

ARTICLE ORIGINAL

Etude éthologique d'un couple de faucons pèlerins (*Falco peregrinus brookei*) au moment des éclosions*

par

Pascal CARLIER et Alain GALLO**

SUMMARY : Ethological study of a peregrine pair (*Falco peregrinus brookei*) during hatching time

A Peregrine pair (*Falco peregrinus brookei*) breeding in « Vallée du Célé » (Lot) is observed during the hatching period. 27 finely quantified observation hours extend upon 10 days and are grouped in 3 periods determined according to the offspring's conspicuous state : « eggs » (1), « piped eggs » (2), « youngs » (3). Whatever the period, the female spends always more time than the male at the nesting ledge. On the other hand the parents attendance is negatively correlated : the female is more and more present at the ledge, contrary to the male (this one is almost absent during the third period because he is systematically evicted from the eyrie by his mate). The female is the only one who feeds the chicks during the third period, and it is only at this moment that food contribution from the male occurs. During the first two periods the male proportionally incubates more in a effective way than does the female, this one doing many other activities at the eyrie, among others : « activities oriented towards eyrie » and « brooding motions ». A second period quite specific female's behaviour consists in a succession of calls and looks towards the « piped eggs ». All these observations confront us with the problem of mate's status, and of offspring's status at its different development stages, for peregrine falcon.

* Manuscrit reçu le 18 mai 1989.

** Centre de Recherche en Biologie du Comportement, CNRS - U.A. 664; 118, route de Narbonne, F-31062 TOULOUSE cedex.

INTRODUCTION

L'étude du comportement d'un oiseau en période de reproduction amène à distinguer différentes périodes par rapport à la présence et à l'état manifeste de la couvée. Les auteurs distinguent généralement la période de formation du couple (comprenant notamment les parades), la ponte, l'incubation, l'éclosion, puis l'élevage des jeunes.

C'est le plan qu'ont suivi notamment RATCLIFFE (1980) et MONNERET (1987) dans leurs ouvrages de synthèse sur le faucon pèlerin.

Mais deux observations effectuées sur des faucons pèlerins captifs nous ont conduits à nous intéresser plus particulièrement à une étape intermédiaire s'étalant approximativement sur les trois jours précédant la première éclosion.

MONNERET (1987) a observé une femelle de faucon pèlerin qui tentait de nourrir un poussin encore prisonnier de sa coquille.

GALLO (1986) a, quant à lui, filmé en captivité une femelle de la même espèce ayant un comportement manifeste de nourrissage face à un oeuf pipé¹.

Nous avons décidé, pour ce travail, de nous intéresser à la période « encadrant » les éclosions chez un couple de pèlerins sauvages. Le substrat théorique de cette étude était en grande partie étayé par l'analyse très fine des bandes vidéo enregistrées par GALLO sur des oiseaux s'accouplant et se reproduisant en captivité. Nos investigations nous ont conduits à mener nos observations en distinguant trois phases, correspondant pour la première à des oeufs dont la couvaison est avancée mais non pipés (c'est à dire que les cris des jeunes ne sont pas encore audibles), pour la seconde à des oeufs pipés, et pour la troisième à la présence de jeunes venant d'éclore. L'enregistrement du comportement concomitant des parents devrait nous apporter des informations intéressantes sur leur appréhension de ce que nous nommerons « transformation d'un oeuf en jeune », et non pas éclosion. Cette étude s'inscrit dans le cadre de travaux sur la cognition animale entrepris par plusieurs équipes du Centre de Recherche en Biologie du Comportement de Toulouse (C.N.R.S, U.A. 664).

METHODOLOGIE

Le couple étudié nichait dans le département du Lot, en vallée du Célé (affluent du Lot), pour la seconde année consécutive sur le même site et au même emplacement. Ce couple a été choisi sur le critère principal de visibilité à l'intérieur de l'aire. Le site était constitué par une falaise calcaire surplombant le Célé. L'aire était un ancien nid de grand corbeau reposant sur une corniche exposée au Sud-Est. Au cours de la période du 2 au 15 avril 87 durant laquelle nous avons effectué nos observations, il gelait lorsque la nuit était claire, avec une abondante formation de givre le matin. En revanche, par temps ensoleillé, la température diurne pouvait atteindre 25°. Un rebord rocheux au dessus de l'aire préservait celle-ci de l'action directe du soleil.

Les observations ont été réalisées d'un lieu surplombant l'aire, à une distance d'environ 200 mètres, au moyen d'un télescope de type astronomique à pied stable. Ce

¹ « Nourrissage d'oeufs pipés » filmé en volière (GALLO, 1986).

La séquence commence au départ du mâle de l'aire et dure une centaine de secondes. La femelle prélève à trois reprises un lambeau de proie, puis, se tient le tronc droit, la tête inclinée vers la couvée, en émettant le « chipping call » (RATCLIFFE, 1980). Au bout de plusieurs secondes, elle avale le morceau, puis recommence l'opération...

dispositif permet un grossissement de l'ordre de X 80, donc une observation relativement précise. Une paire de jumelles de grossissement X 8 permettait de suivre les oiseaux en vol et certaines interactions se déroulant en dehors de l'aire. Une plage d'observation de trois heures consécutives était prise dans la matinée lorsque les conditions atmosphériques le permettaient.

La quantification des observations a été réalisée à partir d'un éthogramme élaboré sur la base d'un répertoire comportemental, lui-même établi à partir de RATCLIFFE (1980), MONNERET (1974) et du dépouillement préliminaire des bandes vidéo. Au cours des observations, le comportement était décrit sous forme de séquence d'actes (items comportementaux) enregistrés sur un magnétophone portatif.

Les actes ont été regroupés en sept grandes catégories, sur la base des principales orientations comportementales (l'initiale entre parenthèses correspond à la légende des **figures 1, 2, 3**) :

COUVAISON EFFECTIVE (C) : activités supposant une couvaison « active » de l'oiseau, à l'exception cependant de celles mettant en jeu une attention manifeste pour les éléments de son environnement.

ACTIVITES AUTOCENTREES (T) : (orientées vers le corps propre de l'individu), toilette, lissage des plumes...

MOUVEMENTS ASSOCIES A LA COUVAISON (R) : roulage des oeufs, mouvements de creusement.

ACTIVITES ORIENTEES VERS L'AIRES (A) : toutes les activités orientées vers l'intérieur ou le bord de l'aire à l'exception de celles orientées vers la progéniture.

POSTURES ET ACTIVITES SUR LE SITE EN DEHORS DE L'AIRES (P)

REGARDS ET CRIS ORIENTES VERS OEUFS, JEUNES (J) : à l'exception des activités en rapport avec l'alimentation

ACTIVITES ET CRIS ASSOCIES AU NOURRISSAGE (N) : actes en rapport avec le nourrissage, que ce soit celui des jeunes ou celui des adultes, et l'ensemble des comportements orientés vers la nourriture.

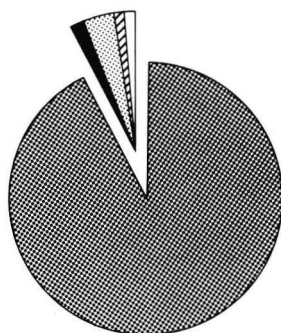
Ce découpage nous permettra de quantifier en durée le comportement des oiseaux pour chacune des périodes d'observation. Nous n'aborderons pas, dans le cadre de cet article, les analyses séquentielles et de fréquence, pour lesquelles il est nécessaire de détailler les actes.

PERIODES D'OBSERVATION

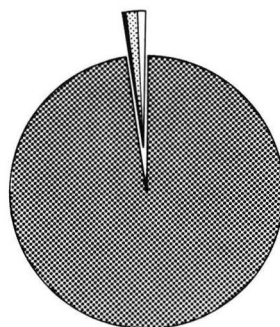
Première période (P.1) : elle s'étend du 2 au 5 avril inclus (10h05 de quantification). **Les oeufs sont intacts.**

Deuxième période (P.2) : elle s'étend du 6 au 8 avril inclus (6h14 de quantification, aucune quantification fine n'a cependant pu être effectuée le 8 avril à cause d'un brouillard épais stagnant devant la falaise). **Les oeufs sont pipés.**

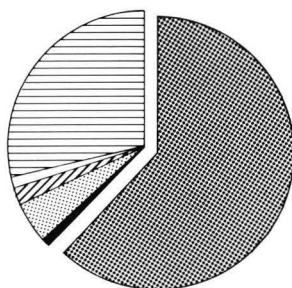
Troisième période (P.3) : elle s'étend du 9 au 12 avril inclus (10h47 de quantification). **Les jeunes sont nés.**



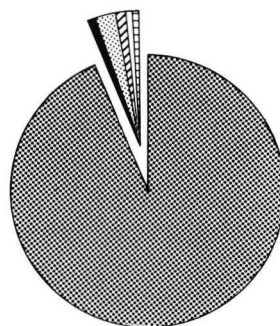
a) Femelle P.1.



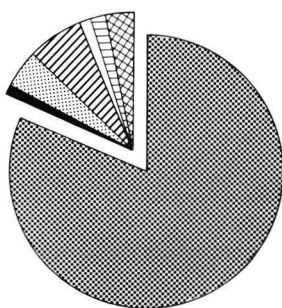
b) Mâle P.1



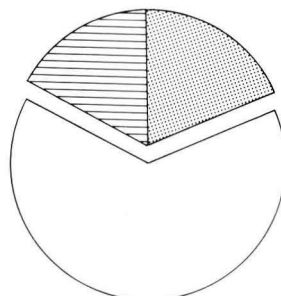
a) Femelle P.2.



b) Mâle P.2



a) Femelle P.3.



b) Mâle P.3

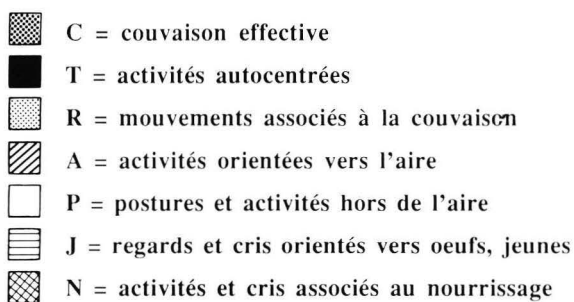


Fig. 1, 2 et 3. Distribution des durées des différentes activités en fonction du sexe et de la période.

RESULTATS

1. Temps de présence sur le site (T.P) / temps total d'observation (T.O) (cf. tabl. I)

Il apparaît que le rapport (T.P X 100) / T.O (= i) augmente pour la femelle de P.1 à P.3, mais diminue au contraire pour le mâle. En outre, à toutes les périodes le T.P de la femelle est supérieur à celui du mâle. Le coefficient de corrélation *r* de Bravais-Pearson entre les *i* du mâle et ceux de la femelle révèle une corrélation significativement négative. Précisons qu'à chacune des trois périodes d'observation, l'arrivée d'un parent à l'aire était toujours suivie du départ de l'autre dans un laps de temps inférieur à une minute.

Tableau I. Distribution des durées des différentes activités en fonction du sexe et de la période. Mâle (M) et femelle (F).

	PERIODES D'OBSERVATION						SEXE
	1		2		3		
	M	F	M	F	M	F	
Durée totale d'obs.	36297		22458		38838		secondes
Durée de présence sur le site	13281 36,59	22975 63,30	5187 23,1	17254 76,83	253 0,65	38465 99,04	secondes % / durée totale = i
Couvaison effective	12906 35,56 97,18	21210 58,40 92,32	4861 21,64 93,72	10640 47,38 61,67	0 0 0	31267 80,51 81,29	secondes % / durée totale % / durée de présence
Activités autocentrées	36 0,1 0,27	298 0,82 1,3	49 0,22 0,94	118 0,53 0,68	0 0 0	434 1,12 1,13	secondes % / durée totale % / durée de présence
Mouvements associés à la couvaison	172 0,47 1,30	894 2,46 3,89	151 0,67 2,91	850 3,78 4,93	49 0,13 19,37	1716 4,42 4,46	secondes % / durée totale % / durée de présence
Activités orientées vers l'aire	0 0 0	262 0,72 1,14	51 0,23 0,98	383 1,71 2,22	0 0 0	2589 6,67 6,73	secondes % / durée totale % / durée de présence
Postures et activités sur le site en dehors de l'aire	167 0,46 1,26	263 0,72 1,14	45 0,2 0,87	199 0,89 1,15	159 0,41 62,85	642 1,65 1,67	secondes % / durée totale % / durée de présence
Regards et cris orientés vers oeufs, jeunes	0 0 0	48 0,13 0,21	30 0,13 0,58	5032 22,41 29,16	45 0,12 17,79	510 1,31 1,33	secondes % / durée totale % / durée de présence
Activités et cris associés au nourrissage	0 0 0	0 0 0	0 0 0	32 0,14 0,19	0 0 0	1307 3,37 3,4	secondes % / durée totale % / durée de présence

En conclusion, plus la femelle passe de temps à l'aire, et moins le mâle en passe, les temps de présence de chacun étant quasiment disjoints. En outre, la présence du mâle, toujours inférieure à celle de la femelle, est presque nulle à la naissance des jeunes (tabl. I).

2. Comparaison mâle / femelle pour chacune des trois périodes dans la répartition temporelle des catégories d'activités.

Première période (tabl. I; fig. 1a, 1b)

Le temps d'activité du mâle sur le site est de près de 42% inférieur à celui de la femelle.

En revanche, le mâle, durant sa présence à l'aire, couve proportionnellement un peu plus longtemps que la femelle (5% de plus). Celle-ci passe en effet plus de temps à des mouvements associés à la couvaison, à des activités autocentrées, et à des activités orientées vers l'aire. Elle semble donc plus « active » que le mâle à l'aire. La répartition, pour la durée, des activités en différentes catégories est néanmoins corrélée positivement de façon significative chez le mâle et la femelle (cf. **tabl. II**).

Périodes	r	S n = 7
P.1 / P.1	1,00	0,01
P.2 / P.2	0,90	0,01
P.3 / P.3	- 0,30	N.S

Tableau II. Coefficients de corrélation (BRAVAIS-PEARSON) intrapériodes : répartition des durées par catégories. Comparaison mâle / femelle.

Deuxième période (tabl. I; fig. 2a, 2b)

Le temps passé sur le site est de 70% supérieur pour la femelle à celui du mâle. Ce dernier a un temps de couvaison effectif proportionnellement beaucoup plus important que la femelle (32% d'écart). Celle-ci, comme précédemment, passe toujours plus de temps que le mâle aux mouvements associés à la couvaison et aux activités orientées vers l'aire. Mais la différence principale dans la répartition des activités consiste, chez la femelle, en une séquence très longue de regards et de cris orientés vers la couvée (29%). Les temps passés à effectuer les différentes catégories d'activités sont néanmoins corrélés positivement de façon significative chez le mâle et la femelle (cf. **tabl. II**).

Troisième période (tabl. I; fig. 3a , 3b)

On doit imputer à la femelle 99% du temps total passé par au moins un adulte à l'aire. Le mâle ne couve plus, et la plupart de ses activités se passent plus loin sur le rebord de falaise où se trouve l'aire; mais lorsque la femelle s'éloigne, il « s'intéresse » aux jeunes (18% regards, cris), et tente de s'installer dessus (19,37% mouvements associés à la couvaison). La femelle, en dehors de la couvaison effective, s'adonne principalement à des activités orientées vers l'aire, à des mouvements associés à la couvaison et à des activités de nourrissage. Les temps passés à effectuer les différentes catégories d'activités sont ici négativement corrélés entre mâle et femelle, bien que de façon non significative (cf. **tabl. II**).

3. Comparaison des trois périodes en ce qui concerne la répartition en durée des activités chez respectivement le mâle et la femelle.

Femelle (tabl. I; fig. 1a, 2a, 3a)

- On constate que i (T.P. X 100 / T.O) augmente de P.1 à P.3 avec un écart plus important entre P.2 et P.3.
- La plus grande proportion de couvaion effective se trouve durant la première période, la seconde pour la troisième période, la deuxième période ayant le pourcentage le plus faible.
- Les activités autocentrées restent comprises entre 0.68 et 1.3% et ne rendent pas compte des différences observées.
- Les mouvements associés à la couvaion marquent une augmentation sensible entre P.1 et P.2 (+ 1.04%) et restent relativement stables entre P.2 et P.3 (- 0.47%).
- Les activités orientées vers l'aire augmentent sensiblement entre P.1 et P.2 (1.08%), et nettement entre P.2 et P.3 (+ 4.53%).
- Les postures et activités sur le site en bordure de l'aire augmentent de façon infime de P.1 à P.3 (de 1.14 à 1.67%).
- Les regards et cris orientés vers les oeufs et les jeunes sont insignifiants durant P.1 (0.21%), pour passer à 29.16% durant P.2 et « retombent » à 1.33% durant P.3. Nous retiendrons donc cette catégorie de comportements comme étant caractéristique de la femelle lors de la seconde période.
- Le nourrissage prend une place notable (3.4%) durant la troisième période. Mais la part de « nourrissage » observée en P.2 correspond à une présentation par la femelle d'un morceau de nourriture aux oeufs pipés. Nous avons vu très nettement la femelle s'envoler de l'aire, se poser près d'une « cache » (cavité dans la falaise), prélever de la nourriture, s'envoler à nouveau, puis se poser sur l'aire et se pencher au dessus de la couvée avec insistance, le morceau dans le bec.

Bien que toutes les corrélations soient significativement positives, il est clair que celles mettant en jeu P.2 sont moins fortes (cf. tabl. IIIb).

Tableau III. Coefficients de corrélation (Bravais-Pearson) interpériodes : répartition des durées par catégories.

a) Mâle			b) Femelle		
Périodes	r	S n = 7	Périodes	r	S n = 7
P.1 / P.2	1,00	0,01	P.1 / P.2	0,89	0,01
P.2 / P.3	- 0,27	N.S	P.2 / P.3	0,89	0,01
P.1 / P.3	- 0,26	N.S	P.1 / P.3	1,00	0,01

En conclusion, nous constatons que les activités de la femelle se diversifient de plus en plus de P.1 à P.3; mais la seconde période s'individualise par une catégorie comportementale qui prend une grande importance : la femelle passe en effet beaucoup de temps en regards et cris orientés vers la couvée.

Mâle (tabl..I, fig. 1b, 2b, 3b)

- **i** décroît de 15% de P.1 à P.2 et devient presque nul en P.3
- Le pourcentage en temps de couvaion effectif baisse à peine de 4% entre P.1 et P.2 et devient nul en P.3.
- Les activités autocentrées restent toujours, chez le mâle, inférieures à 1%
- Les mouvements associés à la couvaion augmentent de 1.61% entre P.1 et P.2. Leur proportion importante en P.3 ne peut être prise en considération compte tenu de la brièveté de la présence du mâle à l'aire.
- Les activités orientées vers l'aire ne s'observent qu'en P.2, et occupent à ce moment près de 1% du temps de présence.
- Les postures et activités sur le site en dehors de l'aire, marginales durant les deux premières périodes, deviennent proportionnellement les plus importantes en P.3.
- Les regards et cris orientés vers les oeufs et les jeunes, absents en P.1, se rencontrent en P.2 et P.3, mais sont de beaucoup inférieurs en durée à ce qu'ils sont chez la femelle (notamment en P.2).
- Les activités et cris associés au nourrissage sont inexistant.

Une rupture notable est suggérée dans la répartition des activités entre les deux premières périodes et la troisième. P.1 et P.2 sont corrélées positivement de façon significative, tandis que leur corrélation respective avec P.3 est négative bien que non significative (cf. **tabl. IIIa**).

En conclusion, nous constatons donc qu'il existe une rupture radicale chez le mâle à la naissance des jeunes. Après celle-ci, il n'est que rarement à l'aire, et nos observations accréditent l'idée qu'il est chassé de l'aire par la femelle. D'autre part, bien que pourvoyeur de proies, le mâle ne se livre à aucune activité de nourrissage (**tabl. III a et b**).

4. Les interactions mâle / femelle

L'interaction privilégiée que nous avons pu observer entre le mâle et la femelle se produit lors du relais de couvaion. A cette occasion, nous avons constaté que lorsque le mâle couvait, toute arrivée à l'aire de la femelle était suivie par le départ immédiat du mâle, dans un laps de temps toujours inférieur à cinq secondes.

Il n'en a cependant pas été de même lorsque la femelle couvait et que le mâle sollicitait le relais de couvaion. En effet, en P.1, nous avons observé cinq arrivées du mâle alors que la femelle était à l'aire. Sur ces cinq arrivées, la femelle a refusé une fois de quitter l'aire : elle penche le corps vers l'avant, le cou tendu, et crie, le mâle « renonce » et s'envole. Par deux fois, la femelle manifeste de la « réticence » à quitter l'aire, c'est à dire que le mâle doit attendre quelques secondes que sa compagne lui cède la place (comportement ambivalent de celle-ci).

En P.3, sur quatre sollicitations pour le relais de couvaion, le mâle essuie les quatre fois le refus de la femelle de quitter l'aire; le plus souvent la femelle sur l'aire penche son corps vers l'avant, le cou tendu, et crie. D'autre part, en P.3, les trois fois où le mâle a pu se poser sur l'aire en l'absence de la femelle, celle-ci l'a chassé à son retour

(généralement, elle adoptait la posture de menace : ailes écartées en criant, (« upright threat display »; RATCLIFFE, 1980), le mâle s'envolait généralement après avoir adopté une posture en « Head low bow » (RATCLIFFE, 1980)

Les apports de proie du mâle à l'aire n'ont été observés qu'à la troisième période. Le tiercelet transmettait la proie en vol à la femelle qui volait à sa rencontre.

DISCUSSION

Nous avons centré cet article sur le comportement des parents faucons pèlerins envers leur couvée, en prenant en compte le rôle de l'interaction entre les deux adultes sur ce comportement.

Nous évoquerons tout d'abord la question de l'interaction entre mâle et femelle qui détermine au moins en partie, leur présence à l'aire.

Nos observations suggèrent en effet un ascendant de la femelle sur le mâle, en ce sens qu'elle « contrôle » le temps de présence de son conjoint à l'aire, cela étant manifeste en P.3. Autrement dit, nous pensons que la motivation à couvrir était constante chez le mâle, mais que la femelle avait un rôle permissif. Ce résultat est confirmé par d'autres auteurs :

- HERBERT & HERBERT (1965) affirment que la tendance à couvrir est aussi forte chez le mâle que chez la femelle. L'intérêt pour les oeufs et les jeunes seraient, selon les mêmes auteurs, aussi important chez les deux sexes.
- NELSON (1970) et HERBERT & HERBERT (1965) s'accordent à dire que la femelle prend possession très facilement de l'aire pour couvrir lorsque le mâle s'y trouve, provoquant souvent de façon anticipée le départ de son conjoint. Mais lorsque le mâle tarde à quitter l'aire, la femelle adopte un comportement très agressif à son égard. Quand au contraire la femelle couve, le tiercelet doit solliciter parfois le relais de couvain pendant un temps assez long, et sa compagne ne lui cède pas toujours la place.
- CADE (1960) a déduit d'observations sur des pèlerins sauvages que la femelle est normalement dominante par rapport au mâle. Cet auteur a suggéré que la division du travail chez le pèlerin durant la phase de reproduction pourrait avoir conduit à un développement de la dominance de la femelle comme un moyen de maintenir le mâle dans son rôle de pourvoyeur de nourriture.
- MONNERET (1987) note aussi l'absence du mâle à l'aire proprement dite à la naissance des jeunes, absence qui selon l'auteur dure approximativement deux semaines. Le même auteur avait, en 1974, proposé une hypothèse explicative concernant l'agressivité de la femelle envers le mâle à cette période. Selon lui, « l'apparition des jeunes dans l'aire, centre du territoire, représente certainement pour la femelle une intrusion stimulant son agressivité. Or, comme l'aspect et le quémandage des poussins constituent probablement des stimuli spécifiques des mécanismes inhibiteurs de l'agressivité (cf. aussi GALLO, 1974), celle-ci est réorientée vers l'extérieur de l'aire, d'où l'attitude extrêmement agressive de la femelle vis-à-vis de tout son entourage, mâle y compris » En conséquence, le mâle est en situation de dominé et cela aurait pour effet de déplacer son agressivité vers la prédation. Cette hypothèse est ingénieuse, mais oblige à accepter un lien entre agressivité et comportement alimentaire.

Tous les auteurs précédents conviennent d'une part plus importante prise par la femelle à la couvaision, y compris avant les éclosions, celle-ci couvant toujours la nuit. Cela corrobore nos observations.

Concernant l'analyse fine du comportement incubateur des faucons, nous nous appuyerons sur les travaux de NELSON (1970) qui décrit ce comportement avec le plus de précision. NELSON évoque des mouvements associés à la couvaision, sortes de mouvements de roulage, de creusement, de bascule. Il constate également que les plus violents d'entre eux, tels les mouvements de bascule, diminuent avec les éclosions, et que la plupart de ces activités deviennent plus « feutrées ». Nous avons vérifié cela : certains mouvements disparaissent de P.1 à P.3 mais d'autres deviennent plus fréquents. Sur le couple étudié, nous avons pu constater qu'à la naissance des poussins, ces mouvements sont souvent précédés par des secousses du corps du parent, vraisemblablement provoquées par les jeunes. La quantification met ainsi en évidence une évolution vers une couvaision interactive parents-niché de P.1 à P.3 : davantage d'activités en dehors de la couvaision statique et ajustement de celles-ci.

RATCLIFFE (1980), à partir des observations de Nelson, suggère que tous ces mouvements ont pour fonction principale de mettre les oeufs puis les jeunes en contact avec les plaques incubatrices; on sait également que pour qu'une incubation réussisse, il est nécessaire que les oeufs soient périodiquement retournés.

Pour citer des observations faites sur d'autres espèces d'oiseaux, les études sur l'incubation de la mésange noire (HAFTORN, 1984) ont montré une influence de la température du nid sur le comportement d'incubation, mais l'auteur précise que les réticences de la femelle à quitter le nichoir, même quand de hautes températures dans le nid la « dispenseraient » de couvrir, indiquent que le pattern d'incubation est contrôlé à la base par un rythme interne. De même RICKLEFS et SMERASKI (1983) ont mené des expériences sur le déterminisme de la durée de l'incubation chez l'étourneau; leurs résultats suggèrent que la période d'incubation est déterminée principalement par le comportement incubateur de l'adulte, les propriétés thermiques du nid ou les deux. Le pattern d'incubation, principalement endogène au début, deviendrait plus exogène à la naissance des jeunes, cela pourrait s'appliquer à nos observations.

Les activités orientées vers l'aire sont également une catégorie d'activités qui prennent chez la femelle une importance de plus en plus grande de P.1 à P.3. L'oiseau couveur « picore » des débris, des cailloux, etc... sur le bord de l'aire. NELSON pense que ces activités pourraient être des comportements vestigiaux liés aux activités de réparation du nid des espèces qui construisent des aires de branchages. La plus grande importance de ces comportements à la naissance des jeunes pourrait être liée selon nous à la présence notamment de débris d'oeufs, ou de petits restes des précédents nourrissage. Dans les films réalisés par GALLO, ce comportement s'accroît parfois de telle sorte que la femelle quitte ses oeufs. Elle retourne et déplace tout ce qui peut l'être jusqu'à une assez grande distance (1 mètre environ). GALLO pense que ce comportement aurait pour effet d'éliminer les insectes et autres petits invertébrés qui risqueraient d'envahir l'aire et de nuire à la progéniture (communication orale).

Ce que nous avons observé chez la femelle en P.2, c'est à dire une importance des regards et cris orientés vers la progéniture, mais également l'ébauche d'un nourrissage des oeufs pipés, pose le problème du statut de la progéniture pour le parent à cette période charnière. Nos observations rejoignent à cet égard celles de GALLO (1986), et de MONNERET (1987). Concernant l'importance des regards adressés à la progéniture, MONNERET (1987) note le phénomène suivant lors de la ponte des oeufs : « En-cours de ponte, la femelle ne couve pas vraiment. Il lui arrive de rester plusieurs minutes à contempler sa progéniture. » Dans ce dernier cas, on peut faire l'hypothèse que ce comportement est dû à l'apparition d'un nouvel « objet » dans l'espace vital de l'oiseau. En revanche, dans le cas de l'oeuf pipé, les comportements spécifiques observés sont induits

semble-t-il par les stimulations (les cris) provenant des oeufs. MONNERET écrit (1987) : « La mère, très attentive à ses émissions vocales, regarde entre ses pattes, touche les oeufs de la pointe du bec et émet souvent quelques « tsiocks » sonores qui préfigurent ceux utilisés pour les nourrissages. ». Il est clair qu'à ce stade les oeufs ne représentent plus pour le parent ce qu'ils représentaient auparavant; mais représentent-ils pour autant « quelque chose » de comparable aux jeunes ? L'ébauche d'un comportement de nourrissage laisserait penser que oui, mais l'absence de persistance de ce comportement nous permet de penser qu'un comportement en retour (feed back) de la part des jeunes est indispensable pour que se développe un véritable comportement de nourrissage. Il est cependant intéressant de voir que les cris à eux seuls ont un réel potentiel inducteur du comportement de nourrissage (ils constitueraient de fait des stimuli déclencheurs).

En tout état de cause, ces observations nous permettent de mettre en évidence que, pour un oiseau, la présence de ses oeufs et la transformation de ces derniers en jeunes, n'est pas un phénomène qui « va de soi », mais suppose un ajustement comportemental. Nous sommes loin d'une situation dans laquelle à chaque stimulus provenant de la couvée correspondrait une réponse parfaitement « adaptée » de l'adulte; c'est pourquoi il était important de s'intéresser à une étape intermédiaire entre deux autres mieux connues.

CONCLUSION

Les facteurs qui déterminent le comportement des faucons pèlerins envers la progéniture (indépendamment des facteurs écologiques) sont à chercher du côté des interactions existant dans le couple, déterminant notamment l'absence ou la présence d'un individu à l'aire, mais également du côté du stade de développement de la progéniture. Une telle étude amène inmanquablement à s'interroger sur ce que représente pour l'oiseau le partenaire, l'oeuf, l'oeuf pipé, ou le jeune; et donc à renouer avec la problématique fondamentale de l'éthologie relativiste (VON UEXKÜLL, 1956), qui consiste à tenter de construire l'Umwelt de l'espèce que l'on étudie. L'animal ne se contente pas de réagir aux stimulations du milieu; il élabore aussi son Umwelt. Ainsi pour un oiseau, vraisemblablement, il est faux que d'un oeuf éclore un jeune...

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier Vincent HÉAULMET (coordinateur du F.I.R pour le Lot) pour son aide primordiale sur le terrain ainsi que Abderrahim ELKHESSAIMI pour sa collaboration à la rédaction de cet article.

RESUME

Un couple de faucons pèlerins (*Falco peregrinus brookei*), nichant en vallée du Célé (Lot) est observé durant la période des éclosions. 27 heures d'observation finement quantifiées menées sur 10 jours sont groupées en 3 périodes délimitées en fonction de l'état manifeste de la couvée : « oeufs » (1), « oeufs pipés » (2), « jeunes » (3). Quelle que soit la période, la femelle passe toujours plus de temps sur le site que le mâle. D'autre part leur temps de présence est corrélé négativement : la femelle est de plus en plus présente sur le site, contrairement au mâle (celui-ci est presque absent en troisième période, car il est systématiquement évincé de l'aire par sa partenaire). La femelle est la seule à

nourrir les jeunes durant la troisième période, et c'est seulement à ce moment que l'on observe des apports de nourriture du mâle. Durant les deux premières périodes, le mâle couve proportionnellement de façon plus effective que la femelle, cette dernière ayant beaucoup d'autres activités à l'aire, entre autres « des activités orientées vers l'aire », et des « mouvements associés à la couvaison ». Un comportement spécifique de la femelle à la seconde période consiste en une succession de cris et de regards vers les œufs pipés. Toutes ces observations nous confrontent avec le problème du statut du partenaire et de la couvée à ses différents stades de développement, pour le faucon pèlerin.

BIBLIOGRAPHIE

CADE T.J., 1960. — Ecology of the Peregrine and Gyrfalcon populations in Alaska. University of California publications in Zoology, **63** (3) : 151-290.

GALLO A., 1974. — Observations sur l'adoption chez le Faucon pèlerin *Falco peregrinus brookii*. *Alauda*, **42** (1) : 11-16.

HAFTORN S., 1984. — The behaviour of an incubating female Coal Tit *Parus ater* in relation to experimental regulation of nest temperature. *Fauna norvegica*, **7** : 12-20.

HERBERT R.A. & K.G.S. HERBERT 1965. — Behavior of peregrine falcons in the New York City region. *The Auk*, **82** : 62-94.

MONNERET R.J., 1974. — Répertoire comportemental du Faucon Pèlerin *Falco peregrinus*. Hypothèse explicative des manifestations adversives. *Alauda*, **42** (4) : 407-428.

MONNERET R.J., 1987. — Le faucon pèlerin, Maison-Alfort, Point Vétérinaire, 124 p.

NELSON R.W., 1970. — Some aspects of the breeding behaviour of Peregrine Falcons on Langara Island, B.C. Unpubl. M.S. Thesis, Dept. of Biology, Univ. Calgary, Alberta.

RATCLIFFE D.A., 1980. — The peregrine Falcon, Calton, T & A Poyser, 416 p.

RICKLEFS R.E. & SMERASKI C.A. 1983 : Variation in incubation period within a population of european starling. *The Auk*, **100** : 926-931.

VON UEXKÜLL J., 1956. — Mondes animaux et mondes humains suivi de : Théorie de la signification, Paris, Gonthier.