

L'AIDE À L'ÉLEVAGE CHEZ LE FAUCON PÈLERIN

2559

par René-Jean Monneret

Le Faucon pèlerin (*Falco peregrinus*) figure parmi les oiseaux dont la connaissance a le plus progressé au cours des deux dernières décennies. Curieusement, certains aspects de son comportement, en contradiction avec l'image conventionnelle du territorialisme associée à l'espèce, n'avaient, semble-t-il, jamais été observés.

En effet, nous avons constaté la cohabitation pacifique de couple cantonné avec une femelle surnuméraire sur plus d'une vingtaine de sites. Onze fois au moins cette cohabitation s'est prolongée par une aide à l'élevage des jeunes.

De telles « aberrations » ne sont certes pas courantes, mais néanmoins assez nombreuses et régulières pour qu'on puisse les considérer comme normales dans la population considérée. Elles atténuent sensiblement l'image classique du Faucon pèlerin, oiseau agressif et par conséquent insociable, que la fréquence et la pugnacité de ses attaques interspécifiques avaient établie. Ces observations posent en outre la question de savoir si l'aide apportée profite ou non aux couples aidés et renforce éventuellement le taux de réussite des nichées.

Cet article ne prétend pas répondre définitivement à la question mais apporter un élément, semble-t-il inédit, à l'inventaire du comportement du Faucon pèlerin.

I. — Les oiseaux surnuméraires

1.1. *Les mâles* : les deux premières observations d'oiseaux en surnombre sur un site occupé par un couple cantonné remonte à 1968 et concernent 2 mâles :

— un adulte qui s'éclipse après une courte escarmouche avec le résident (site A. 08),

— un immature chassé en quelques secondes par le « propriétaire » de retour de chasse avec un merle qu'il lâche pour attaquer son « rival » (B. 30).

Dans les deux cas, le mâle accompagne ses attaques de « Tsicks » aigus alors que la femelle, en train de couvrir, tolère parfaitement la présence de l'autre mâle acceptant sa présence au bord de l'aire sans autre réaction que quelques cris longs.

Par la suite, nous observons 13 fois la pénétration d'un mâle étranger sur un site de reproduction occupé : à chaque fois il est attaqué violemment par le résident, les attaques étant accompagnées de « tsicks » vigoureux. Chaque fois, la femelle ne réagit pas ou très peu en volant devant la falaise. Toutefois au site C. 08 le 22 avril 1976 celle-ci attaque et « lie » * sans avertissement-un mâle antanaire ** aventuré à moins de 10 mètres de l'aire occupée par 3 jeunes.

1.2. *Les femelles* : la réaction d'un couple cantonné à la présence d'une femelle étrangère varie beaucoup en nature et en intensité d'un site à l'autre. Pour 46 observations, 20 fois les adultes paradent ensemble (vols en 8 horizontal plus ou moins caractérisés, « tsicks » répétés), attaquent et repoussent l'oiseau de passage ; 4 fois au moins celui-ci est agrippé par la femelle adulte, une fois seulement par le mâle (les deux oiseaux tombent au sol à moins de 50 m de l'observateur, C. 34, avril 1974). 26 fois la seconde femelle paraît bien tolérée. Une fois même, 4 oiseaux sont dénombrés sur le site B. 38 en avril 1978 (1 couple mâle adulte — femelle immature — début mars — complété par une femelle adulte puis un mâle immature dans les 3 semaines suivantes).

1.3. *L'aide à l'élevage* : la première observation d'aide à l'élevage fut faite en 1973 avec M. Ruffinoni sur le site C. 04 occupé jusqu'au début avril par un couple adulte nicheur.

* Lier : terme de fauconnerie : prendre avec les serres (pour un faucon).

** Antanaire : terme de fauconnerie qui signifie oiseau d'antan, c'est-à-dire né dans l'année précédente.

« Une visite de contrôle le 29 avril révèle la présence d'une femelle antanaire perchée au sommet de la paroi calcaire. Après 1 h 30 d'attente, elle s'envole à la rencontre du mâle adulte en criant à la façon des niais (ailes arquées, vibrantes sous l'horizontale), saisit la proie qu'elle va dépecer sur un lardoire * herbeux au bas de la falaise. Une heure plus tard, elle attaque en alarmant un milan royal (*Milvus milvus*) longeant le bord supérieur des rochers. »

Ces deux observations établissent le cantonnement de la jeune femelle et paraissent indiquer la disparition de la femelle adulte. Mais son comportement agressif à l'égard du Milan royal à une période aussi tardive laisse espérer la survie et l'adoption des jeunes précédemment élevés par la femelle adulte. C'est pourquoi nous renouvelons notre visite 2 jours plus tard. A notre arrivée, la jeune femelle est postée sur une branche morte au milieu des rochers. Après 45 minutes la femelle adulte débouche dans le ciel, queue largement étalée, une grosse proie dans les serres (probablement un pigeon). L'immatrice monte à sa rencontre, bascule sur le dos, prend la proie des pattes de l'adulte et se laisse glisser à l'aire où 2 jeunes se bousculent à sa rencontre. Le nourrissage se déroule normalement alors que l'adulte disparaît par-dessus le plateau qui domine le site.

Deux autres visites au cours des 10 jours suivants confirment la présence et la coopération de la jeune femelle à l'élevage de la nichée.

1.4. *Autres cas d'aide à l'élevage* : au total, nous avons observé 11 fois avec certitude la participation d'une femelle excédentaire à l'élevage d'une couvée ; quatre fois, dès le début du mois de mars (1978, B. 13 et D. 08 ; 1981, A. 24 ; 1982, C. 03), 7 fois au mois d'avril seulement après l'éclosion des jeunes.

En 1978 pour la première fois sur un site du Jura Suisse, Messieurs Juillard, Lovis, Rebetey et Oëvrey du F.I.R.O.S. constatent l'incubation en alternance par une femelle adulte et une femelle immature de 3 œufs fortement souillés (PCB).

Un comportement identique est signalé en 1981 au site A. 24 par M. et Mme Espinasse du G.J.N.M. Cette fois-ci la femelle immature participe à la nidification de bout en bout (parades — incubation — élevage de 4 jeunes).

Le 3^e exemple est celui que nous avons contrôlé nous-mêmes sur le site C. 03 au printemps 1982.

* Lardoire : terme de fauconnerie désignant l'emplacement où le faucon dépèce ses proies.

De surcroît, deux cas douteux mais pouvant concerner l'aide d'une femelle adulte sont à noter :

— le 17 mai 1981 au site B. 30 un grand jeune prêt à l'envol se tient au bord de l'aire avec derrière lui deux autres poussins en duvet blanc. La différence d'âge paraît de l'ordre de 10 à 15 jours. A moins que la femelle n'ait pondu 2 fois à 10-15 jours d'intervalle, la présence simultanée de jeunes d'âges aussi différents pourrait s'expliquer par la ponte d'une deuxième femelle adulte non observée durant les courtes visites faites à ce site ?

Cette hypothèse n'est pas invraisemblable puisque J. H. Wells (Rattcliff 1980) a observé 2 nichées distinctes élevées par deux femelles sur un même site ; pourquoi pas dans une même aire ?

— le 16 mai 1982 au site C. 08 deux femelles adultes volent ensemble dans le site sans agressivité apparente. Trois, peut-être 4 jeunes (à peine volants) sont disséminés dans la paroi, mais là encore le manque d'observations ne nous garantit pas la coopération effective de la deuxième femelle adulte.

II. — Remarques et commentaires

2.1 : Le nombre plus important de cohabitations (26) par rapport au nombre d'exclusions (20) laisse supposer une grande tolérance du Faucon pèlerin à l'égard des femelles immatures surnuméraires. Mais cette proportion nous semble largement faussée par le fait que les exclusions toujours brèves (de l'ordre de 3 mn), ont moins de chances d'être observées que les situations de tolérance qui, elles, peuvent s'étaler sur plusieurs semaines.

2.2 : Le fait que les femelles aidantes observées aient toujours été des antanaires a-t-il une signification particulière ? Par exemple, le plumage et le comportement juvénile permettent-ils d'inhiber l'agressivité du couple nicheur facilitant ainsi la cohabitation et la coopération à l'élevage ? Ou bien s'agit-il pour celui-ci de s'habituer progressivement à la présence de l'étrangère ? Ou bien encore d'un simple artéfact résultant de la qualité particulière de la population observée ?

Celle-ci récupère lentement ses effectifs, effondrés au quart de leur niveau normal (estimé par déduction). Jusqu'à ces toutes dernières années, les territoires vacants réoccupés l'ont presque toujours été par des couples mâle adulte — femelle immature (MA-FI), ce qui indique un manque de femelles adultes de réserve. Il paraît donc tout naturel que, dans cette population où les immatures semblent constituer

l'essentiel de la population de réserve, ce soient eux qui apparaissent comme oiseaux surnuméraires.

De plus, en l'absence de caractères distinctifs probants (bagues, particularités du plumage, etc...) ou de l'observation simultanée de deux femelles à l'aire, il est presque impossible de s'assurer que l'aide est donnée par une femelle adulte. En effet, pour les 11 cas effectifs dénombrés — puisque la coloration du plumage de l'immature exclut toute confusion — nous n'avons observé qu'une seule fois, quelques secondes seulement, les deux femelles ensemble à l'aire (avril 1982, Site C. 03). Cette observation fut d'ailleurs particulièrement chanceuse puisque le poste d'observation était à moins de 30 m un peu au-dessus de l'horizontale de l'aire : « La femelle adulte arrive silencieusement, se pose au bord de la vire, avance redressée vers l'immature en train de couvrir. Celle-ci se lève, marche vers le vide et s'envole, remplacée aussitôt par l'adulte. »

On peut donc supposer que pour une population saine et équilibrée, c'est-à-dire disposant d'une réserve assez importante d'oiseaux adultes non appariés, l'aide puisse éventuellement se faire à partir de femelles adultes. En principe dominantes et donc exclusives par rapport aux immatures, elles rendraient l'observation du phénomène aléatoire. C'est pourquoi nous sommes convaincus que les caractéristiques démographiques de la population étudiée jouent un rôle décisif dans la révélation de ce phénomène, sans pour autant exclure l'effet facilitant des particularités morphologiques et éthologiques des immatures.

Par exemple, le retour des immatures sur les sites de reproduction paraît culminer entre la mi-mars et la mi-avril, période pendant laquelle les femelles adultes sont toutes occupées à couvrir des œufs ou des petits jeunes. Comme à l'évidence une couveuse n'abandonne son nid qu'en cas de menace directe, elle a le temps de s'accoutumer progressivement à la présence de l'immature sur le site. Quelques observations militent en faveur de cette accoutumance progressive : par exemple, en 1978 sur le site B. 13 la femelle immature n'est visible fin février et courant mars qu'en l'absence de la femelle adulte ; il en va de même début mars 1982, au site C. 03, alors que plus tard les deux jeunes femelles participeront à l'élevage et même à l'incubation à ce site.

Mais cette accoutumance à la présence de l'étrangère pourrait aussi bien jouer pour une femelle adulte surnuméraire. Par contre, le comportement habituel des jeunes femelles en dehors de la saison de reproduction nous incline à penser qu'elles sont, plus que les adultes,

prédisposées à s'immiscer dans la vie d'un couple cantonné. Plusieurs semaines après la période d'émancipation, voire jusqu'à la fin octobre, il n'est pas rare de revoir de jeunes faucons stationner sur les sites de reproduction (parfois plusieurs jours) et se faire nourrir quelquefois par les adultes.

Ce « cas de parasitisme », que nous avons également observé de la part d'une femelle passagère envers un « tiercelet » * adulte de fauconnerie, est souvent associé aux attitudes et cris des jeunes qui mendent (battements de faible amplitude du bout des ailes arquées sous l'horizontale, queue largement déployée et cris lancinants). Un tel comportement est également utilisé par les femelles adultes pendant les pariades et a probablement une grande force d'inhibition sur l'agressivité intra-spécifique, permettant aux jeunes de provoquer le nourrissage des adultes.

L'aide à l'élevage découlerait de ce processus initial de parasitisme, le contact visuel avec les œufs ou les jeunes déclenchant ultérieurement la couvaison ou l'aide proprement dite. Nos observations sur des Faucons captifs montrent en effet que la maturité des mécanismes de nourrissage est bien antérieure à la maturité sexuelle. On peut les provoquer en présentant à une jeune femelle vers le 50^e jour après l'éclosion un jeune en duvet qui réclame pitance. Le prolongement de la cohabitation par l'aide au nourrissage pourrait dépendre, non seulement de la tolérance des adultes envers la jeune femelle, mais aussi de l'attachement de celle-ci au site. Je veux dire que plus cette dernière restera longtemps sur un site, plus grandes seront ses chances de coopérer à l'élevage. C'est pourquoi, outre les hypothèses d'inhibition et d'accoutumance évoquées plus haut, la filiation du Faucon surnuméraire avec le couple adulte faciliterait largement les processus de coopération (7 des 11 couples aidés ont élevé des jeunes l'année précédente).

2.3 : Sur la totalité des 59 couples MA-FI dénombrés, aucun n'a jamais élevé le moindre jeune. Nous sommes donc sceptiques quant à la réalité de majorité des reproductions attribuées à des femelles immatures par d'autres auteurs. A notre avis, il pourrait s'agir le plus souvent de cas d'aide à l'élevage avortés du fait de la disparition de la femelle adulte peu de temps après la ponte, soit à cause d'une mort

* Terme de fauconnerie désignant le mâle du Faucon, ou par extension des autres oiseaux de volerie.

NC = Nombre de couples ; NJ = Nombre de jeunes ; ET = Ecart type ;
NCR = Nombre de couples reproducteurs ; MJ/Cr = Moyenne du nombre de jeunes
par couple reproducteur

Productivité comparée entre les couples non aidés (A) et les couples aidés (B).

TABLEAU A				TABLEAU B				
Couples non aidés				Années	Couples aidés			
NCR	NJ	MJ/Cr	ET		NC	NJ	MJ/Cr	ET
19	38	2,00	0,79	1973	1	2	2,00	
28	63	2,25	0,69	1977	1	3	3,00	
32	67	2,12	0,60	1978	5	16	3,20	
46	104	2,26	0,76	1981	3	12	4,00	
58	135	2,33	0,76	1982	1	2	2,00	
183	407	2,22	0,74	Total	11	35	3,18	0,71

Productivité comparée, de 1964 à 1982, entre les sites occupés par un couple aidé (Tableau C) et les mêmes sites occupés des années différentes par des couples non aidés (Tableau D).

TABLEAU C					TABLEAU D				
Années	NC	NJ	MJ/Cr	ET	Sites	NC	NJ	MJ/Cr	ET
1981	1	4	4,00		A. 22	10	25	2,50	0,67
1981	1	4	4,00		A. 24	13	29	2,23	0,80
1978	1	3	3,00		A. 31	4	5	1,25	0,43
1978	1	3	3,00		A. 43	3	8	2,66	0,74
1978	1	4	4,00		B. 13	5	12	2,40	0,80
1982	1	2	2,00		C. 03	4	10	2,50	1,11
1973	1	2	2,00		C. 04	7	13	1,86	0,83
1977-78-81	3	3-3-4	3,33		C. 08	12	25	2,08	0,49
1978	1	3	3,00		D. 08	13	27	2,08	0,26
	11	35	3,18	0,71	Total	71	154	2,17	0,73

accidentelle, soit après éviction par une femelle immature plus agressive ou plus « séduisante ».

Stofford, dans Hickey (1969) mentionne l'existence dans la vallée du Mississippi d'un couple dont la femelle adulte fut écartée par une femelle immature plus « attractive », laquelle sera relevée l'année suivante sur sa ponte par la vieille femelle beaucoup plus petite.

Au mois de mars 1982, M. Ruffinoni (F.R.I.R. Jura) assiste aux tentatives d'installation d'une femelle adulte sur le site B. 03 occupé par un couple MA-FI. Cette dernière attaque la femelle adulte pendant près d'une heure et finit par la chasser du site.

A la même époque, en captivité, une femelle adulte (prête à pondre) est attaquée puis rejetée dans le coin opposé de la volière par une deuxième femelle adulte qui s'impose auprès du mâle. Elle pondra 2 semaines plus tard dans l'aire préparée par la première femelle.

Ces 3 exemples tendent à démontrer qu'une femelle, même immature, peut parfaitement s'imposer au détriment d'une adulte cantonnée et, si celle-ci a déjà pondu, donner l'illusion d'un cycle de reproduction complet.

III. — Etude statistique

Afin d'apprécier l'impact éventuel du facteur climatique sur le taux de reproduction, nous avons comparé — par la méthode de l'intervalle de confiance (Test de Student Fischer) — le taux de reproduction de l'ensemble des couples non-aidés (les années où des couples ont profité d'une aide) avec le taux de reproduction des 11 couples aidés (tabl. A et B). Cette comparaison fait apparaître une différence significative correspondant à un coefficient de sécurité supérieur à 99,9 %, si l'ensemble des données observées est pris comme référence, mais également si l'on prend les chiffres d'un échantillon tiré au hasard.

De même, afin d'évaluer l'influence possible de la qualité particulière des sites sur lesquels un couple-aidé a été observé, nous avons comparé — par la même méthode — le taux de reproduction de ces sites avec celui de l'ensemble des autres sites. Aucune différence significative ne peut être décelée, ce qui finalement revient à dire que, ni des conditions climatiques exceptionnelles, ni la qualité particulière des sites, ne peut expliquer le taux de reproduction élevé (3,18 jeunes par couple) des 11 couples-aidés. La coopération de la femelle surnuméraire paraît donc jouer un rôle déterminant.

Les tableaux C et D permettent de comparer la productivité des couples-aidés (tabl. C) et celle des mêmes sites des années où aucune aide n'est observée.

Conclusion

Il ressort clairement de l'analyse statistique que le taux de reproduction effectif, c'est-à-dire prenant en compte le nombre de jeunes à l'envol, est significativement supérieur chez les couples aidés que chez les couples non-aidés.

La plus forte mortalité chez les jeunes encore sous la dépendance des adultes se situant semble-t-il, entre l'éclosion et le 20^e jour après celle-ci. On peut donc considérer que l'aide à l'élevage chez le Faucon pèlerin donne un avantage certain à la lignée des couples qui en profitent.

Un programme de marquage systématique devrait permettre de confirmer cette hypothèse et de préciser l'impact de l'aide à l'élevage sur la dynamique de la population, dans son ensemble aussi bien que sur la diffusion des caractères génétiques des couples aidés.

SUMMARY

A survey of the Peregrines in the mountains of eastern France shows some unexpected and unknown behavior by this particularly aggressive species ; during 15 seasons, 26 pairs accepted the presence of another, generally first year, female.

More surprisingly still, on 11 of these occasion the second female helped with nesting ; some explanations of this behavior are given by the author.

A statistical analysis of the data shows there to be a significant difference between the success of helped and non-helped pairs. It would appear that the young of helped pairs were more successful.

REMERCIEMENTS

Je tiens à exprimer mes remerciements pour leurs encouragements et leur aide à M. A. Brosset, Directeur de recherche au C.N.R.S., M. P. Lebreton, Professeur à la Faculté des Sciences de Lyon I, M. J.-F. Alexandre rewriter, MM. Basset, Clermidy, Cretin, Enay, Espinasse, Ronandez, François, Goy, Herold, Juillard, Lepennec, Lovis, Morlet, Michel, Michelat, Oeuvrey, Paubel, Rebetey, Robert, Ruffinoni, Orechioni, Perroton, Prêtre, Terrasse J.-F. et M., Vernet ainsi qu'à l'ensemble des membres du F.R.I.R. Jura. Alpes du Nord.

BIBLIOGRAPHIE

- BROWN Leslie. — *Les Oiseaux de Proie*, Elsevier, Paris, *British Bird of Prey*, Collins, London.
- CADE (T. J.) 1960. — *Ecology of the Peregrine and Gyrfalcon. Population in Alaska*. University of California Publications in Zoology, 63, n° 3, 151-290.
- FORMON (A.) 1969. — Contribution à l'étude d'une population de Faucons Pélerins dans l'Est de la France. *Nos Oiseaux* 30, 109-139.
- FYFE (R. W.), TEMPLE (S. A.) and CADE (J. T.) 1976. — The 1975 Worth American Peregrine Falcon Survey. *The Canadian, Field Naturalist*.
- HICKEY (J. J.) (ed.) 1969. — *Peregrine Falcon populations. Their biology and Decline*. Univ. Wisconsin Press, Madison and London.
- LINDBERG (P.) 1975. — Pilgrimsfalken i Sverige. *Svenska Natur skyddsföreningen*, Stockholm.
- MEBS (T.) 1969. — Peregrine Falcon populations Trends in West Germany, pp. 193-207 in Hickey.
- MONNERET (R. J.) 1974. — Répertoire comportemental du Faucon Pélerin. *Alauda* 42, 407-408.
- 1978. — *Le Faucon Pélerin, sa biologie*. F.R.I.R. 39470 Arlay.
- NEWTON (I.) 1979. — *Population Ecology of raptors* T. & A. D. Poyser, Calton.
- TERRASSE (J.-F.) et TERRASSE (M.) 1969 in Hickey.
- THIOLLAY (J.-M.) 1982. — Les ressources alimentaires, facteur limitant la reproduction d'une population insulaire de Faucons pélerins, *Falco peregrinus brookei*. *Alauda* 50, 16-44.

R. J. MONNERET
Moulin du Haut
39470 Arlay