4	1	1	0	0	0	1	$11,3 \pm 2,4$

Parmi ces 16 pontes, nous connaissons le rang de 11 d'entre elles. La grandeur moyenne de ponte en fonction du rang de la ponte se répartit de la façon suivante :

- 12,0 pour 6 premières pontes,
- 10,2 pour 4 secondes pontes,
- 8 pour 1 troisième ponte.

Le nombre moyen d'œufs par nid ne diffère pas de façon significative entre premières et secondes pontes (test de Mann-Whitney, $U = 4,5$, $P < 0,1$) ; mais la

comparaison ne porte que sur deux échantillons très petits. Pour la Perdrix rouge, Green (1984a) n'a pas trouvé de différence entre la grandeur de ponte des premiers nids (14,6) et celle des seconds nids (14,0).

2.2. — Réussite des nids

Les nids n'ayant pas été recherchés pendant la ponte, la réussite des nids n'a pu être appréhendée que pendant la période de couvain. De 1986 à 1988, 14 nids ont été suivis à partir du premier jour de la couvain pendant 272 jours, soit jusqu'à leur éclosion (8 pontes) soit jusqu'à leur destruction (6 pontes). Selon la méthode de Mayfield (1975), le taux de réussite des nids pendant les 25 jours de la couvain est de 57 % (intervalle de confiance compris entre 0,36 et 0,90). Ce taux n'est qu'une première estimation en raison du petit nombre de pontes suivies. En fait cette valeur moyenne calculée pour 3 saisons de reproduction recouvre d'importantes différences interannuelles : en 1986 et 1987, la réussite de la couvain a été très bonne (77 % vs. 100 %), alors qu'en 1988 elle n'a été que de 19 %. Ce fort taux d'échec en 1988 s'explique très probablement par le temps pluvieux qui a sévi durant le mois de juin (118 mm d'eau), événement très rare dans les annales climatiques de la région. Notons qu'aucun des 6 oiseaux dont le nid a été détruit pendant la couvain n'a entrepris de nicher à nouveau.

Les échecs des 6 nids détruits pendant la couvain sont tous imputables à la prédation des œufs. Un des nids a été vraisemblablement pillé après le dérangement de la femelle sur le nid par un prédateur. Nous ignorons si les autres nids l'ont été après dérangement de l'oiseau couveur ou bien durant son absence. Bien que les prédateurs des œufs n'aient pas été identifiés, l'aspect des coquilles retrouvées aux alentours de quatre d'entre eux suggère que ces destructions sont dues à des Carnivores (Renard *Vulpes vulpes* ou Fouine *Martes foina*) et à des petits Rongeurs.

Aucune trace de prédation par des Corvidés n'a été observée quoique cette catégorie de prédateurs soit bien représentée à Pierlas. Bien que le nombre de cas de destruction observé ici soit petit, il est vraisemblable que les Corvidés ont un faible impact sur les nids en raison de l'excellente dissimulation des pontes (cf. *infra* § 3.7). Les variations annuelles de la réussite des nids pendant la couvain correspondraient ainsi essentiellement à des variations du taux de prédation des pontes par les Carnivores.

2.3. — Taux d'éclosion

Pour 8 pontes parvenues à leur terme, le taux d'éclosion a été de 75 %. Pour 4 nids, le nombre d'œufs éclos et non éclos trouvés dans le nid ou à ses abords dans les 24 heures après éclosion ne correspondait pas à la grandeur de ponte contrôlée dans les jours précédents l'éclosion. Il manquait de 1 à 3 œufs selon les nids. Ces œufs disparus ont été considérés comme des œufs non éclos dans le calcul du taux d'éclosion ci-dessus. La cause de ces disparitions n'est pas connue, mais on peut évoquer le comportement de la femelle qui, au moment de l'éclosion, enlèverait les œufs non viables du nid et pourrait les manger, comme Allen et Parker (1977) l'ont observé pour des femelles de Lagopède des saules (*Lagopus lagopus*), ou bien la prédation des œufs non éclos. Nous avons en effet trouvé, 5 m sous un nid éclos, deux œufs en provenance de ce nid, mangés apparemment par

des micromammifères. Les œufs non éclos comprenaient 40 % d'œufs disparus, 40 % d'œufs non fécondés et 20 % d'œufs contenant des embryons morts.

Le taux d'éclosion des œufs de Perdrix rochassière apparaît moins bon que celui de la Perdrix rouge (86 à 94 %) dans une zone agricole du sud-ouest de la France (Ricci, 1982), mais est comparable à celui observé dans les vignobles des environs de Béziers (76 % Fouquet *in* Cheylan, 1979).

Quand il y a double nidification, mâle et femelle restent ensemble pendant toute la durée des 2 pontes. Un délai d'au moins 3-4 semaines sépare la fin de la première ponte de sa couvaision, de sorte que l'on peut se demander si le taux d'éclosion des secondes pontes ne serait pas meilleur que celui des premières. Pour la rochassière, notre échantillon de premiers et seconds nids parvenus à l'éclosion est trop faible pour effectuer cette comparaison. Pour la Perdrix rouge, Green (1984a) a montré que la proportion d'œufs éclos était comparable pour les 2 catégories de nids (85 % et 93 % respectivement). Cet auteur note en effet que les œufs de Perdrix rouge conservent une forte capacité d'éclore jusqu'à 45 jours après avoir été pondus.

2.4. — *Taux de survie des poussins*

Le taux de survie des poussins de l'éclosion à 1 mois est significativement plus faible que celui des poussins de 1 à 2 mois (46 % vs. 82 % $P < 0,01$, Tab. IV). Le taux de survie entre l'éclosion et 2 mois, égal au produit des 2 taux, peut ainsi être estimé à 38 %. La mortalité des poussins apparaît très forte durant leur premier mois.

TABLEAU IV

Taux de survie des poussins de Perdrix rochassières calculés selon la méthode de Trent et Rongstad (1974).

Période de référence (durée en jours)	0-1 mois (31)	1-2 mois (30)
Nombre de nichées suivies par radiopistage	7	5
Nombre de poussins à l'éclosion	57	24
Nombre de jours de suivi	1 144	613
Nombre de pertes en poussins	28	4
Taux de survie	0,46	0,82

Les causes de mortalité des poussins ne sont pas connues. Seule la capture d'un poussin de 5 jours par un Epervier (*Accipiter nisus*) a pu être observée.

2.5. — *Succès reproducteur*

La réussite annuelle de la reproduction a pu être estimée par un recensement sur 500 ha des adultes et des nichées à l'aide de chiens d'arrêt au début du mois

d'août. Pendant les 4 saisons de reproduction où a eu lieu le suivi d'oiseaux marqués (1985 à 1988), le nombre de jeunes par adulte a varié de 1,1 à 2,8 (valeur moyenne 2,2). Cet indice du succès de la reproduction intègre plusieurs paramètres : fécondité des femelles, proportion d'oiseaux reproducteurs, réussite des nids, taux de survie des adultes et des poussins jusqu'à début août. Il est intéressant de comparer cette estimation globale du nombre de poussins par adulte à celle calculée au moyen des différents paramètres pour lesquels nous venons de présenter des évaluations obtenues par le radiopistage. Ce calcul est présenté dans la figure 3. Le suivi de 8 couples de perdrix qui ont débuté la couvaison d'un total de 12 nids a permis d'estimer à 1,5 le nombre moyen de nids couvés par un couple. Les valeurs des taux de survie des adultes, obtenues également par radiopistage, sont extraites d'une publication précédente (Bernard-Laurent, 1989). Par cette approche, le nombre de jeunes par adulte à la mi-août est égal à 1,8. Même si cette valeur n'est qu'un ordre de grandeur, elle est compatible avec les résultats obtenus par les comptages avec chiens d'arrêt.

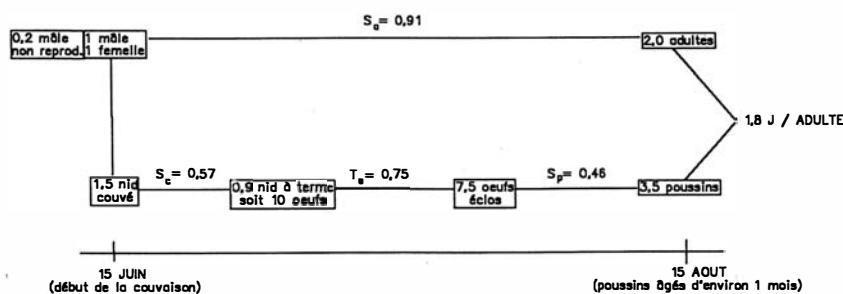


Figure 3. — Estimation de la productivité de la population de Perdrix rochassières à la mi-août à l'aide des paramètres démographiques obtenus par radiopistage.

S_a = taux de survie des adultes.

S_c = taux de réussite des nids pendant la couvaison.

T_e = taux d'éclosion.

S_p = taux de survie des poussins de l'éclosion à 1 mois.

3. — ASPECTS COMPORTEMENTAUX DE LA REPRODUCTION

3.1. — Recrutement des perdrix pour la reproduction

Les perdrix se reproduisent dès leur première année. Cependant, alors que toutes les femelles subadultes suivies étaient appariées ($N = 10$), deux tiers seulement (8/12) des mâles subadultes ont participé à la reproduction. En revanche pour les adultes, il ne semble pas y avoir de recrutement différent selon le sexe, les 6 mâles adultes ayant été, comme les 6 femelles, appariés. Ces résultats sont en accord avec l'observation d'un *sex ratio* des oiseaux adultes en faveur des mâles à l'automne (données non publiées).

3.2. — *Fidélité au secteur d'étude et au territoire*

Toutes les perdrix capturés à l'âge juvénile sur le secteur d'étude se sont reproduites sur celui-ci dans la mesure où elles ont survécu jusqu'au printemps suivant.

La fidélité des perdrix d'une saison de reproduction à l'autre a été observée à l'échelle du secteur d'étude pour les 6 oiseaux (2 femelles, 4 mâles) suivis individuellement lors de 2 printemps (ou même 3 pour un mâle) consécutifs. Elle n'a cependant pas toujours été observée à l'échelle plus précise du territoire de reproduction. En effet, si 2 oiseaux (mâle et femelle) d'âge adulte lors de leur capture ont réoccupé le même territoire d'un printemps à l'autre, en revanche les 4 jeunes perdrix, suivies à la fois durant leur premier et deuxième printemps, ont toutes établi la seconde année des territoires différents de ceux occupés la première année. Les territoires établis en seconde année ne sont cependant pas très éloignés de ceux de l'année précédente, la distance les séparant étant pour chacun des mâles de 750 m, 900 m et 1 160 m et pour la femelle de 540 m. La fidélité topographique au territoire de reproduction semblerait ainsi dépendre de l'âge de l'oiseau.

3.3. — *Composition des couples*

Les couples sont pour la plupart formés d'individus d'une même classe d'âge. En effet, sur les 13 couples capturés, 12 réunissaient des oiseaux de même âge (7 couples étant composés de 2 subadultes et 5 de 2 adultes) et un seul couple était composé d'un adulte et d'un subadulte. Chez la Perdrix rouge les oiseaux de même classe d'âge s'apparient également plus fréquemment entre eux (Green, 1983).

Afin de savoir si la ressemblance phénotypique intervenait dans le choix entre partenaires chez les hybrides, nous avons étudié les associations au sein de 13 couples en utilisant l'indice d'hybridation des oiseaux (Tab. V). Tous les types d'association ont été observés : mâle au plumage très proche de celui de la Bartavelle avec femelle au plumage très « Perdrix rouge » (ou vice-versa), ou encore mâle et femelle aux plumages similaires (coefficient de corrélation de Spearman $RS = -0,33$ $P > 0,05$).

3.4. — *Stabilité des couples*

3.4.1. — *Conséquences de la disparition de l'un des partenaires*

Pour 6 couples, l'appariement entre partenaires a pris fin à la suite de la mort de l'un d'eux entre avril et juin. Le suivi par radiopistage de 4 mâles et de 2 femelles restés seuls a montré que les 2 femelles se sont réappariées rapidement, tandis qu'un seul mâle sur 4 (le mâle 9.4) a reformé un couple après disparition de sa femelle (Tab. VI). On remarquera que ce mâle est celui dont la disparition de la partenaire est intervenue le plus tôt en saison (22 avril vs. 28 avril, 7 mai et 17 mai pour les 3 autres mâles), ce qui a pu augmenter ses chances de retrouver une femelle. Bien que ces observations n'aient concerné qu'un petit nombre d'oiseaux, cette possibilité de réappariement différente entre mâles et femelles accrédite l'hypothèse d'un *sex ratio* en faveur des mâles au printemps.

TABLEAU V

Indices d'hybridation des 2 partenaires de 13 couples de Perdrix rochassières

Couples	Indices d'hybridation	
	mâle	femelle
1	2	10
2	3	8
3	4	8
4	4	7
5	6	8
6	6	4
7	6	7
8	7	6,5
9	7	7
10	7,5	9
11	7,5	3
12	9,5	8,5
13	9,5	0,5

TABLEAU VI

Devenir de la perdrix restée seule après la mort du partenaire pour 6 couples de Perdrix rochassières

	Mâles				Femelles	
	N° des perdrix	5.3	5.4	9.4	12.2	1.1
Date de mort du partenaire	17/5	28/4	22/4	7/5	29/4	18/4
Réappariement	non	non	oui	non	oui	oui
Date de réappariement	—	—	3/5	—	6/5	22/4

3.4.2. — Fidélité entre partenaires

La fidélité entre les partenaires de 7 couples a pu être appréciée grâce au suivi par radiopistage de chaque oiseau pendant au moins 2 mois. Quatre de ces couples ont été stables et, pour l'un d'entre eux, la fidélité entre partenaires a pu être observée deux printemps consécutifs. Les 2 partenaires d'un couple se sont cependant temporairement séparés à la suite d'une forte chute de neige en mai. Le même comportement face à des intempéries printanières a été observé pour des couples de lagopèdes (*Lagopus leucurus* et *Lagopus lagopus*) (voir références dans Giesen *et al.*, 1980).

Trois couples se sont avérés instables dans la mesure où la femelle a changé de partenaire :

— pour 2 couples, composés chacun de 2 subadultes, l'origine de ces changements de partenaire n'est pas connue. Dans les 2 cas, le mâle ne s'est plus réapparié et la séparation des deux partenaires a été définitive comme l'a montré la poursuite du suivi de chaque oiseau jusqu'à l'automne suivant. Quelle a été l'influence de ces séparations sur le mode d'occupation de l'espace de chaque partenaire ? Dans le cas du premier couple où la séparation des partenaires a été précoce (30 avril), la femelle réappariée avec un mâle non marqué a occupé un nouveau territoire éloigné de 3,9 km du premier où elle a niché. Le mâle, quant à lui, est resté cantonné et solitaire durant tout le printemps aux alentours du territoire occupé avec la femelle en avril. Les domaines vitaux du nouveau couple formé et du mâle marqué ne se recouvraient pas. A l'inverse, dans le cas du second couple où la séparation fut plus tardive (26 mai), la femelle a conservé avec son nouveau partenaire le territoire qu'elle occupait avec le premier partenaire. Ce dernier, une fois seul, n'a pas changé de secteur d'activité mais a exploré une étendue plus vaste que son ancien territoire de reproduction en prospectant sa zone périphérique jusqu'à une distance maximale de 500 m. Les domaines vitaux du nouveau couple et de l'ancien partenaire se chevauchaient alors. Un cas analogue de maintien de la territorialité après séparation tardive d'un couple a été décrit pour la Perdrix rouge (Berger et Marchandau, 1988). L'hypothèse de Pepin (1984) selon laquelle, chez la Perdrix rouge, la femelle quitterait le secteur qu'elle fréquentait antérieurement pour utiliser celui de son nouveau partenaire n'est pas vérifiée par la seconde femelle ;

— pour le troisième couple, également composé de 2 subadultes, la séparation entre partenaires est intervenue après destruction du second nid pondu par la femelle et au moment où le mâle s'est mis à couvrir le premier nid. Cette séparation a été très tardive, puisque ce couple est resté uni de la fin mars au 16 juin, période pendant laquelle il y a eu double nidification. Le 17 juin, nous observons à la fois la couvaison du premier nid par le mâle et le changement de canton de la femelle à 1,6 km de son territoire. Puis, dans les jours qui suivent, cette femelle réappariée avec un nouveau partenaire déposera et couvrera une troisième ponte sur un second territoire. Cette observation corrobore l'hypothèse de Jenkins (1957) selon laquelle une femelle de Perdrix rouge peut changer de partenaire pour faire une troisième ponte.

3.5. — Particularités de la couvaison en cas de double nidification

En cas de double nidification, mâle et femelle restent ensemble pendant toute la durée des 2 pontes. Pour un couple de Perdrix rochassières l'incubation des nids a débuté le même jour. Chez la Perdrix rouge, la couvaison des 2 pontes apparaît aussi le plus souvent synchrone (Green, 1984a).

Les 14 nids couvés par des perdrix marquées le furent tous par un seul individu. Aucune ponte n'a été couvée alternativement par le mâle et par la femelle comme cela a été observé chez le Faisan (*Phasianus colchicus*) (Ehmann, 1981). Dans les 5 cas observés de double nidification, le mâle s'est toujours chargé de couvrir la première ponte et la femelle la seconde ponte. Lorsque la seconde ponte a été détruite avant couvaison, c'est quand même le mâle qui a couvé la première ponte. La couvaison du premier nid par le mâle a même été observée pour un couple dont la femelle a été tuée par prédation en fin de ponte du deuxième nid. A l'inverse, lorsque la première ponte a été détruite, c'est la femelle qui a couvé la seconde ponte.

La double nidification de la femelle et la couvaison du mâle ont été observés pour 4 couples d'adultes et 1 couple de subadultes. Mais nos données sont encore insuffisantes pour préciser si la double nidification des femelles est plus fréquente chez les adultes que chez les subadultes, et si les mâles couveurs sont plus souvent des adultes que des subadultes. Pour la Perdrix rouge en Angleterre, Green (*op. cit.*) a pu estimer que 60 à 80 % des femelles adultes réalisaient la double nidification, mais que cette proportion devait être très faible chez les femelles subadultes.

3.6. — *Emplacement des nids par rapport au territoire de précouvaison*

Sur la figure 4 sont représentées la distribution des distances séparant les localisations de 13 couples du centre du territoire de précouvaison (courbe), ainsi que la distribution des nids couvés par 15 oiseaux (5 mâles, 10 femelles) issus de ces 13 couples (histogramme). Il apparaît que les trois quart des nids couvés (11/15) sont situés nettement à l'intérieur du territoire de précouvaison. Les nids restants sont localisés entre 300 et 500 m du centre du territoire, donc à sa périphérie. Par ailleurs la comparaison de la distribution des nids couvés par les mâles par rapport à celle des nids couvés par les femelles montre que les premiers étaient tous situés à moins de 200 m du centre du territoire, alors que 4 nids couvés par les femelles étaient éloignés de plus de 300 m de celui-ci (Tab. VII). De plus nous savons que tous les nids couvés par les mâles correspondent à des premières pontes, tandis qu'au moins 3 des 4 nids éloignés et couvés par des femelles correspondaient à des seconds nids. Il se pourrait donc que, dans les cas de double nidification, les perdrix établissent leur second nid en périphérie du territoire de précouvaison, de façon à assurer un partage de l'espace entre les 2 futures nichées. Nous avons en effet observé que les deux partenaires d'un couple ont conduit leur nichée dans des secteurs distincts pendant les 2 semaines précédant la fusion de ces nichées (cf. *infra* § 3.9.2). Une autre hypothèse serait que l'éloignement entre les 2 nids du couple pourrait diminuer leur risque de prédation, en contribuant à une répartition la moins agrégative possible de ceux-ci dans l'espace. Les distances séparant le premier du second nid, comprises entre 90 et 290 m, sont en effet relativement grandes.

TABLEAU VII

Distribution des nids couvés par 10 femelles et par 5 mâles selon leur distance au centre du territoire de précouvaison

Distance au centre du territoire de précouvaison (m)	0-100	100-200	200-300	300-400	400-500
Nids couvés par des mâles	4	1	0	0	0
Nids couvés par des femelles	2	4	0	2	2

3.7. — *Couverts des nids*

Vingt sites de nids ont été décrits : 14 d'entre eux furent découverts grâce au radiopistage et les 6 autres furent trouvés par hasard entre 1983 et 1988. Les nids

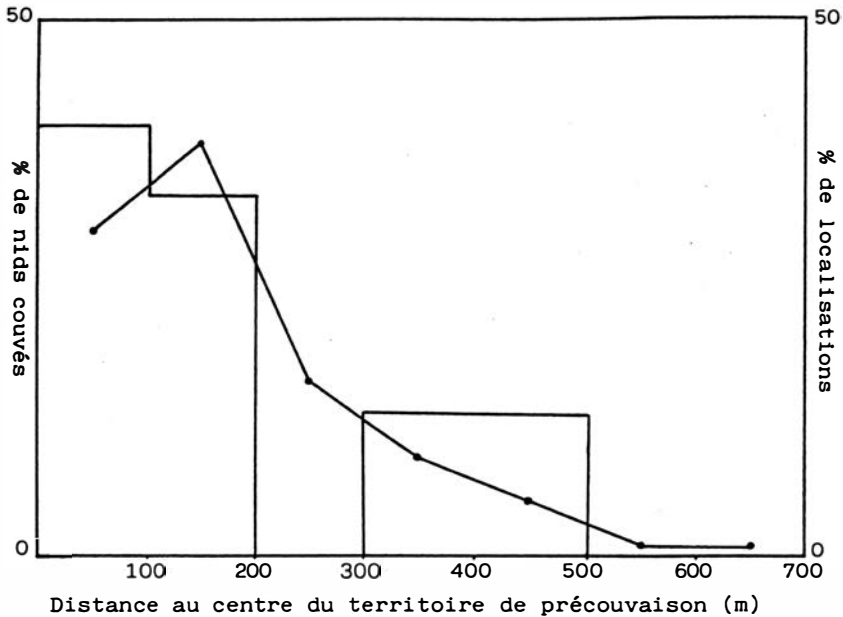


Figure 4. — Répartition des nids couvés par 15 perdrix selon leur distance au centre du territoire de précouvaison (histogramme). Distribution des localisations de 13 couples selon leur distance au centre du territoire de précouvaison (courbe).

étaient installés pour la plupart (80 %) sous le couvert de buissons (Buis, Genêt cendré, Lavande, Thym *Thymus vulgaris*), mais aussi sous des rochers (10 %) ou sous le couvert de plantes herbacées (touffes de Graminées, Hellébore *Helleborus foetidus*) (10 %). L'examen de ces 20 sites de nids suggère que leur emplacement ne constitue pas un facteur limitant de la reproduction à Pierlas où les couverts favorables à la nidification sont très abondants. Les oiseaux couveurs et leurs pontes sont apparus parfaitement dissimulés : les indices de visibilité à 45° et 0° se sont avérés nuls pour respectivement 15 et 18 des 20 sites examinés, et très faibles dans les quelques cas restants. Pour ces quelques sites, seule la tête de la perdrix devenait visible à une distance en général très courte, inférieure à 1,5 m.

3.8. — Comportements des oiseaux couveurs et des nichées

3.8.1. — Le cas des oiseaux couveurs

— Sur le nid

L'approche de l'observateur à 1 m du nid ne provoque aucune réaction de la part de l'oiseau, même au début de la couvaison. L'oiseau se sent probablement en sécurité sous l'excellent couvert qui, dans la plupart des cas, le dissimule totalement. D'après Couturier (1964) cependant, la *Bartaville* s'envole si on

l'approche de trop près. Il se peut que la sensibilité de l'espèce au dérangement varie d'un individu à l'autre et dépende, en particulier, de la nature du couvert abritant le nid.

— Lors des sorties du nid

Quatre séances d'observation à l'affût de 2 oiseaux couveurs nous ont permis de constater que la sortie et le retour au nid se font très rapidement et toujours de la même façon : l'oiseau émerge de son buisson, s'immobilise 2-3 secondes pour observer les environs, puis effectue un grand vol circulaire jusqu'à son site d'alimentation situé entre 250 et 380 m du nid. Là l'oiseau s'alimente en alternant les déplacements, la prise de nourriture et de temps à autre le poudrage. Pendant sa quête alimentaire, l'oiseau se rapproche du nid. Après s'être alimenté, c'est toujours en vol rectiligne que l'oiseau regagne les abords immédiats du nid (moins de 5 m). Enfin, tout en restant aux aguets, il retourne sur le nid en quelques pas, cette dernière phase durant de 10 secondes à 1 minute. Ajoutons que la perdrix ne recouvre pas ses œufs avec des végétaux avant de s'absenter du nid, ce qui confirme les observations faites pour la Bartavelle par Couturier (*op. cit.*).

Où l'oiseau va-t-il s'alimenter quand il quitte le nid ? De 1986 à 1988, 29 localisations ont été effectuées pendant les phases d'alimentation de 11 oiseaux couveurs. Le rayon d'activité de ces oiseaux autour des nids n'a pas dépassé 380 m. Seules 48 % de ces localisations étaient situées à l'intérieur des limites du territoire de précouaison. Bien que l'oiseau couveur ne s'éloigne pas beaucoup du nid, le territoire ne semble pas représenter une zone de nourrissage privilégiée pour tous les oiseaux.

3.8.2. — Comportements de défense des nichées

A l'approche de l'observateur, les comportements des oiseaux accompagnés de jeunes évoluent avec l'âge des poussins (Tab. VIII) : pendant les premiers jours, la plupart des adultes se dissimulent dans la végétation avec leurs poussins. Un seul oiseau (un mâle) a effectué une « attaque » consistant en une avancée brusque vers l'observateur accompagnée de cris. Lorsque les poussins sont âgés de 7 à 12 jours, les adultes prennent la fuite en volant assez fréquemment (près d'une fois sur deux), alors que leurs poussins, qui ne sont pas encore aptes à voler, se tapissent au sol devant le danger. A partir de leur 12^e-13^e jour, les poussins, capables de petits vols, se dispersent en volant ou bien restent tapis selon les circonstances, tandis que l'adulte s'envole la plupart du temps. Les poussins resteront immobiles tant qu'ils n'auront pas perçu l'appel lancé par l'adulte. Par ces comportements, les nichées semblent mieux se protéger des Rapaces que des Carnivores. A côté de ces comportements de dissimulation ou d'envol qui sont les plus fréquents, certains adultes effectuent des manœuvres de diversion dans le but d'éloigner l'intrus des poussins : l'oiseau court à vive allure pour attirer l'observateur de son côté.

3.9. — *Relations spatiales entre les partenaires du couple pendant la couaison et l'élevage des jeunes*

3.9.1. — Cas d'un couple où seule la femelle couve

Les relations spatiales entre mâle et femelle durant la couaison d'une ponte par la femelle ont été étudiées en mesurant les distances séparant les localisations

TABLEAU VIII

Fréquence des types de comportement des nichées (poussins et adultes) face à un observateur s'approchant à 2 mètres.

n = nombre de nichées observées.

Age des poussins	n	Comportement des poussins		Comportement de l'adulte		
		se tapissent	volent	se tapit	diversion	vole
1-6 jours	17	100 %	0 %	82 %	6 %	12 %
7-12 jours	9	89 %	11 %	22 %	33 %	44 %
13-19 jours	12	38 %	63 %	8 %	8 %	83 %

radio-téléométriques du mâle et de la femelle (sur le nid ou hors du nid) faites simultanément durant 15 jours. Ces distances ont varié entre 210 et 550 m (moyenne 400 m). Les 2 partenaires ont donc toujours été relativement éloignés l'un de l'autre, alors qu'à l'inverse Ricci (1982) a observé que les 2 partenaires d'un couple de Perdrix rouge se rapprochaient lorsque la femelle quittait le nid. Par ailleurs, la plupart des localisations du mâle (13/15) étaient situées à l'extérieur du territoire qu'il utilisait avant couvaion de la femelle. Ces observations montrent que les partenaires ne semblent pas maintenir de relation sociale pendant la couvaion de la femelle et que le territoire de précouvaion ne paraît plus jouer aucun rôle pour le mâle une fois la ponte achevée.

Après éclosion, la femelle a accompagné seule ses poussins jusqu'à fin août. Le regroupement du mâle avec la nichée a eu lieu entre les 25 et 29 août, alors que les poussins étaient âgés de 6 à 7 semaines.

3.9.2. — Cas d'un couple où mâle et femelle incubent chacun une ponte

Dans ce cas, nous avons observé que les sorties du nid des 2 oiseaux n'étaient pas synchrones et que mâle et femelle ne s'alimentaient pas dans les mêmes secteurs. Tout se passait comme si les deux partenaires se partageaient l'espace de leur territoire qu'ils avaient pourtant utilisé en commun avant la couvaion. Nos observations pour ce couple d'oiseaux couveurs diffèrent de celles de Ricci (1982) qui rapporte que, dans un cas similaire, mâle et femelle quittaient leur nid quasiment au même moment puis se rapprochaient à moins de 50 m.

L'exclusion spatiale observée entre les 2 partenaires pendant l'incubation s'est prolongée après éclosion des pontes, puisque du 21 juillet (dates d'éclosion de chacun des nids) au 2 août, mâle et femelle ont conduit chacun leur nichée dans les zones respectives où ils s'alimentaient pendant la couvaion. Le 3 août, les 2 nichées sont encore séparées, mais la nichée conduite par la femelle est notée pour la première fois dans la zone d'élevage des poussins du mâle. Le lendemain nous observons que les poussins des 2 nichées sont regroupés en une seule nichée de 11 poussins accompagnée uniquement par la femelle. Le jour où a lieu cette fusion, les poussins âgés de 2 semaines étaient capables de petits vols. A partir du

4 août et jusqu'au 23 août inclus, le mâle a été noté seul ou en compagnie de 2 autres adultes. D'après l'état de son plumage ce mâle devait être en pleine mue pendant toute cette période. Le 24 août, alors que les poussins étaient âgés de 5 semaines, le mâle a rejoint la nichée conduite par la femelle et ne s'en est plus séparé jusqu'à l'hiver. Green (1984a : 338) a observé pour 2 couples de Perdrix rouge les mêmes événements sociaux que pour notre couple d'hybrides (exclusion spatiale des nichées conduites par le mâle et par la femelle puis, dans un des cas, fusion des nichées).

3.9.3. — Autres cas

Dans certaines circonstances, les mâles peuvent assurer seuls l'élevage des jeunes :

— un mâle, après mort de sa femelle en fin de ponte, a couvé la première ponte qui a éclos. Il a par la suite été observé en compagnie de ses jeunes jusqu'en hiver,

— une femelle, accompagnée de poussins, est morte quand ceux-ci étaient âgés de 2 à 3 semaines. Le mâle s'est alors chargé de l'élevage des poussins orphelins.

Chez la Perdrix rouge, Spano et Csermely (1985) ont observé de même que le mâle élève les poussins uniquement lorsque la femelle ne peut y subvenir.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Chez la Perdrix rochassière, la période de nidification au sens large (de la formation des couples jusqu'à l'éclosion) est relativement longue : elle débute fin mars et dure de 3 à 4 mois selon la date plus ou moins précoce de formation du couple et le nombre de pontes. La durée de la période de ponte n'est pas connue avec exactitude, car nous ignorons le temps séparant la formation du couple de la ponte du premier œuf, le rythme de ponte ainsi que les intervalles de temps séparant les pontes successives. Cependant on peut admettre, à partir de l'observation du comportement spatial des couples marqués, que la période de ponte dure de 7 à 9 semaines selon les femelles. Divers événements (changement ou mort d'un partenaire, destruction d'une ponte) viennent modifier le déroulement du cycle reproducteur de certaines perdrix, de sorte que les différentes étapes de la reproduction peuvent se chevaucher d'un couple à l'autre. Ainsi à Pierlas c'est au début de juillet que la variabilité inter-individuelle dans la chronologie de la reproduction est la plus manifeste car on peut y observer de jeunes nichées, des oiseaux couveurs et des femelles en train de refaire une nouvelle ponte. Nos résultats mettent aussi en évidence des variations annuelles de dates d'éclosion selon les conditions météorologiques printanières. Néanmoins, on ignore si l'effet des conditions météorologiques défavorables est de ralentir le rythme de ponte ou bien de retarder le déclenchement de la couaison. En ce qui concerne la Bartavelle dans le massif alpin, la littérature ne fournit que des informations sommaires sur la chronologie de sa reproduction : la ponte débiterait dans les Alpes vers la mi-mai et les éclosions se produiraient en juillet et au plus tard au début d'août (Glutz *et al.*, 1973).

Le suivi par radiopistage de couples a révélé un investissement très important de chaque partenaire dans les diverses activités de reproduction. Parmi les comportements que nous avons décrits et qui ont tous en commun de favoriser la reproduction, la double nidification des femelles et la couvaison de l'un des 2 nids par le mâle sont les plus remarquables. Au sein de la population de Perdrix rochassières étudiée, ces comportements n'apparaissent pas comme un phénomène accidentel : la couvaison des mâles a concerné, dans l'échantillon d'oiseaux marqués, 75 % des adultes reproducteurs et 25 % des subadultes reproducteurs. L'importance de ces comportements dans la démographie ne pourra être quantifiée qu'en marquant un grand nombre d'oiseaux. Pour la Bartavelle, aucune preuve de participation du mâle à la couvaison n'a encore été rapportée. Toutefois les études où les 2 partenaires de couples de cette espèce ont été marqués font encore défaut. Jusqu'à présent, la participation du mâle à la couvaison parmi les espèces du genre *Alectoris* n'avait été décrite que pour la Perdrix rouge, la Perdrix choucar, *Alectoris chukar*, et la Perdrix gabra *Alectoris barbara* (voir la revue de Spano et Csermely, 1985).

Green (1984a) s'est attaché à rechercher les facteurs qui déterminent le phénomène de double nidification chez la Perdrix rouge. D'après cet auteur, la disponibilité en nourriture au printemps, par son influence sur l'état physiologique des femelles, constituerait un des facteurs conditionnant l'occurrence de ce phénomène. Si cette hypothèse est correcte, on peut supposer que le comportement de double nidification n'existe pas chez la Bartavelle en raison d'un climat plus froid qui raccourcit la durée du printemps. En effet, dans le biotope de la Bartavelle, la reprise printanière de l'activité végétale est plus tardive que dans le biotope de plus basse altitude de la Perdrix rochassière, de sorte que le régime alimentaire des Bartavelles en avril est encore hivernal (prédominance des feuilles de Graminées et de Dictyolédones) tandis que celui des rochassières à la même époque comprend déjà des organes floraux (Didillon, 1991). L'importance de la prédation sur les pontes constitue un autre facteur susceptible d'influencer l'évolution de la double ponte. Chez la Perdrix rouge, la double ponte n'augmente le succès reproducteur du couple par rapport à la ponte unique que si le taux de prédation des nids pendant la ponte est faible et inférieur à 5 % par jour, étant donné l'allongement du temps d'exposition des pontes à la prédation (Green, 1984a). Cette hypothèse ne peut être éprouvée pour la Perdrix rochassière car nous n'avons pas de données quantitatives sur la prédation des œufs pendant la ponte.

Nos résultats montrent que, lors de la formation des couples, il n'y a pas de sélection sexuelle entre les partenaires selon le phénotype. En revanche, les appariements ont tendance à s'effectuer entre oiseaux de même classe d'âge. A la suite de la mort de l'un des oiseaux, les femelles apparaissent favorisées par rapport aux mâles, car elles trouvent rapidement des partenaires de remplacement tandis que les possibilités de réappariement des mâles semblent réduites. Les femelles représentent sans doute pour les mâles une ressource limitée pour laquelle ils entrent en compétition. Nous avons vu en effet que seule une fraction des mâles subadultes participe effectivement à la reproduction, les critères de recrutement de ceux-ci n'étant cependant pas connus. L'absence de fidélité des mâles à leur premier territoire de reproduction s'explique peut-être par le fait qu'à l'âge subadulte ils seraient contraints d'occuper des territoires marginaux qu'ils n'auraient pas intérêt par conséquent à réoccuper l'année suivante. L'ensemble de ces observations suggèrent que l'accession des mâles à la reproduction et la fidélité des

oiseaux au lieu de reproduction pourraient jouer un rôle important dans la régulation des populations.

Les liens sociaux établis au printemps entre les deux partenaires d'un couple sont fréquemment remis en question. Dans les 3 cas observés de changements de partenaires, chaque femelle s'est appariée successivement avec 2 mâles. Quelles sont les raisons de ces changements de partenaires? Le réappariement d'une femelle, après destruction de sa seconde ponte et alors que son précédent partenaire était occupé à couvrir la première ponte, eût clairement pour résultat d'augmenter son potentiel reproducteur. En ce qui concerne les autres cas, il n'est peut-être pas fortuit que les divorces observés, comme d'ailleurs ceux décrits dans la littérature pour la Perdrix rouge (Green, 1983; Ricci, 1983; Pepin, 1984; Berger et Marchandeu, 1988), concernent tous des couples de subadultes, c'est-à-dire des oiseaux se reproduisant pour la première fois, donc sans expérience. Or à partir du radiopistage de 10 mâles reproducteurs (5 adultes, 5 subadultes), il semble que le succès reproducteur, mesuré par le nombre moyen de poussins éclos, soit meilleur chez les adultes que les subadultes (6,8 vs. 2,0). Il serait, par conséquent, intéressant de connaître si, dans les cas de divorce, les femelles subadultes ont tendance à se réappairier avec des mâles adultes, donc expérimentés, ce qui indiquerait que le réappariement des femelles pourrait augmenter le succès reproducteur du nouveau couple par rapport au premier. La bi-andrie des femelles de Perdrix rochassières apparaît toutefois comme un comportement occasionnel, alors que ce comportement est régulièrement observé chez les femelles de deux espèces de limicoles (*Charadrius montanus* et *Calidris temminckii*) qui pratiquent aussi la double nidification (Pienkowski et Greenwood, 1979).

Le suivi des relations spatiales entre les partenaires de couples de Perdrix rochassière a mis en évidence que la cohésion sociale entre mâle et femelle cesse à partir de la couvaison.

Lorsqu'il ne couve pas une ponte, le mâle de Perdrix rochassière, reste à l'écart de la femelle pendant toute la durée de l'incubation et les premières semaines de vie des poussins, ce qui a été observé également chez le mâle de Perdrix choukar (Alkon, 1983). En revanche, chez la Bartavelle et la Perdrix rouge, le mâle demeure dans les parages du nid pendant la couvaison (Couturier, 1964; Ricci, 1981), ce qui est aussi observé pour d'autres espèces de Galliformes monogames des milieux ouverts (Perdrix grise *Perdix perdix*, Lagopède alpin, Lagopède des saules). Ainsi chez la rochassière, la proximité du mâle pendant l'incubation ne semble pas nécessaire à la réussite des nids. On peut faire l'hypothèse que la bonne dissimulation des nids favorise une réussite de la couvaison élevée (situation vérifiée en 1986 et 1987), ce qui permettrait au mâle de s'investir dans d'autres activités que la surveillance de la femelle couveuse.

Lorsque les 2 partenaires d'un couple couvent chacun une ponte, mâle et femelle semblent se partager l'espace pendant l'incubation et après éclosion tant que leurs nichées ne sont pas regroupées, ce qui n'a pas été observé chez la Perdrix rouge. Ce partage de l'espace pourrait correspondre à la nécessité pour les oiseaux d'exploiter des zones distinctes pour disposer de ressources en nourriture suffisantes à une époque où les besoins alimentaires sont particulièrement élevés en altitude. Toutefois les relations spatiales décrites dans ce travail ne concernent qu'un petit nombre d'oiseaux suivis par télémétrie et pourraient résulter d'une situation écologique particulière plutôt que d'un comportement propre à l'hybride.

Les mâles qui ont couvé une ponte sont capables dès l'éclosion d'assurer seuls l'élevage des poussins, à « long terme » si la femelle est morte ou bien « à court terme » pendant la période où les poussins sont non volants. Il serait intéressant, si l'on disposait d'un plus grand échantillon d'oiseaux marqués, de comparer la survie des nichées élevées par le mâle à celle des nichées élevées par la femelle.

Les résultats obtenus nous amènent, en conclusion, à formuler quelques remarques au sujet des traits démographiques de la population étudiée :

1. L'ensemble des comportements reproducteurs des femelles (plusieurs pontes, dispersion des nids, grandeur de ponte élevée) montre que la fécondité joue un rôle très important dans la stratégie démographique de la Perdrix rochassière. Cette fécondité élevée permet de compenser la forte mortalité des oiseaux, due principalement à la prédation : le taux annuel de survie des Perdrix rochassières âgées de plus de 3 mois a en effet été estimé à 0,25 (Bernard-Laurent, 1989).

2. Lors des 2 premières saisons de reproduction, la réussite des nids pendant la couvaison a été très bonne, ce qui suggère que l'excellente dissimulation des nids, ainsi que le comportement très discret de l'oiseau couveur, constituent des stratégies anti-prédatrices efficaces. La situation extrême de pluviosité de juin 1988 a cependant montré que le devenir des couvées pouvait être fortement compromis par des aléas climatiques.

3. Le taux de survie des poussins est faible pendant leurs premières semaines de vie. La période d'élevage des poussins devrait faire l'objet d'une étude détaillée afin d'identifier les principaux facteurs de mortalité.

4. La productivité de la population de Perdrix rochassière à la mi-août, calculée à l'aide des paramètres de reproduction et de survie obtenus par radiopistage, est tout à fait comparable à celle calculée par une autre méthode (recensement des oiseaux avec chien d'arrêt), ce qui constitue une présomption de validité des paramètres estimés au moyen du radiopistage. La démographie de la Perdrix rochassière n'ayant pas fait l'objet d'étude jusqu'alors, il n'est pas possible de comparer le succès reproducteur de la population de Pierlas à celui d'autres populations d'hybrides.

Si la stratégie reproductrice de la Perdrix rochassière a de nombreux points communs avec celle décrite pour la Perdrix rouge, la comparaison des valeurs des paramètres démographiques entre les deux « espèces » s'avère toutefois délicate car les données de la littérature sur la Perdrix rouge proviennent de populations occupant des milieux très artificialisés (agrosystèmes de type polyculture-élevage ou viticole). Par conséquent, une analyse comparative des paramètres démographiques de la population de Perdrix rochassière à celle de la Perdrix rouge et de la Bartavelle nécessiterait d'étendre cette étude démographique à une population de Perdrix rouge de basse montagne et à une population de Bartavelle de haute montagne, chacune d'elle étant située de part et d'autre de la zone d'hybridation.

RÉSUMÉ

La biologie de reproduction des Perdrix rochassières, hybrides naturels entre la Bartavelle *Alectoris graeca saxatilis* et la Perdrix rouge *Alectoris rufa rufa*, a pu

être étudiée de 1985 à 1988 grâce au suivi par radiopistage de 35 perdrix dans un biotope ouvert de moyenne montagne (1 200-1 850 m) situé dans les Alpes françaises du sud.

Les couples se forment progressivement à partir de mi-mars et, dans la plupart des cas, entre individus de même classe d'âge. Chez les oiseaux d'âge subadulte, le recrutement pour la reproduction diffère selon le sexe : il est total pour les femelles mais partiel pour les mâles. Ce n'est qu'à l'âge adulte que les oiseaux deviennent fidèles à leur territoire de reproduction, ce qui suggère un contrôle de la répartition spatiale des territoires par les adultes. Les liens sociaux établis entre partenaires ont été fréquemment remis en question soit par la mort de l'un d'eux, soit à la suite d'un changement de partenaire, ce qui a été observé pour 3 femelles subadultes.

Le comportement de double nidification des femelles et de couvaison de l'un des deux nids par le mâle a été observé pour 5 couples (4 composés de deux adultes et 1 de deux subadultes), mais la proportion de femelles dans la population réalisant la double ponte n'est pas connue. La première ponte est déposée près du centre du territoire de précouvaison tandis que la seconde est plutôt située à sa périphérie. Le mâle couve toujours la première ponte et conduit les poussins pendant quelque temps avant de les confier à la femelle qui s'occupe alors des poussins des deux nids. Dans certaines circonstances, le mâle peut assurer seul l'élevage des poussins jusqu'à l'automne. Alors que mâle et femelle restent ensemble pendant toute la durée des pontes, leurs déplacements deviennent indépendants à partir de la couvaison, que le mâle incube ou non une ponte.

La période de nidification, de la formation des couples jusqu'à l'éclosion se situe de fin mars à fin juin ou fin juillet selon la date plus ou moins précoce de formation du couple et le nombre de pontes. La chronologie de la reproduction varie aussi d'un couple à l'autre selon les événements qui interviennent sur le déroulement du cycle reproducteur (changement ou mort d'un partenaire, destruction d'une ponte). De ce fait, la période des éclosions s'étale de fin juin à début août. Des conditions météorologiques printanières défavorables peuvent retarder le début de la couvaison.

Les pontes, très bien dissimulées, sont déposées le plus souvent dans un buisson ou sous le couvert d'un rocher. Le nombre moyen d'œufs par nid est de 11,3. La réussite moyenne des nids pendant la couvaison, égale à 57 %, recouvre d'importantes différences interannuelles. Le taux d'éclosion des œufs est de 75 %. Le taux de survie des poussins est de 46 % de l'éclosion à 1 mois et de 82 % de 1 à 2 mois. Le nombre de jeunes produits par adulte, calculé à partir des paramètres démographiques obtenus par radiopistage, s'élève à 1,8 à la mi-août, valeur proche de l'estimation qui a été faite indépendamment par des comptages à la même époque. Cette première étude de la stratégie reproductive de la Perdrix rochassière révèle un investissement considérable des femelles pour la ponte. Cette forte fécondité permet de compenser le faible taux de survie annuel mis en évidence dans un précédent travail.

SUMMARY

The breeding biology of a population of natural hybrids between the Rock partridge *Alectoris graeca saxatilis* and the Red-legged partridge *Alectoris rufa rufa* was studied by the radio-tracking of 35 birds, in open shrublands, at 1 200 to 1 850 m of elevation, in southern French Alps.

Pairs formed gradually from mid-March, and most were composed of birds of the same age class. Recruitment of yearlings into the breeding segment of the population varied with sex : all females, but only a fraction of the males, bred the first year. Males established permanent territories at the beginning of their second breeding season, suggesting that adult males controlled the spatial distribution of territories. Pair bond breakage occurred frequently, either by death of a mate or by divorce (3 yearling females changed mates).

Double-clutches laid by hens, and incubation of one of the clutches by the male, were observed for 5 pairs (4 pairs of adult birds and 1 pair of yearlings), but the proportion of females in the population attempting 2 clutches remained unknown. First nests were found within the pre-laying range of the pair, but second nests were located near its borders. The male always incubated the first clutch and accompanied chicks a few days before leaving them to the hen, which alone reared the broods of the 2 nests. In some instances, the male reared the chicks alone until autumn. While both partners of a pair remained together during laying, they began to become more independent of each other at the onset of incubation, whether the male did incubate the clutch or not.

The nesting period, from pair formation to hatching, extended from the end of March to that of June (or even to the end of July), depending on the date of pair formation and the number of clutches. The nesting chronology varied between pairs, depending on the unforeseen events occurring during the breeding cycle (death or change of mate, and destruction of clutch). Consequently, the hatching period lasted from the end of June to early August. Bad weather conditions during spring delayed the onset of incubation.

Nests were very well concealed, in a bush or under a rock. Clutch size averaged 11,3 eggs. Nest survival during incubation averaged 57 % and varied between years. Hatchability of eggs was 75 %. Survival rate of chicks was 46 % from hatching to 1 month of age, and 82 % from 1 to 2 months of age. The index of reproductive success, (*i.e.* the number of juveniles per adult), calculated from demographic parameters based on telemetry data, was 1,8 at mid-August. This value was similar to the independent estimate obtained from counts of birds with dogs in early August. The reproductive strategy of hybrid partridges is one of considerable investment by hens in egg laying. This high fecundity might compensate for the low annual survival rate of adults.

REMERCIEMENTS

Je remercie vivement F. Gossmann pour l'aide apportée à la capture des perdrix ainsi que G. Frene et G. Lhospipe qui ont participé au travail de terrain. Mes remerciements s'adressent également à J. Blondel, L. Ellison et C. Erard pour leurs commentaires sur une première version du manuscrit. L'Office National de la Chasse a financé ce travail.

RÉFÉRENCES

- ALKON, P.U. (1983). — Nesting and brood production in an israeli population of chukars, *Alectoris chukar* (Aves : Phasianidae). *Isr. Journ. Zool.*, 32 : 185-193.
- ALLEN, H.M. et PARKER, H. (1977). — Willow ptarmigan remove broken eggs from the nest. *Auk*, 94 : 612-613.
- BERGER, F. et MARCHANDEAU, S. (1988). — Séparation d'un couple de Perdrix rouges (*Alectoris rufa*). *Gibier Faune Sauvage*, 5 : 477-478.

- BERNARD-LAURENT, A. (1984). — Hybridation naturelle entre Perdrix bartavelle (*Alectoris graeca saxatilis*) et Perdrix rouge (*Alectoris rufa rufa*) dans les Alpes-Maritimes. *Gibier Faune Sauvage*, 2 : 79-96.
- BERNARD-LAURENT, A. (1987). — Démographie comparée d'une population de Perdrix bartavelle (*Alectoris graeca saxatilis*) et d'une population d'hybrides (*A. g. saxatilis* × *A. rufa rufa*) dans les Alpes-Maritimes. *Rev. Ecol., (Terre Vie), Suppl.* 4 : 189-197.
- BERNARD-LAURENT, A. (1989). — Importance de la prédation sur une population de Perdrix rochassières (*Alectoris graeca saxatilis* × *Alectoris rufa rufa*) des Alpes méridionales. *Gibier Faune Sauvage*, 6 : 361-382.
- BERNARD-LAURENT, A. et GOSSMANN, F. (1989). — Mise au point de méthodes de capture de Perdrix rochassières et bilan de ces opérations dans la réserve de faune de Pierlas (Alpes-Maritimes). *Bull. mens. O.N.C.*, 131 : 14-18.
- BOUTEILLE, H. (1843). — *Ornithologie du Dauphiné*, tome II. *Additions et corrections*, p. 337 et 338, Bouteille (éd.), Grenoble.
- BUREAU, L. (1913). — L'âge des Perdrix. II : la Perdrix rouge. *Bull. Soc. Sc. Nat. Ouest France*, 3^e série III : 1-143.
- CALDERON, J. (1983). — *La perdiz roja, Alectoris rufa (L.), aspectos morfológicos, taxonomicos y biológicos*. Thèse de l'Université de Madrid.
- CHEYLAN, G. (1979). — *Recherches sur l'organisation du peuplement de Vertébrés d'une montagne méditerranéenne : la Sainte-Victoire (Bouches-du-Rhône)*. Thèse d'Université, Paris VI.
- COUTURIER, M. (1964). — La Perdrix bartavelle *Alectoris graeca saxatilis* (Meyer, 1805), p. 421-458. In *Le gibier des montagnes françaises*, Arthaud, Grenoble.
- DEGLAND, D. et GERBE, Z. (1867). — *Ornithologie européenne*. Baillière, Paris.
- DIDILLON, M.C. (1991). — Le régime alimentaire de la Bartavelle et de la Perdrix rochassière dans les Alpes méridionales. *A paraître*.
- EHMANN, M. (1981). — *Organisation sociale et stratégies reproductrices du Faisan commun (Phasianus colchicus). Etude de deux populations en milieu semi-naturel*. Thèse de doctorat es-sciences, Université de Rennes I.
- GEROUDET, P. (1978). — *Grands échassiers, Gallinacés et Râles d'Europe*. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel.
- GIESEN, K.M., BRAUN, C.E. et MAY, T.A. (1980). — Reproduction and nest-site selection by White-tailed Ptarmigan in Colorado. *Wilson Bull.*, 92 : 188-199.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U.N., BAUER K.H. et BEZZEL, E. (1973). — *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Vol. 5, *Galliformes und Gruiformes*, Frankfurt am Main, Akademische Verlagsgesellschaft.
- GREEN, R.E. (1983). — Spring dispersal and agonistic behaviour of the Red-legged partridge (*Alectoris rufa*). *J. Zool. Lond.*, 201 : 541-555.
- GREEN, R.E. (1984a). — Double nesting of the Red-legged partridge *Alectoris rufa*. *Ibis*, 126 : 332-346.
- GREEN, R.E. (1984b). — Brotherly tolerance of red-legged partridges in spring. *Game Conservancy An. Rev.*, 15 : 49-51.
- JENKINS, D. (1957). — The breeding of the Red-legged Partridge. *Bird Study*, 4 : 97-100.
- JOHNSON, D.H. (1979). — Estimating nest success : the Mayfield method and an alternative. *Auk*, 96 : 651-661.
- JONES, R.E. (1968). — A board to measure cover used by Prairie Grouse. *J. Wildl. Manage.*, 32 : 28-31.
- MARTI, C. (1985). — Unterschiede in der Winterökologie von Hahn und Henne des Birkhuhns *Tetrao tetrix* im Aletschgebiet (Zentralalpen). *Orn. Beob.*, 82 : 1-30.
- MARTI, C. et BOSSERT, A. (1985). — Beobachtungen zur Sommeraktivität und Brutbiologie des Alpenschneehuhns *Lagopus mutus* im Aletschgebiet (Wallis). *Orn. Beob.*, 82 : 153-168.
- MAYFIELD, H.F. (1975). — Suggestions for calculating nest success. *Wilson Bull.*, 87 : 456-466.
- MENZDORF, A. (1974). — *Beiträge zu einem Aktionssystem des Steinhuhns*. Thèse de l'Université de Vienne (Autriche).
- PEPIN, D. (1984). — Changement de partenaire chez la Perdrix rouge (*Alectoris rufa*). *Oiseau et R.F.O.*, 54 : 293-304.
- PEPIN, D., CARGNELUTTI, B. et MATHON, J.F. (1985). — Démographie de la Perdrix rouge (*Alectoris rufa*). 1. Apport de l'analyse des tableaux de chasse. *Acta Oecol. Oecol. Appl.*, 6 (1) : 31-46.

- PIENKOWSKI, M.W. et GREENWOOD, J.J.D. (1979). — Why change mates ? *Biol. J. Linn. Soc.*, 12 : 85-94.
- POTTS, G.R. (1980). — The effects of modern agriculture, nest predation and game management on the population ecology of partridges (*Perdix perdix* and *Alectoris rufa*). *Adv. Ecol. Res.*, 11 : 1-79.
- RICCI, J.C. (1981). — Mise au point préliminaire sur les moyens radiotéléométriques utilisés pour l'étude de l'écologie de la Perdrix rouge (*Alectoris rufa*) dans le sud-ouest de la France. *Bull. mens. O.N.C.*, n° scient. et techn., novembre : 57-70.
- RICCI, J.C. (1982). — *Quelques aspects de l'éco-éthologie de la Perdrix rouge (Alectoris rufa L.)*. Thèse de Docteur Ingénieur, I.N.A. Paris-Grignon.
- RICCI, J.C. (1983). — Deux cas de participation à l'incubation du mâle de Perdrix rouge (*Alectoris rufa* L.) en France. *Alauda*, 1 : 64-65.
- RICHARD, A. (1923). — La Bartavelle. *Nos Oiseaux*, 57 : 97-103.
- SPANO, S. (1975). — Considerazioni biogeografiche sul genere *Alectoris* Kaup, 1829 (Galliformes, Phasianidae). *Ann. Mus. Civ. Stor. Nat. Genova*, 80 : 286-293.
- SPANO, S. (1979). — Nuovi ibridi naturali *Alectoris rufa rufa* (L.) × *Alectoris graeca saxatilis* (Bechstein) sulle Alpi Marittime e relative considerazioni tassonomiche. *Ann. Mus. Civ. Stor. Nat. Genova*, 82 : 154-162.
- SPANO, S. (1989). — Coturnice. p. 51 in *Atlante degli uccelli nidificanti in Liguria, regione Liguria*, Cataloghi dei beni naturali n° 1.
- SPANO, S. et CSERMELY, D. (1985). — Male brooding in the Red-legged partridge *Alectoris rufa*. *Boll. Zool.*, 52 : 367-369.
- TRENT, T.T. et RONGSTAD, O.J. (1974). — Home range and survival of cottontail rabbits in southwestern Wisconsin. *J. Wildl. Manage.*, 38 : 459-472.