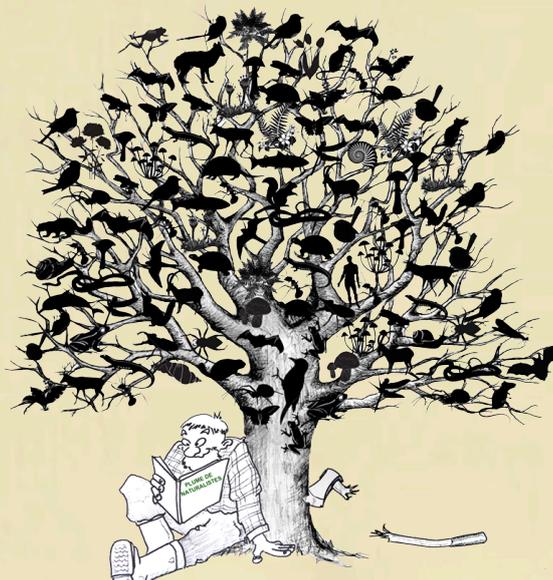


numéro 4
2020

Plumme de



Revue pour la libre expression des connaissances en sciences naturelles





© Philippe Grimonprez

Equipe éditoriale

Michel BARATAUD, Gaëlle CAUBLLOT, Frédéric CHICHE, Jean-François CORNUET, Jean-François DESMET, Ondine FILIPPI-CODACCIONI, Philippe GRIMONPREZ, Roland JAMAULT, Véronique JORLAND, Marie LE ROUX, Angélique MOREAU.

Ont contribué à ce numéro :

• Textes :

Julien BARATAUD, Michel BARATAUD, Yves BAS, Doriane BRENON, Alice CHERON, Jean-François CORNUET, Christophe GILLES, Philippe KRAEMER, Shirley LAURENT, Alex LEFEVRE, Patrick TRIPLET, Antoine ROCHE.

• Photographies (1^{ère} de couv.) :

Laurent ARTHUR, Julien BARATAUD, Michel BARATAUD, Jean-François CORNUET, Jean-François DESMET, Alexandre HILEY, Philippe KRAEMER, Alex LEFEVRE, Gaëlle MITHELLI.

• Illustrations :

Laurent ARTHUR, Julien BARATAUD, Michel BARATAUD, Jean-François CORNUET, Jérémy DECHARTRE, Jean-François DESMET, Alain GIOSA, GMHL, Alexandre HILEY, Julien JEMIN, Philippe KRAEMER, Alex LEFEVRE, Gaëlle MITHELLI, Gilles SAN MARTIN.

L'ESPRIT DE LA REVUE

Plume de Naturalistes est une revue francophone libre, participative et gratuite, ouverte à tous les thèmes des sciences de la Vie et de la Terre, et toutes les formes d'expression (article, essai, expression artistique...).

L'objectif de la revue est d'aller à la rencontre des personnes et structures produisant des études naturalistes restant souvent à l'état de rapport interne, pour proposer une diffusion sur le support de leur choix (une liste des revues existantes est proposée sur le site plume-de-naturalistes.fr) ; le but de Plume de Naturalistes n'est pas son propre succès mais l'incitation à la diffusion des connaissances.

Habituée du principe que la diffusion de la connaissance appartient à ceux qui la produisent, l'équipe éditoriale est accessible à tous les auteurs motivés par la gestion de la revue. Les auteurs de manuscrits sont libres du choix de leurs relecteurs, ces derniers s'engageant à être des conseillers respectueux et non des censeurs arrogants.

Le choix final de la publication d'un manuscrit appartient à son auteur, puisque la revue ne défend pas sa propre réputation selon une norme imposée, mais se veut le reflet de la disparité du monde naturaliste, chaque auteur assumant la responsabilité de ses écrits et chaque lecteur étant invité à exercer ses capacités de libre arbitre.

SOMMAIRE

Julien BARATAUD *et al.*

Comportement acoustique des chiroptères de Tenerife (archipel des Canaries). **p. 1**

Alex LEFEVRE *et* Michel BARATAUD

Comportement acoustique de *Nyctalus azoreum* sur l'île de São Miguel (archipel des Açores). **p. 27**

Shirley LAURENT *et al.*

Caractérisation des habitats et des îlots utilisés par l'Avocette élégante (*Recuvirostra avosetta*), l'Huîtrier pie (*Haematopus ostralegus*), la Mouette rieuse (*Chroicocephalus ridibundus*), la Mouette mélanocéphale (*Ichthyaetus melanocephalus*) et la Sterne caugek (*Thalasseus sandvicensis*) en période de reproduction. **p. 43**

Christophe GILLES

Etude du marquage territorial et du régime alimentaire de l'Hermine (*Mustela erminea*) par l'analyse de ses fèces. **p. 61**

Jean-François CORNUET

Les apports de la vidéo au ralenti pour l'étude des comportements en vol du Martinet noir (*Apus apus*) en période de reproduction. Partie 2. Les captures. **p. 71**

Jean-François CORNUET

Contribution of slow motion video for

an in flight behavioral study in the Common Swift (*Apus apus*) during the breeding period. Part 2. Foraging.

p.139

Patrick TRIPLET *et al.*

Impact du pâturage sur les oiseaux nichant au sol : synthèse bibliographique. **p. 207**

Alice CHERON *et* Antoine ROCHE

Cartographie des terrains de chasse d'une colonie de Grand murin, en vue de l'extension d'un périmètre Natura 2000 dans les Monts d'Ambazac (87).

p. 224

Michel BARATAUD

Le sens de la propriété foncière chez les humains, et ses conséquences sur la nature. **p. 245**

À DÉCOUVRIR
également
dans ce numéro :

Plume de poète

p. 265

La nature en littérature

p. 275

La nature en musique

p. 277

Comportement acoustique des chiroptères de Tenerife (archipel des Canaries)

Par **Julien BARATAUD** (julien.barataud@gmail.com)
Yves BAS (yves.bas@gmail.com)
Michel BARATAUD (michel.barataud1@orange.fr)



Résumé

Des relevés acoustiques au détecteur d'ultrasons ont été réalisés en avril 2017 et février 2019 sur trois îles des Canaries, et plus particulièrement sur Tenerife ; 161 séquences sonores attribuables à sept taxons ont été analysées. *P. maderensis* est la plus contactée ; elle se caractérise par : 1) des fréquences plus élevées que *P. kuhlii* sur le continent ; 2) l'utilisation intensive de la structure FM sigmoïde dans tous les comportements de chasse ; 3) une extension de niche acoustique rendant peu probable l'existence d'une autre espèce de Pipistrelle sur Tenerife. *P. conf.kuhlii*, enregistrée sur Fuerteventura, est en recouvrement avec la niche acoustique de *P. maderensis*, cette similitude n'étayant pas l'hypothèse d'une séparation spécifique entre ces deux taxons dans les Canaries. *H. savii*, *T. teniotis* et *N. leisleri* se caractérisent par des fréquences plus élevées que celles relevées en Europe. *P. teneriffae*, comparé à *P. austriacus*, montre des caractéristiques accrues de spécialisation à la chasse des papillons tympanées en milieu ouvert. *B. barbastellus* utilise des FME plus basses qu'en Europe, ce qui,

examiné dans le contexte des niches acoustiques des Canaries, conforte la théorie d'un mimétisme acoustique utilisé comme leurre pour ses proies tympanées. Enfin, un examen des niches acoustiques des espèces présentes, suggère un scénario explicatif des différences entre signaux sonar aux Canaries et sur le continent.

Abstract

Acoustic surveys were conducted with ultrasound detectors in April 2017 and February 2019 on three of the Canary Islands, and more specifically on Tenerife; 161 sound sequences attributable to seven taxa were analyzed. *P. maderensis* is the most frequently contacted; this species is characterized by: 1) higher frequencies than *P. kuhlii* on the mainland; 2) the intensive use of the sigmoid FM structure in all hunting behaviors; 3) an acoustic niche extension making the

existence of another *Pipistrellus* species on Tenerife unlikely. *P. conf. kuhlii*, recorded on Fuerteventura, overlaps with the acoustic niche of *P. maderensis*; this similarity does not support the hypothesis of a specific separation between these two taxa in the Canary Islands. *H. savii*, *T. teniotis* and *N. leisleri* are characterized by higher frequencies than those found in Europe. *P. teneriffae*, compared to *P. austriacus*, exhibits increased specialization characteristics when hunting tympanate moths in an open environment. *B. barbastellus* is the only species studied to have a lower FME than in Europe, which, in the context of the acoustic niches of the Canaries, reinforces the theory of acoustic mimicry used as a decoy for its tympanate prey. Finally, an examination of the acoustic niches of the species present suggests a scenario explaining the differences between sonar signals in the Canaries and on the continent.



Figure 1.

Image satellite (Google Maps) de l'archipel des Canaries et de la côte marocaine.

Introduction

L'archipel atlantique des îles Canaries (Espagne) comprend sept îles s'étalant sur environ 500 km de longitude, et dont les deux plus occidentales, Lanzarote et Fuerteventura, sont situées à une centaine de kilomètres de la côte continentale marocaine (**Figure 1**). Tenerife est la plus orientale du groupe des quatre îles occidentales ; avec ses 2 034 km² c'est la plus grande île de l'archipel ; son volcan central, le Teide, culmine à 3 718 mètres d'altitude. Tenerife est également l'île la plus peuplée de la Macaronésie, avec 908 555 habitants. Son climat est de type subtropical méditerranéen ; on y rencontre une grande variété d'habitats, combinaison des variations d'altitude et d'exposition. La partie sud est semi désertique ; la partie nord plus humide accueille des laurisylves, forêts primaires de lauriers (FERNÁNDEZ-PALACIOS 2009) ; sur les pentes sud du volcan, jusqu'à plus de 2000 m, se développent des pinèdes sèches clairsemées parfois anciennes. Huit espèces de chiroptères sont répertoriées dans les Canaries, dont sept sont notées à Tenerife :

- *Pipistrellus maderensis* : décrite en 1878 ; espèce la plus abondante sur les quatre îles occidentales (Tenerife, Gomera, El Hierro, La Palma), de 0 à 2150 m d'altitude, dans une majorité d'habitats (FARJADO & BENZAL 2002 ; TRUJILLO & BARONE 1993) ;
- *Pipistrellus kuhlii* : citée depuis 1922 (IBÁÑEZ & FERNÁNDEZ 1922) ; présente de 15 à 350 m d'altitude ; notée selon TRUJILLO & BARONE (1993) uniquement sur les trois îles orientales : occasionnelle sur Grande Canarie et Lanzarote, et commune sur Fuerteventura ; selon FARJADO & BENZAL (2002) et PESTANO *et al.* (2003b), elle est aussi présente sur Tenerife,

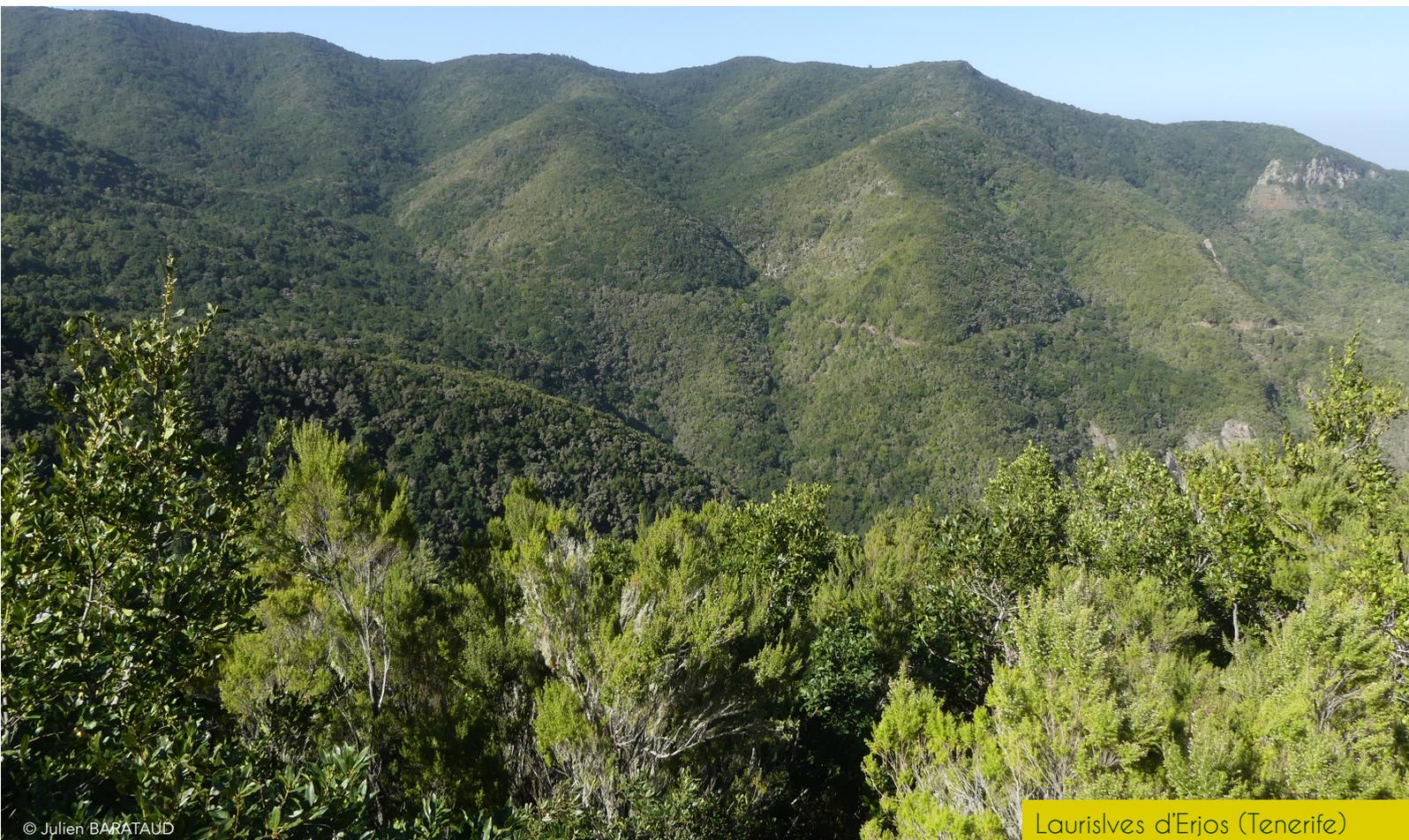
avec des individus capturés en 2001 dans les pinèdes de La Guancha, La Esperanza et Arico ;

- *Hypsugo savii* : découverte en 1859 (IBÁÑEZ & FERNÁNDEZ 1922) ; présente sur les cinq îles occidentales, de 0 à 2150 m d'altitude, dans les habitats rocheux (TRUJILLO & BARONE 1993), et également sur Fuerteventura où un seul individu a été trouvé en 1992 (FARJADO & BENZAL 2002) ;
- *Nyctalus leisleri* : découverte en 1980 sur Tenerife (TRUJILLO *et al.* 1988) ; présente sur Tenerife et La Palma, de 0 à 2150 m d'altitude, dans une majorité d'habitats (TRUJILLO & BARONE 1993) mais principalement dans les pinèdes (FARJADO & BENZAL 2002) ;
- *Plecotus teneriffae* : découverte en 1907 (IBÁÑEZ & FERNÁNDEZ 1922) ; présente sur Tenerife, El Hierro et La Palma, de 150 à 2300 m d'altitude, dans une majorité d'habitats (FARJADO & BENZAL 2002 ; TRUJILLO & BARONE 1993) ;
- *Barbastella barbastellus guanchae* : découverte en 1904 et décrite comme sous-espèce en 1987, présente sur Tenerife et La Gomera où elle est considérée comme rare (TRUJILLO *et al.* 2002) ; présente sur les versants nord de 20 à 1380 m d'altitude, des zones cultivées en lisière forestière jusqu'aux pinèdes et laurisylves ;
- *Tadarida teniotis* : découverte à El Hierro en 1978 (HUTTERER 1979) ; présente sur les cinq îles occidentales, de 0 à 2300 m d'altitude dans une majorité d'habitats (FARJADO & BENZAL 2002 ; TRUJILLO & BARONE 1993) ;
- *Eptesicus serotinus* est citée comme accidentelle, avec une seule mention en 1988 à Lanzarote (FARJADO & BENZAL 2002) ; les espèces présentes aux Canaries semblant d'origine nord africaine, il s'agirait sans doute d'*Eptesicus isabellinus*.

Le peuplement chiroptérologique des Canaries cumule deux intérêts écologiques majeurs : l'évolution biologique dans un contexte d'isolement insulaire, et la double influence géographique - européenne et africaine - dans l'origine des populations colonisatrices, en lien avec l'histoire récente des refuges glaciaires (SALGUEIRO *et al.* 2007). Des études sur les émissions sonar des espèces de Macaronésie ont eu lieu principalement à Madère (RUSSO *et al.* 2009, TEIXEIRA & JESUS 2009), les données sur les Canaries ne faisant l'objet, à notre connaissance, que de mentions générales sur les fréquences utilisées (FARJADO & BENZAL 2002, TRUJILLO & BARONE 1993). Or, l'éloignement important entre les trois archipels septentrionaux (450 km entre les Canaries et Madère, 850 km entre Madère et les Açores) limitant fortement la probabilité d'un flux de gènes, ajouté à la disparité de l'origine et de l'ancienneté de leurs peuplements initiaux, doivent théoriquement engendrer

des différences acoustiques, liées à l'empreinte phylogénétique comme à l'adaptation aux contextes locaux ; ces éventuelles différences peuvent apporter leur contribution à une meilleure compréhension de l'histoire naturelle des chiroptères de Macaronésie.

En avril 2017 (YB) et en février 2019 (JB), deux d'entre nous ont réalisé des relevés acoustiques au détecteur d'ultrasons sur trois îles de l'archipel des Canaries : Fuerteventura, Lanzarote et Tenerife, cette dernière cumulant la plus forte pression d'écoute et le plus grand nombre de séquences sonores. Sept des huit taxons décrits sur l'archipel ont été contactés ; nous présentons ici les résultats des analyses des séquences acoustiques, et formulons des hypothèses issues d'une double comparaison : interspécifique locale, et intraspécifique entre les valeurs constatées aux Canaries et celles mesurées sur les signaux sonar des populations européennes.



© Julien BARATAUD

Laurisilves d'Erjos (Tenerife)

Matériel et méthode

Chaque espèce a été enregistrée dans des conditions correspondant à une activité de vol naturel.

La collecte des données a été réalisée grâce à deux modèles de détecteurs d'ultrasons : 1) enregistreur automatique SM2BAT+ de Wildlife Acoustics, utilisé du 2 au 4 avril sur Lanzarote, du 5 au 7 avril 2017 sur Fuerteventura et du 8 au 18 avril 2017 sur Tenerife, durant 16 nuits complètes (chacune d'une durée d'environ 11 h 30, cumulant ainsi 184 h d'écoute passive) ; 52 séquences (contenant une à deux espèces), jugées représentatives de la diversité des espèces et comportements, ont été sélectionnées pour l'analyse ; 2) enregistreur automatique **Passive Recorder** développé par Jean-Dominique Vrignaut ; utilisé sur Tenerife entre le 20 et le 25 février 2019, durant cinq nuits complètes et un début de soirée (61 heures

de temps d'écoute cumulé, 99 séquences contenant des signaux de chiroptères).

Tenerife a concentré ainsi l'essentiel de la pression d'écoute, répartie sur dix sites (**Figure 2**). Les habitats inventoriés vont de la côte océanique semi désertique aux forêts clairsemées de vieux pins à 2100 m d'altitude, en passant par les laurisylves, les ravins rocheux buissonnants et les landes à bruyères arborescentes (**Tableau 1**).

L'analyse des séquences sonores correspond à la méthode d'écologie acoustique (BARATAUD 2015).

Toutes les séquences collectées en hautes fréquences ont été transformées en expansion x 10, puis ont fait l'objet de deux types d'analyse : auditive et informatique. Analyse auditive.

Pour chaque signal, les critères pris en compte sont :

- la structure, c'est-à-dire les caractéristiques de l'évolution de la



Figure 2. Image satellite (Google Maps) de l'île de Tenerife, avec la localisation des dix points d'écoute au détecteur d'ultrasons. Pour visualiser les détails, cliquer [ici](#).

fréquence en fonction du temps : quasi fréquence constante (QFC) pour les signaux dont la largeur de bande est inférieure à 5 kHz ; fréquence modulée (FM) pour les signaux dont la largeur de bande est supérieure à 5 kHz ; FM aplaniée (FM/QFC ou FM apl) pour les signaux combinant les deux structures précédentes ;

- le timbre (type de sonorité appréciable en expansion de temps x 10) : sifflé, nasillard ou miaulé ;

- la répartition de l'énergie au sein du signal (présence et emplacement d'un éventuel pic d'énergie audible).

Pour la séquence complète, une éventuelle variation de rythme (régularité et récurrence) est mise en relation avec une éventuelle variation de structure audible des signaux, et avec le comportement de l'individu (distance aux obstacles principalement) lorsqu'il a pu être observé visuellement.

Analyse informatique (logiciel BatSound, Pettersson Elektronik ABTM).

Pour chaque signal, les critères pris en compte sont : la durée totale du signal, la fréquence initiale (FI) et la fréquence terminale (FT) du fondamental, la largeur de la bande (LB) des fréquences balayées, la fréquence du maximum d'énergie (FME) du fondamental (plus l'harmonique 1 pour les signaux de *Plecotus*). Pour les signaux en fréquence modulée (FM), la durée, la LB et la FT sont mesurées sur spectrogramme (fenêtre FFT de 512 points, type Hanning). La FME est définie comme la fréquence concentrant le plus d'énergie d'après l'analyse de densité spectrale (fenêtre FFT de 512 points). Les mesures de FI des signaux QFC sont réalisées grâce à la densité spectrale avec une fenêtre FFT de densité spectrale de 256 points. L'atténuation atmosphérique agissant surtout sur les hautes fréquences, nous avons sélectionné les signaux les plus intenses possibles, afin d'obtenir des mesures précises de largeur de bande et

de durée.

Pour la séquence complète, les variations de rythme (régularité et récurrence) sont précisées par la mesure de la durée de chaque intervalle (signal compris, en ms).

Le contexte environnemental de vol, noté sur le terrain, est intégré à l'analyse des paramètres de structures, de fréquences et de récurrence, pour mieux interpréter les liens entre le comportement acoustique et le comportement de vol, à l'échelle ponctuelle de l'individu et plus générale des traits de l'espèce.

Résultats et discussion

Sept des huit taxons identifiés dans les Canaries étaient présents parmi les 161 séquences sonores collectées (**Tableau 1**) lors des deux sessions d'études en avril 2017 et en février 2019. Les trois sites de l'île de Lanzarote, et le site de La Caleta sur Tenerife sont les seuls, en dépit d'une pression d'écoute de trois nuits, à n'avoir fourni aucun enregistrement de chiroptères ; par ailleurs, une soirée sur les deux consacrées au site de La Mata à Fuerteventura s'est révélée vide de contacts. Il semble que ces contextes semi désertiques soient peu propices à l'activité de chasse des chiroptères.

Les mesures effectuées sur un échantillonnage de 378 signaux provenant des Canaries (**Tableau 2**) ont été comparées avec celles issues des travaux réalisés en Europe (BARATAUD 2015) selon une méthode identique. Nos enregistrements sur les îles Canaries ayant été réalisés en aveugle, c'est grâce à la bibliographie existante, et à une bonne connaissance des répertoires de signaux sonar utilisés par l'ensemble des espèces européennes, qu'ils ont pu être attribués, par analogie, à telle ou telle espèce.

Tableau 1.

Informations sur les localités inventoriées au détecteur d'ultrasons (sauf Boca Tauce sur Tenerife, où *T. teniotis* a été contacté à l'oreille nue) ; espèces contactées et nombre de séquences sonores collectées.

Iles	Sites	Habitat principal	Altitude (m)	Dates	Temps d'écoute	Espèces	N. séq.
Lanzarote	Arrecife ; barrage du Palomo ; Laguna de Janubio	semi désertique, bord de barrage	< 100	02-04 avril 2017	3 nuits	néant	0
Fuerteventura	Los Molinos	semi désertique, bord de barrage	130	05 avril 2017	1 nuit	<i>Pipistrellus conf. kuhlii</i>	8
	La Mata (Tuineje)	jardins, vergers	60	06-07 avril 2017	2 nuits	<i>Pipistrellus conf. kuhlii</i>	2
Tenerife	Los Cazadores (Fasnia)	ravin rocheux	930	08-09 avril 2017	2 nuits	<i>Tadarida teniotis</i>	3
						<i>Pipistrellus maderensis</i>	2
	Anaga	bruyères arborescentes	870	10-11 avril 2017	2 nuits	<i>Pipistrellus maderensis</i>	1
						<i>Barbastella barbastellus</i>	2
	Afur	ruisseau, falaises	210	12 avril 2017	1 nuit	<i>Hypsugo savii</i>	2
						<i>Pipistrellus maderensis</i>	1
	Rosa Vieja	ravin rocheux	1010	13 avril 2017	1 nuit	<i>Hypsugo savii</i>	2
						<i>Pipistrellus maderensis</i>	2
						<i>Tadarida teniotis</i>	2
	Herquio	ravin rocheux	490	14 avril 2017	1 nuit	<i>Barbastella barbastellus</i>	4
						<i>Hypsugo savii</i>	8
						<i>Pipistrellus maderensis</i>	7
						<i>Plecotus teneriffae</i>	1
	El Portillo	mare, pinède	2060	15-16 avril 2017	2 nuits	<i>Tadarida teniotis</i>	1
						<i>Hypsugo savii</i>	2
<i>Pipistrellus maderensis</i>						3	
<i>Plecotus teneriffae</i>						1	
El Palmar	jardins, vergers	600	18 avril 2017	1 nuit	<i>Pipistrellus maderensis</i>	1	
La Caleta	semi désertique	20	20-21 février 2019	3 nuits	néant	0	
Boca Tauce (contact auditif)	caldeira	2030	22 février 2019	0h30	<i>Tadarida teniotis</i>	1	
Las Lajas	pinède clairsemée	2100	22-23 février 2019	1 nuit + 1 soirée de 3h30	<i>Pipistrellus maderensis</i>	35	
					<i>Nyctalus leisleri</i>	6	
					<i>Plecotus teneriffae</i>	2	
Erjos	laurisylve	1000	25 février 2019	1 nuit	<i>Pipistrellus maderensis</i>	56	
Total	16				21 nuits	7	161

Tableau 2.

Valeurs moyennes et écart-types mesurées sur les signaux des sept espèces contactées aux Canaries, comparées avec les valeurs mesurées en Europe (d'après BARATAUD 2015).

Espèces	Structure ou type	Origine	n. signaux (séqu.)	Durée intervalles (ms)		Durée signaux (ms)		Fréquence initiale (kHz)		Fréquence terminale (kHz)		Largeur de bande (kHz)		Fréq. max. énergie fond. (kHz)		Fréq. max. énergie HI (kHz)	
				Moy.	E-Type	Moy.	E-Type	Moy.	E-Type	Moy.	E-Type	Moy.	E-Type	Moy.	E-Type	Moy.	E-Type
<i>P. maderensis</i>	QFC & FM aplanie	Tenerife	45 (14)	211,8	68,4	5,7	1,0	67,4	11,9	43,6	2,0	23,8	11,5	45,0	1,4		
<i>P. maderensis</i>	FM sigmoïde	Tenerife	85 (24)	158,2	79,0	4,6	0,7	88,3	14,2	36,8	4,1	51,6	11,6	48,4	4,7		
<i>P. conf. kuhlii</i>	FM apl. & sigm.	Fuerteventura	46 (7)	99,5	42,4	5,4	1,5	79,4	19,1	42,1	2,3	37,2	18,4	45,6	5,1		
<i>P. conf. kuhlii</i>	FM aplanie	Europe	125 (19)	131,1	63,4	6,5	2,3	64,7	20,5	37,0	2,5	27,7	20,4	39,7	3,1		
<i>H. savii</i>	QFC	Tenerife	18 (2)	193,8	47,6	11,2	1,4	38,4	2,1	36,8	1,2	1,6	1,2	37,6	1,7		
<i>H. savii</i>	QFC	Europe	32 (4)	282,6	97,1	12,5	2,3	33,5	2,1	32,1	1,3	1,5	1,1	32,4	1,1		
<i>H. savii</i>	FM aplanie	Tenerife	43 (5)	137,3	63,9	8,1	1,4	54,0	8,0	38,3	1,1	15,7	8,0	40,9	1,4		
<i>H. savii</i>	FM aplanie	Europe	49 (9)	156,8	61,0	7,7	1,9	53,9	9,6	33,8	1,8	20,1	9,2	35,1	1,8		
<i>N. leisleri</i>	type A	Tenerife	8 (4)	419,4	148,9	8,0	4,5	28,2	1,9	26,2	1,5	2,0	1,4	27,0	1,6		
<i>N. leisleri</i>	type A	Europe	73 (11)	333,6	123,3	12,1	3,3	25,9	2,1	23,9	1,7	2,0	1,0	24,5	1,7		
<i>N. leisleri</i>	type B	Tenerife	25 (3)	166,2	217,7	4,6	4,2	56,1	14,8	27,6	5,4	28,5	11,7	34,2	6,6		
<i>N. leisleri</i>	type B	Europe	50 (8)	212,9	106,0	9,1	2,5	43,1	7,6	25,7	1,4	17,4	6,9	26,9	1,8		
<i>N. leisleri</i>	social	Tenerife	2 (1)	732,0		16,7	1,8	20,0	0,2	14,8	0,8	5,2	1,0	16,6	0,4		
<i>N. leisleri</i>	social	Europe	29 (7)	1007,4	357,5	26,0	1,9	17,5	0,9	12,7	0,6	4,8	1,0	13,5	0,4		
<i>T. teniotis</i>	QFC	Tenerife	24 (2)	955,8	314,6	13,4	2,2	14,9	2,1	12,5	1,1	2,4	1,4	13,6	1,6		
<i>T. teniotis</i>	QFC	Europe	92 (27)	570,6	280,2	15,5	3,0	13,1	1,7	10,9	1,2	2,2	1,0	11,5	1,3		
<i>T. teniotis</i>	FM aplanie	Tenerife	4 (1)	1556,8	2216,9	10,5	2,7	21,8	1,1	14,5	1,0	7,2	1,1	15,6	0,9		
<i>T. teniotis</i>	FM aplanie	Europe	52 (8)	359,7	146,5	16,3	3,4	27,8	6,4	14,2	1,5	13,6	5,7	15,4	1,6		
<i>P. teneriffae</i>	FM > 6 ms	Tenerife	32 (4)	232,6	61,1	7,5	1,2	41,7	2,1	17,9	1,6	23,8	2,1	26,2	2,4	44,0	3,1
<i>P. austriacus</i>	FM > 6 ms	Europe	31 (6)	165,7	54,0	7,0	0,7	42,0	4,7	18,5	2,4	23,5	4,9	26,9	1,5	49,8	2,7
<i>B. barbastellus</i>	type A	Tenerife	32 (6)	160,8	42,8	3,6	0,6	37,3	1,3	25,1	1,2	12,1	1,9	32,6	0,8		
<i>B. barbastellus</i>	type A	Europe	17 (7)	82,6	40,2	3,2	0,9	37,5	1,8	27,6	1,1	9,8	2,0	34,5	1,5		
<i>B. barbastellus</i>	type B	Tenerife	14 (3)	67,4	5,6	8,5	1,4	44,1	0,9	33,0	1,7	11,1	2,3	41,2	1,9		
<i>B. barbastellus</i>	type B	Europe	17 (7)	58,5	8,4	5,9	2,5	45,5	2,1	34,2	4,0	11,3	3,8	43,1	2,3		

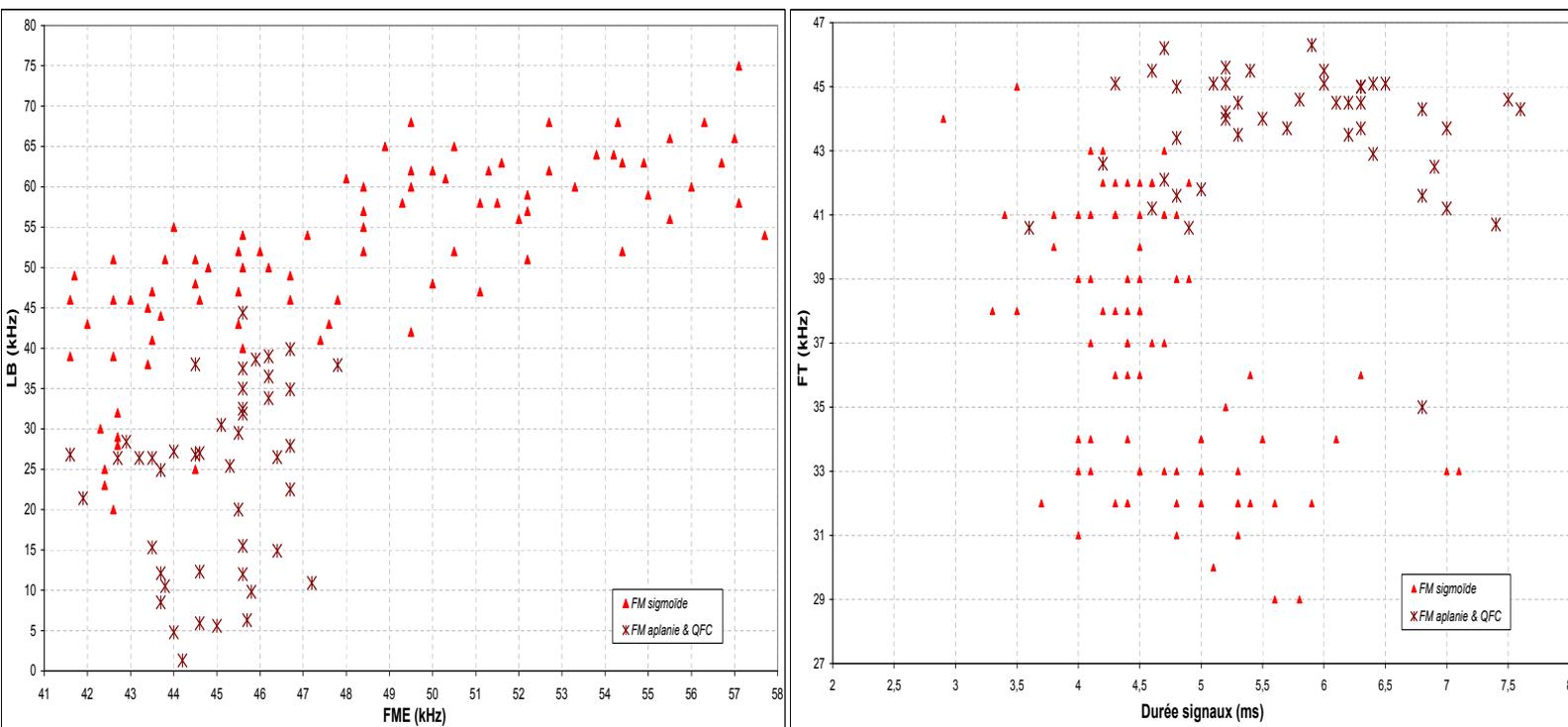
Pipistrellus maderensis

Sur Tenerife, 107 séquences attribuables au genre *Pipistrellus* ont été collectées ; toutes correspondent à *P. maderensis* (JESUS *et al.* 2009 ; RUSSO *et al.* 2009 ; TEIXEIRA & JESUS 2009). La présence de *P. kuhlii* ayant cependant été décrite sur cette île (FARJADO & BENZAL 2002 ; PESTANO *et al.* 2003b), nous avons ventilé nos mesures de signaux sur des graphiques (Figures 3 et 4), et constaté une distribution homogène des deux types de structure les plus rencontrés : FM aplanie et FM sigmoïde (Figures 5 et 6).

Chacune des deux distributions forme un continuum cohérent, sans aucun hiatus suffisant pour expliquer la présence de deux taxons. L'étalement fréquentiel de chacune des deux structures, inhabituellement grand pour une seule espèce, ne remet pas en cause le caractère monospécifique. En effet, d'une part un individu, dans une seule séquence, peut balayer une bonne partie de cette

gamme fréquentielle (passant de la FM aplanie à la FM sigmoïde) ; d'autre part chaque gamme fréquentielle est utilisée en cohérence avec le contexte de vol (les FME les plus hautes et les durées les plus courtes étant corrélées avec un rythme plus rapide, témoin d'un environnement plus dense). Ainsi ces graphiques affichent bien le répertoire presque exhaustif (les signaux QFC – LB inférieure à 5 kHz – sont rares dans les séquences collectées, sans doute à cause du milieu souvent forestier) d'une seule espèce. Cette dernière correspond à *P. maderensis* : la gamme de FME est concordante avec la bibliographie existante (Russo *et al.* 2009 donnent pour *P. maderensis* sur Madère des moyennes et écart-types très proches de ceux indiquées dans le Tableau 2 pour la structure FM aplanie) ; par ailleurs cette espèce est très abondante sur Tenerife (FARJADO & BENZAL 2002 ; TRUJILLO & BARONE 1993).

Les fréquences sont plus élevées chez *P. maderensis* que chez *P. kuhlii* en



Figures 3 (à gauche) et 4 (à droite).

Graphiques bivariés (Fig. 3 : X = durée des signaux ; Y = fréquence terminale. Fig. 4 : X = fréquence du maximum d'énergie ; Y = largeur de bande) montrant la distribution des valeurs mesurées sur les signaux FM aplanie et FM sigmoïde de *P. maderensis*.

Europe, alors que ces deux espèces sont considérées comme étroitement affiliées (PESTANO *et al.* 2003b) ; cette caractéristique est supposée être en lien avec la taille plus faible de *P. maderensis* (Russo *et al.* 2009), cette réduction pouvant être due à l'effet d'insularité qui génère des ressources trophiques plus limitées (KRZANOWSKI 1967) ; une FME plus élevée permet d'augmenter l'éventail de proies en accédant à des insectes plus petits (les longueurs d'ondes de *P. maderensis* et *P. kuhlii* sont respectivement de 7,4 et 8,5 mm ; Russo *et al.* 2009).

L'utilisation de la FM sigmoïde est aussi répertoriée chez *P. kuhlii* en Europe (BELLION 2019) ; mais chez cette dernière ce type de structure, dérivant certainement des signaux sonar FM/QFC/FM typiques de cette espèce, est rarement utilisé, et semble avoir une fonction partiellement sociale. Les séquences de *P. maderensis* collectées sur Tenerife en milieu forestier (clairsemé ou dense), sont en majorité des FM sigmoïdes, utilisées de façon clairement exclusive comme signaux sonar (phases de croisière et d'approche,

absence de signaux de communication sociale). Plusieurs séquences FM sigmoïdes témoignent, grâce à leur rythme lent (Figure 7), que cette structure n'est pas réservée aux phases d'approche (contrairement à ce que la théorie peut prédire : la FM étant mieux adaptée aux habitats encombrés d'obstacles) ; il s'agit donc bien d'une signature spécifique, unique chez une espèce européenne de type QFC et FM aplanie.

Ces distributions de signaux de *P. maderensis* sont comparées à celles des deux espèces de Pipistrelles européennes émettant dans des gammes de fréquences similaires (Figure 8). *P. maderensis* occupe une niche acoustique vaste, recouvrant partiellement celle de *P. kuhlii* et presque totalement celle de *P. pipistrellus* (*P. nathusii* venant s'insérer entre les deux dans une bonne partie de l'Europe). Cette extension, déjà constatée sur d'autres espèces en milieux insulaires où la diversité spécifique est faible (BARATAUD & GIOSSA 2013 ; BARATAUD *et al.* 2017), est typique d'une absence de concurrence d'autres espèces utilisant un même registre de

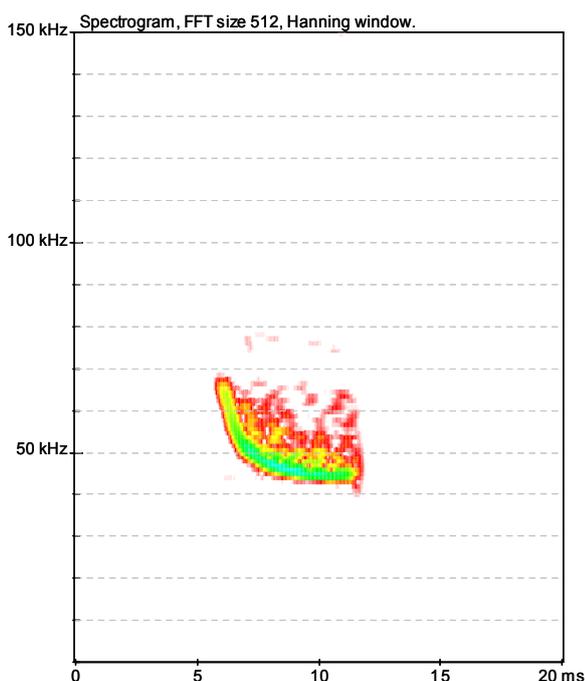


Figure 5.
Spectrogramme d'un signal de structure FM aplanie de *P. maderensis*.

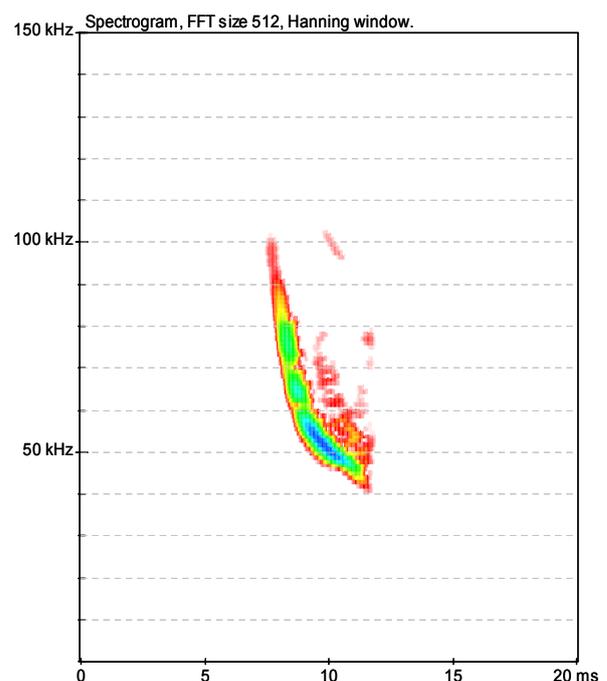


Figure 6.
Spectrogramme d'un signal de structure FM sigmoïde de *P. maderensis*.

structures de signaux sonar ; ainsi, la niche acoustique de *P. maderensis* ne laisse guère de place à une autre espèce de Pipistrelle, au moins sur Tenerife, surtout

si l'on considère que les fréquences juste en dessous sont occupées par *H. savii* (Figure 10). Ceci remet en cause la réalité de la présence de *P. kuhlii* sur Tenerife.

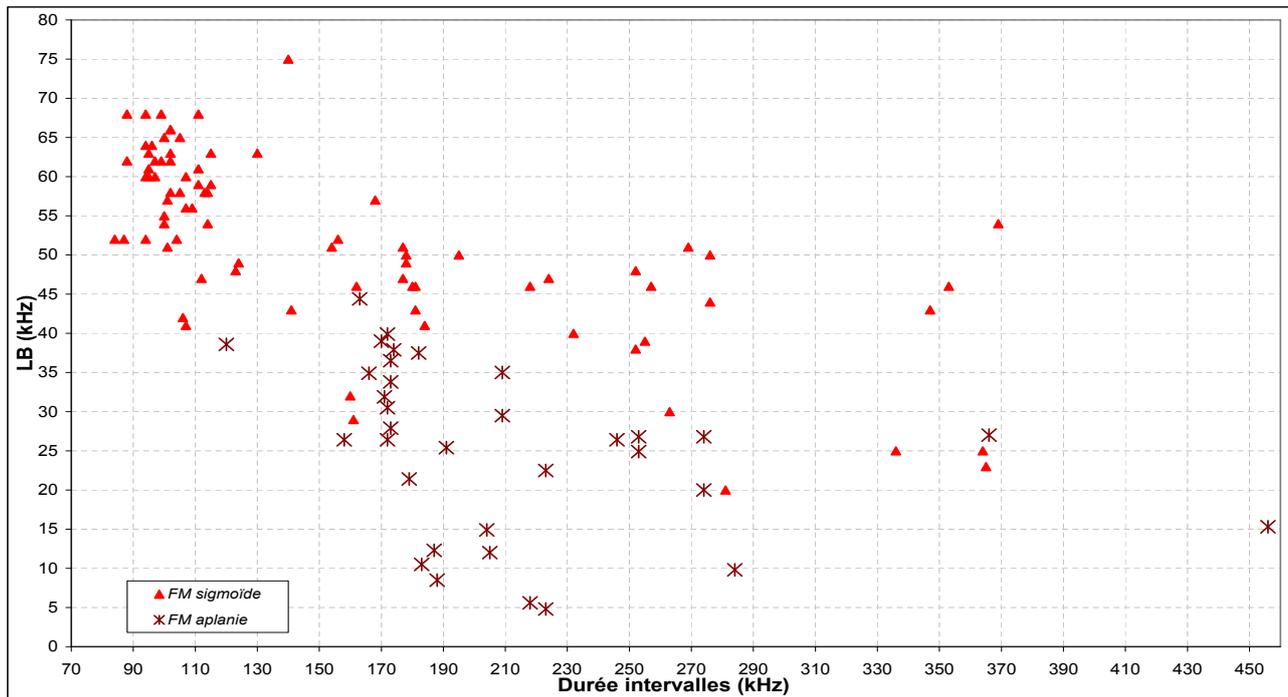


Figure 7.

Graphique bivarié (X = durée des intervalles ; Y = largeur de bande) montrant la distribution des valeurs mesurées sur les signaux FM aplanie et FM sigmoïde de *P. maderensis*. Une part importante des FM sigmoïdes dépasse des durées d'intervalles supérieures à 200 ms, témoignant de phases de croisière éloignées des obstacles environnants.

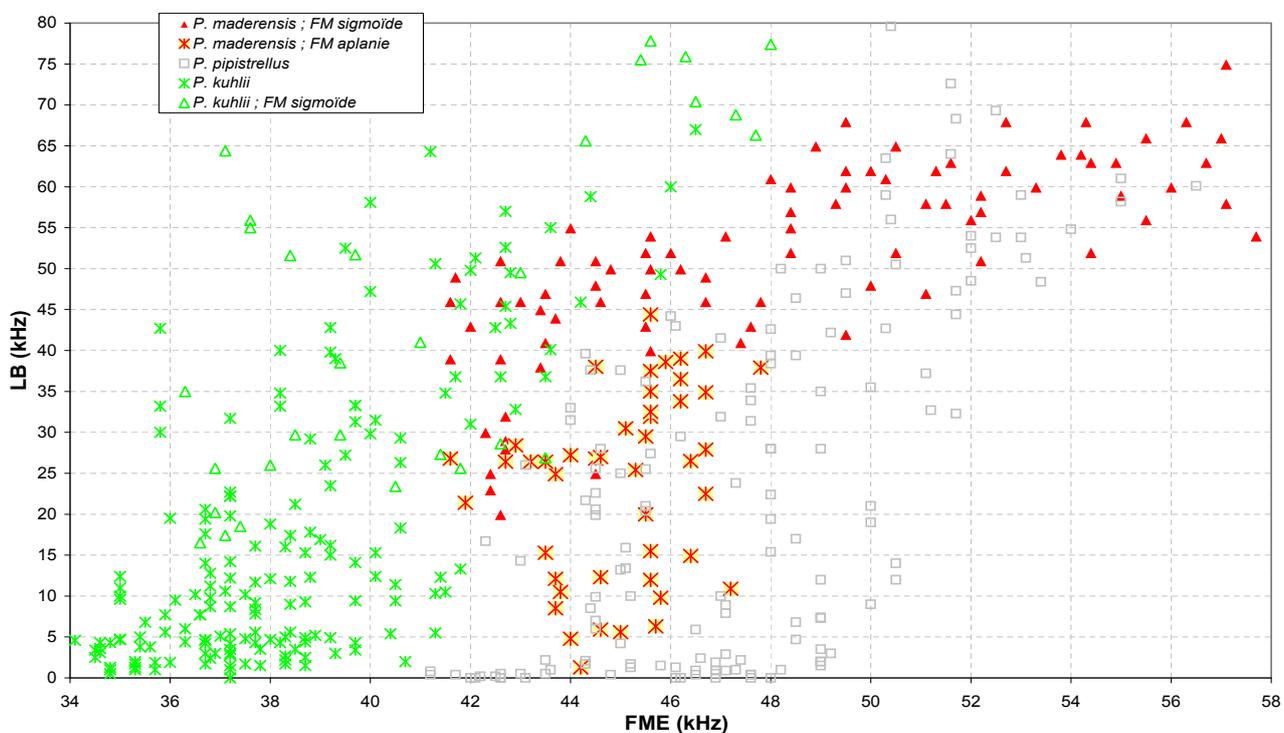


Figure 8.

Graphique bivarié (X = fréquence du maximum d'énergie ; Y = largeur de bande) montrant la distribution des valeurs mesurées sur les signaux de *P. maderensis* (Tenerife), comparées à celles de *P. kuhlii* et *P. pipistrellus* (France) d'après BARATAUD (2015).

Pipistrellus conf. kuhlii

P. conf. kuhlii est considérée comme la seule Pipistrelle présente sur Fuerteventura (FARJADO & BENZAL 2002). Nous avons donc analysé à part les séquences du genre *Pipistrellus* collectées sur cette île, pour les comparer à celles de *P. maderensis* sur Tenerife.

Les signaux recueillis sur les deux sites de Fuerteventura montrent une distribution largement en recouvrement avec celle de *P. maderensis* (Figures 9 et 10). Deux différences apparaissent cependant : *P. conf. kuhlii* ne semble pas utiliser les FM sigmoïdes à FT basse, et elle descend plus bas dans la gamme des FME, transgressant la niche d'*H. savii*. Ces caractéristiques n'ayant pas été notées sur Tenerife, deux possibilités sont envisageables : 1) il s'agit de critères distinctifs, propres à *P. conf. kuhlii*, et cette dernière est absente de Tenerife ; mais cette hypothèse est en contradiction avec les conclusions de PESTANO *et al.* (2003) sur la présence de *P. kuhlii* à Tenerife ; 2) il s'agit plus probablement, pour le second critère, d'une extension de niche acoustique en l'absence de compétition fréquentielle : le Vespère est très présent sur Tenerife mais très rare sur Fuerteventura (FARJADO & BENZAL 2002) où il n'exerce pas une pression suffisante sur les pipistrelles pour restreindre leur gamme de FME ; ces dernières étendent ainsi librement leur niche acoustique ; par ailleurs, les FME basses proviennent toujours de séquences où au moins deux congénères sont présents (les autres individus étant sur des valeurs plus élevées), ce qui est une autre circonstance typique d'élargissement de niche fréquentielle (BARATAUD 2015). Quant à la restriction de l'usage des FM sigmoïdes à basse FT, elle pourrait ne pas avoir été sélectionnée ou avoir disparue chez les individus de Fuerteventura, en lien avec l'exclusivité des milieux ouverts,

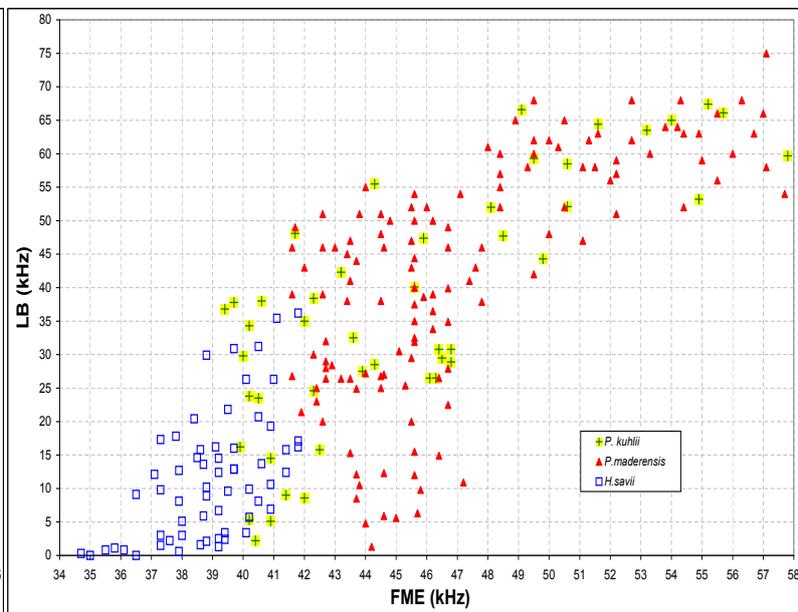
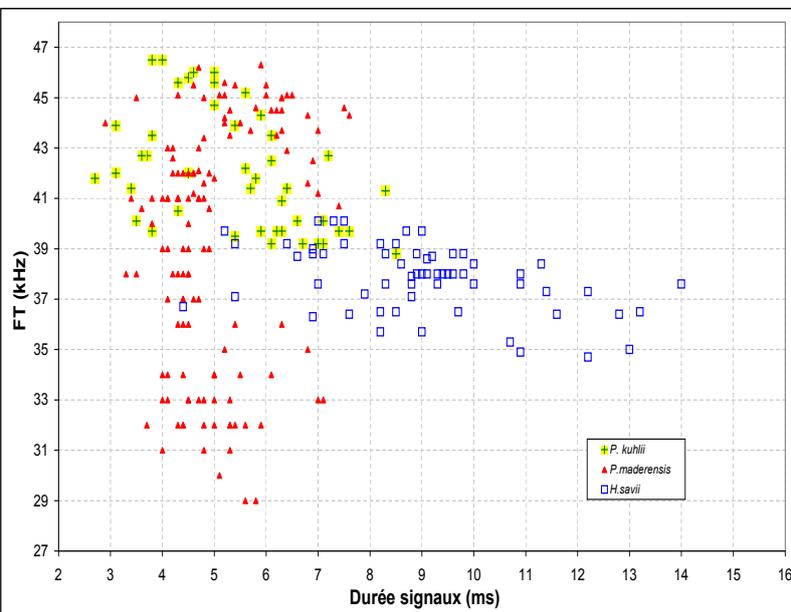
rendant inutilement dispendieux ce type de structure acoustique.

Les signaux sonar des deux taxons sont très similaires entre les deux îles. L'hypothèse que cela résulte d'une convergence évolutive est peu probable, car les habitats sont globalement différents entre Fuerteventura et Tenerife ; si les milieux plus ouverts de Fuerteventura peuvent expliquer en partie les FME plus basses (en plus de l'absence du Vespère), l'usage sur cette île de FM sigmoïdes à large bande et FME haute ne peut s'expliquer que par une signature génétique, partagée donc par les deux taxons. Il en résulte que sur le plan de l'écologie acoustique, l'existence de deux espèces distinctes de Pipistrelles sur Fuerteventura et Tenerife, n'est pas étayée. Par ailleurs, la sympatrie sur Tenerife de *P. maderensis* et *P. kuhlii* avancée par PESTANO *et al.* (2003), semble affaiblie par nos résultats, car l'hypothèse que deux espèces différentes utilisent, sur cette petite île, une même niche acoustique (donc les mêmes habitats et les mêmes ressources trophiques), est questionnable, particulièrement pour des espèces de structure FM aplatie. Nos résultats plaident au contraire pour l'existence d'une seule espèce (pouvant receler une complexité d'historique des peuplements et de lignées maternelles et, par suite, de légères variations morphologiques).

PESTANO *et al.* (2003) ont constaté que sur les îles Canaries, *P. maderensis* et *P. kuhlii*, si elles diffèrent par leur ADN mitochondrial, ont des profondes similitudes morphologiques, et que les *P. maderensis* des Canaries sont plus reliées aux *P. kuhlii* locales que ne le sont ces dernières avec les *P. kuhlii* continentales. *P. maderensis* et *P. kuhlii* des Canaries pourraient s'hybrider, posant la question de leur statut valide d'espèces distinctes. SIMMONS (2005) prétend que les populations des Canaries identifiées par PESTANO *et al.* (2003) comme *P. kuhlii*,

appartiendraient en réalité à l'espèce africaine *P. hesperidus*. Par ailleurs, les différences de lignées mitochondriales décelées chez le « complexe » *P. kuhlii* à travers l'Europe, l'Afrique du Nord et la Macaronésie ne sont pas confirmées par des analyses portant sur l'ADN nucléaire

qui conclut à l'unicité du taxon (ANDRIOLLO *et al.* 2015). Ainsi le complexe *P. kuhlii/maderensis* n'est pas encore élucidé ; nos résultats ne montrent pas les différences typiques constatées habituellement entre espèces distinctes, au sein de ce groupe acoustique QFC – FM aplanie.



Figures 9 (à gauche) et 10 (à droite). Graphiques bivariés (Fig. 9 : X = durée des signaux ; Y = fréquence terminale. Fig. 10 : X = fréquence du maximum d'énergie ; Y = largeur de bande) montrant la distribution des valeurs mesurées sur les signaux de *P. conf. kuhlii* enregistrés sur Fuerteventura, comparés à ceux de *P. maderensis* et de *H. savii* sur Tenerife.

Hypsugo savii

H. savii a été contactée sur quatre sites de Tenerife. Les signaux analysés occupent une gamme fréquentielle juste en dessous de celle de *P. maderensis*, le recouvrement étant faible à nul (Figures 9 et 10). Ainsi, ces deux espèces couvrent les niches acoustiques de trois espèces continentales : *P. pipistrellus*, *P. nathusii* et *P. kuhlii* (Figure 11). Les valeurs fréquentielles mesurées sur *H. savii* aux Canaries sont plus élevées que celles recueillies en Europe (BARATAUD 2015) et au Maroc (DISCA *et al.* 2014). L'appartenance à ce taxon des séquences collectées est pourtant jugée certaine grâce à des caractéristiques discriminantes de comportement acoustique : contrairement à *P. kuhlii* et *P. maderensis* qui n'utilisent les signaux QFC qu'en phase de recherche

passive ou de transit, *H. savii* pratique la QFC (mélangée à des signaux FM aplanie) en phase de chasse active ; ce critère fiable ayant été noté sur toutes les séquences correspondant à cette gamme de fréquences, l'identification de *H. savii* ne fait pas de doute.

Le Vespère de Savi pratique, quelle que soit la structure, des signaux de durée environ deux fois plus longue que ceux des Pipistrelles (Tableau 2) ; la portée des signaux est ainsi augmentée, indiquant un habitat de chasse plus ouvert en moyenne : cette caractéristique est aussi valable en Europe (BARATAUD 2015).

H. savii aux Canaries montre une variabilité génétique (ADN mt) importante entre El Hierro et les autres îles, mais elle resterait monophylétique avec les populations d'Espagne (PESTANO *et al.* 2003b).

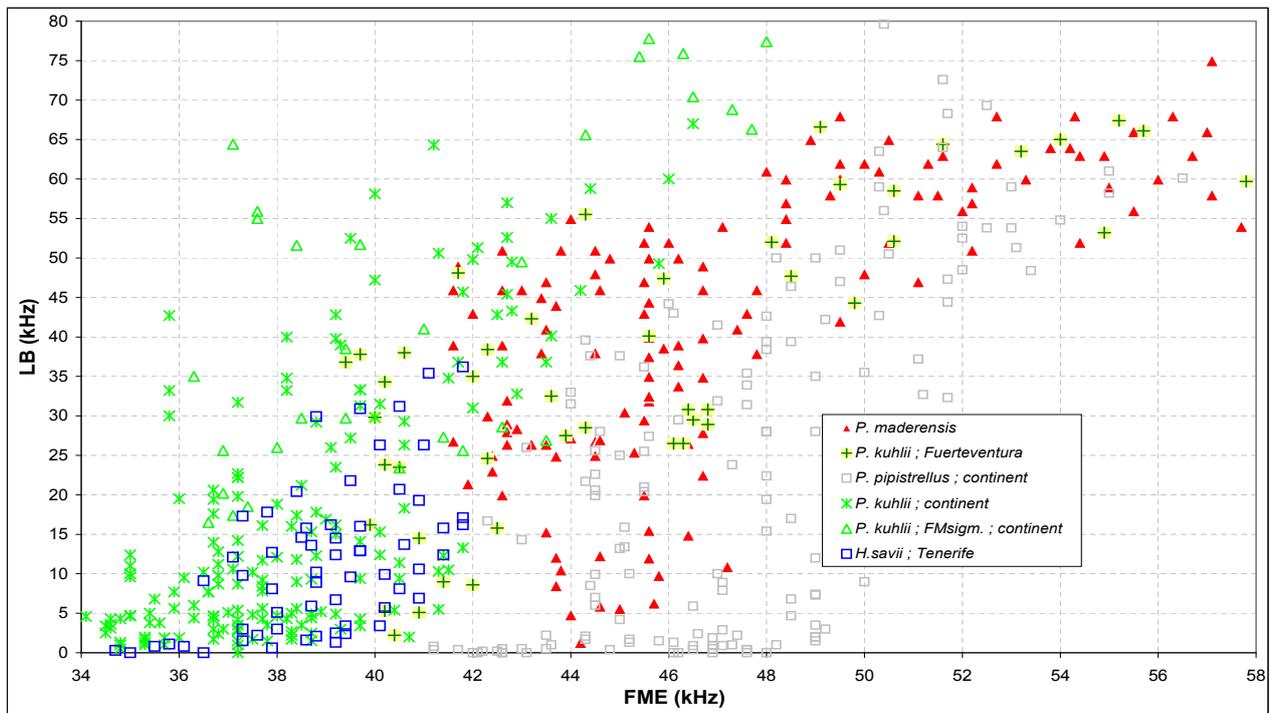


Figure 11.

Graphique bivarié (X = fréquence du maximum d'énergie ; Y = largeur de bande) comparant les distributions des valeurs mesurées sur les signaux de *Pipistrellus maderensis* et *H. savii* aux Canaries, et celles de *P. pipistrellus* et *P. kuhlii* (*P. nathusii*, s'insérant entre ces deux dernières, n'est pas représentée pour alléger le graphique) en Europe d'après BARATAUD (2015).

Nyctalus leisleri

La Noctule de Leisler a été contactée sur Tenerife, au-dessus des pinèdes de Las Lajas. Seulement six séquences ont été collectées, mais elles présentent une remarquable diversité de comportements acoustiques.

La technique particulière de chasse aux papillons tympanés, indiquée par des apparitions brutales de signaux QFC de forte intensité suivis souvent d'une phase d'approche puis de capture (BARATAUD 2015), est présente sur l'une des séquences, les autres concernant de la recherche passive en QFC ou de l'approche en FM aplanie (Figure 12), avec une alternance irrégulière de ces structures. Ainsi, de ce point de vue, les comportements acoustiques de *N. leisleri* sont identiques entre les Canaries et l'Europe. La Figure 14 montre cependant pour les Canaries une distribution des types A (QFC basses) et B (FM aplanies plus hautes) plus conforme

à la règle de l'alternance (qui implique un faible recouvrement entre types A et B, et une distribution en pente à 45°) : ainsi *N. leisleri* aux Canaries pourrait être moins spécialisée qu'en Europe sur les lépidoptères.

On note une élévation des fréquences par rapport au continent, de même qu'une durée plus courte des signaux QFC et FM aplanie (Figures 13 et 14). Ces mêmes tendances (durée plus courte, FME plus élevée) sont constatées pour un type de chant social, présent sur une séquence de Tenerife (Tableau 2).

Les populations des Canaries, au contraire de celles de Madère et des Açores qui sont reliées à l'Europe, auraient pour origine des pionniers en provenance d'Afrique du Nord (BOSTON et al. 2015 ; SALGUEIRO et al. 2007), mais les signaux de *N. leisleri* au Maroc et en Europe sont similaires (Fabrice Cuzin ; Thierry Disca, com. pers.).

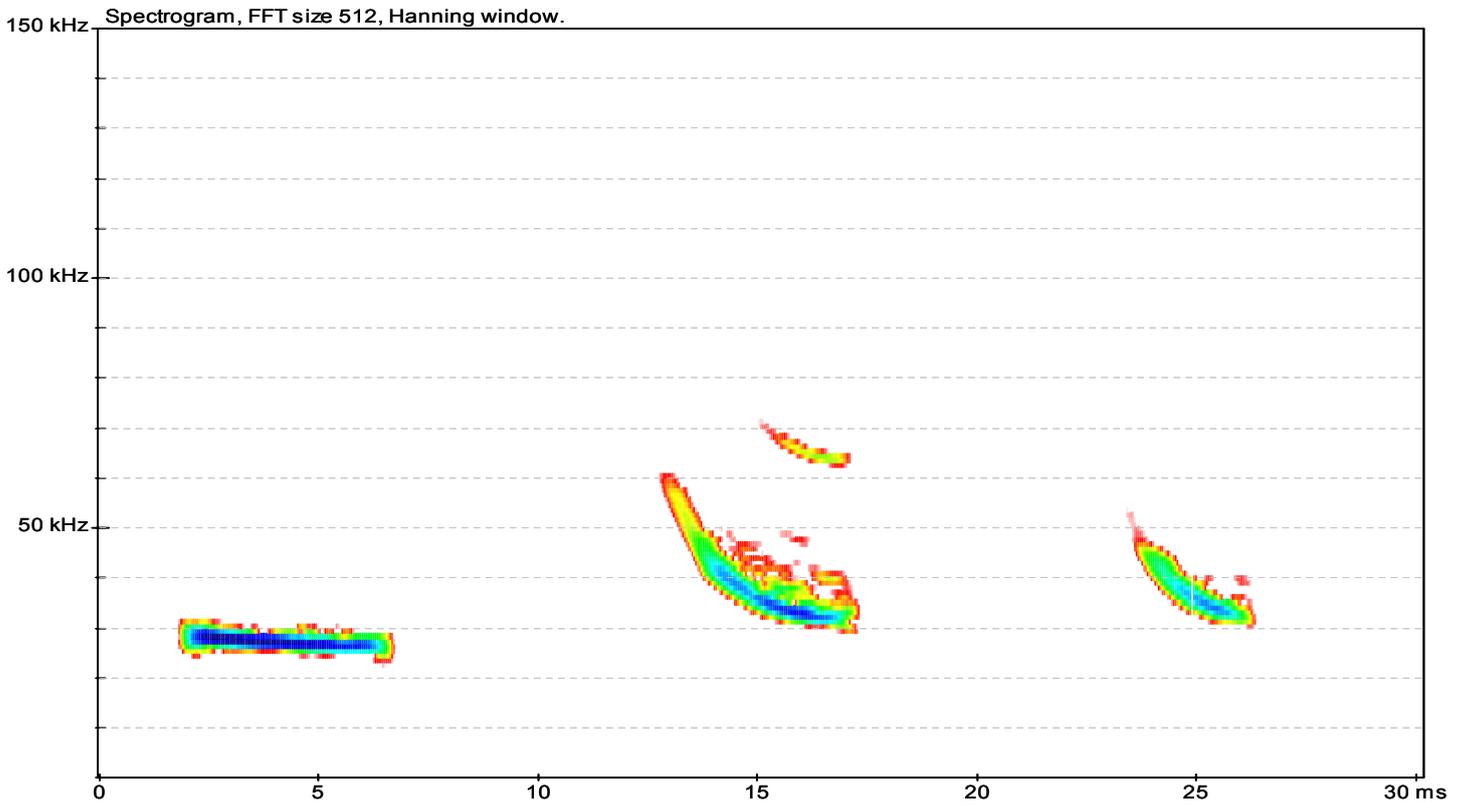
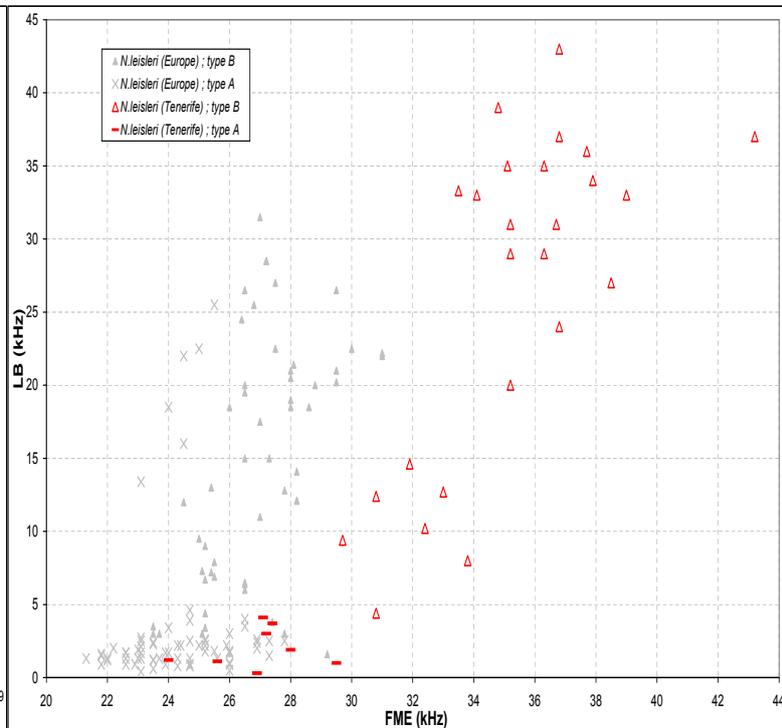
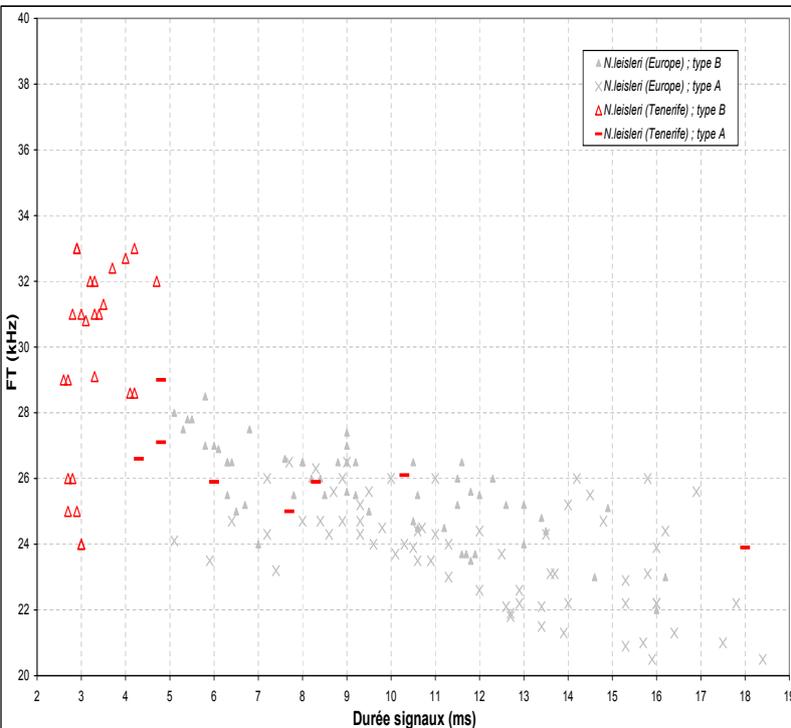


Figure 12.
Spectrogramme compilant les types de structures pratiqués par *N. leisleri* à Tenerife ; de gauche à droite : QFC plane, FM aplaniée et FM hyperbolique à bande étroite.



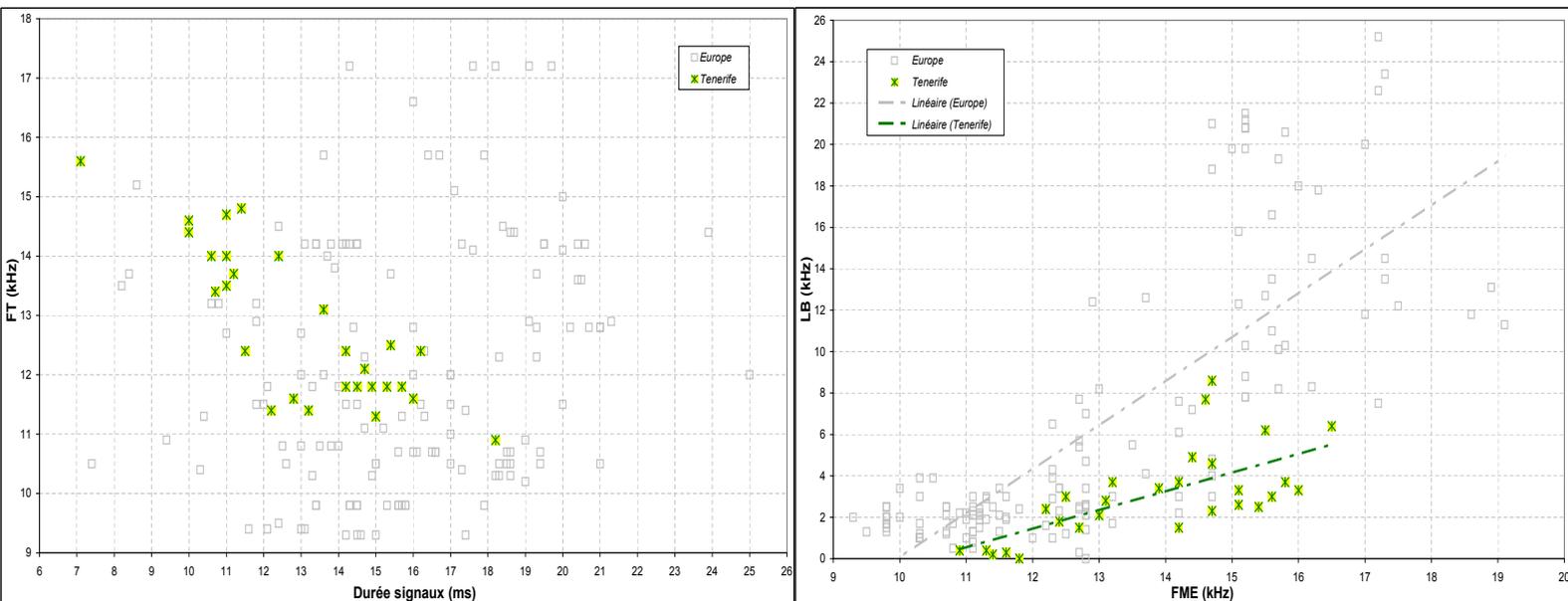
Figures 13 (à gauche) et 14 (à droite).
Graphiques bivariés (Fig. 13 : X = durée des signaux ; Y = fréquence terminale. Fig. 14 : X = fréquence du maximum d'énergie ; Y = largeur de bande) montrant la distribution des valeurs mesurées sur les signaux QFC et FM aplaniée (alternance irrégulière de types A et B) de *N. leisleri* enregistrés sur Tenerife, en comparaison avec ceux en provenance d'Europe d'après BARATAUD (2015). On remarque pour les signaux de Tenerife (et contrairement à ceux d'Europe) sur la Fig. 14, une distribution typique à 45° environ, sans recouvrement entre les types A et B.

Tadarida teniotis

Les sept séquences de Molosse de Cestoni collectées sur Tenerife sont révélatrices du comportement de chasse typique de l'espèce en vol élevé : signaux à faible LB, phase de croisière avec un rythme lent. Il manque des comportements d'approche d'obstacles impliquant des signaux FM à largeur de bande supérieure à 10 kHz (Figures 15 et 16).

La comparaison des distributions de valeurs FME x LB montrées par la Figure 16, intégrant les molosses des Canaries et ceux d'Europe, montre des fréquences plus élevées pour les premiers. Les deux

droites de régression ne sont pas parallèles sans doute à cause du manque de signaux FM d'approche pour les Canaries, mais la distance fréquentielle qui sépare la base des deux segments nous semble significative, car les séquences analysées dans les Canaries ont un rythme très lent, typique d'une recherche passive (voir les intervalles indiqués dans le Tableau 2) ; or ces circonstances sont corrélées avec les FME les plus basses d'un répertoire spécifique. Il est donc très probable que les FME les plus basses dans les Canaries soient proches de 11 kHz, au lieu de 9 à 10 kHz en Europe.



Figures 15 (à gauche) et 16 (à droite). Graphiques bivariés (Fig. 15 : X = durée des signaux ; Y = fréquence terminale. Fig. 16 : X = fréquence du maximum d'énergie ; Y = largeur de bande) montrant la distribution des valeurs mesurées sur les signaux QFC et FM aplanie de *T. teniotis* enregistrés sur Tenerife, en comparaison avec ceux en provenance d'Europe d'après BARATAUD (2015) ; sur la Fig. 16, les deux droites de régression linéaire montrent pour les signaux de Tenerife un léger décalage vers des FME plus hautes.

Plecotus teneriffae

Les données morphologiques et les analyses d'ADN mitochondrial montrent que *P. teneriffae* appartient à la lignée de *P. austriacus*, qui comprend aussi *P. kolombatovici* ; BENDA et al. (2004) proposent pour ce groupe afro-méditerranéen une seule espèce déclinée

en trois sous-espèces : *P. teneriffae teneriffae* aux Canaries, *P. t. kolombatovici* dans les Balkans et *P. t. gaisleri* du Maghreb à la Lybie.

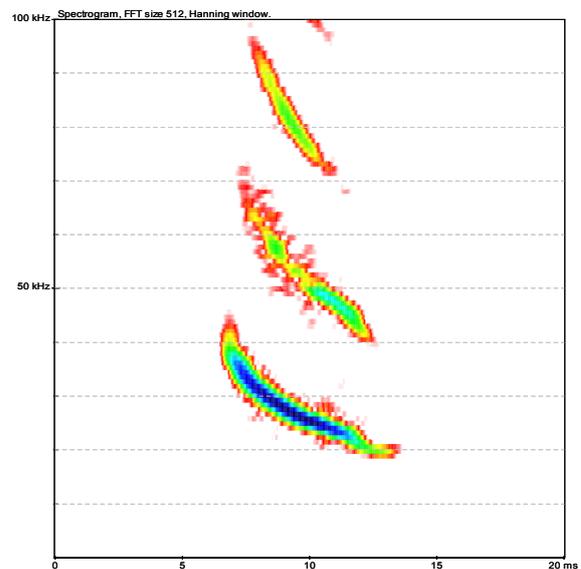
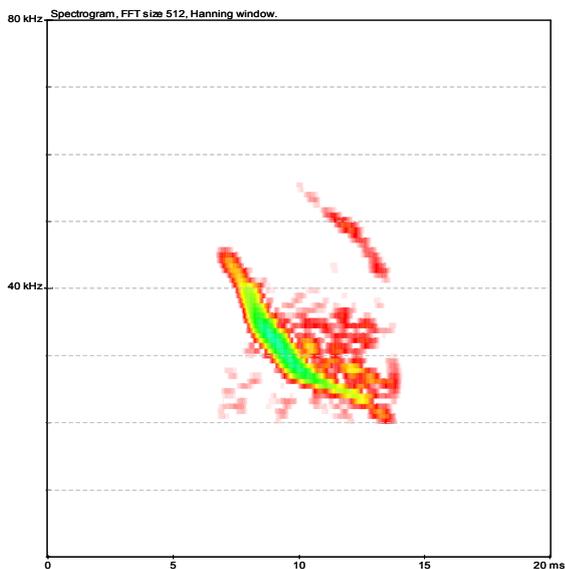
Les quatre séquences de *P. teneriffae* recueillies sur Tenerife correspondent à un unique comportement de recherche de proies en milieu semi ouvert à ouvert (les pinèdes de Las Lajas sont clairsemées,

et ont plus une structure de parc arboré que de forêt) avec une durée des signaux s'étalant de 6 à 10,3 ms. Les signaux utilisés dans ces circonstances par le genre *Plecotus* sont des FM à bande étroite, dont le timbre est miaulé, avec une courbure hyperbolique ou sigmoïde. C'est à cette dernière catégorie, typique du genre dans ce contexte de vol, qu'appartiennent les signaux enregistrés sur Tenerife. Les mesures réalisées sur les signaux de *P. teneriffae* et *P. austriacus*, collectés dans des circonstances similaires, sont très proches (Figures 19 et 20). On constate cependant une durée des intervalles en moyenne plus importante chez *P. teneriffae* (Tableau 2), suggérant une spécialisation plus marquée sur les milieux ouverts.

Une autre différence entre les deux taxons porte sur la FME du fondamental et surtout celle de l'harmonique 1, plus basses chez *P. teneriffae* que chez *P. austriacus* (Tableau 2), cela pouvant être dû à la taille plus grande du premier. On observe par ailleurs sur la Figure 20 que la pente de la distribution de *P. austriacus* est plus verticale que celle de *P. teneriffae* : le second maintient plus faible l'écart entre les deux FME

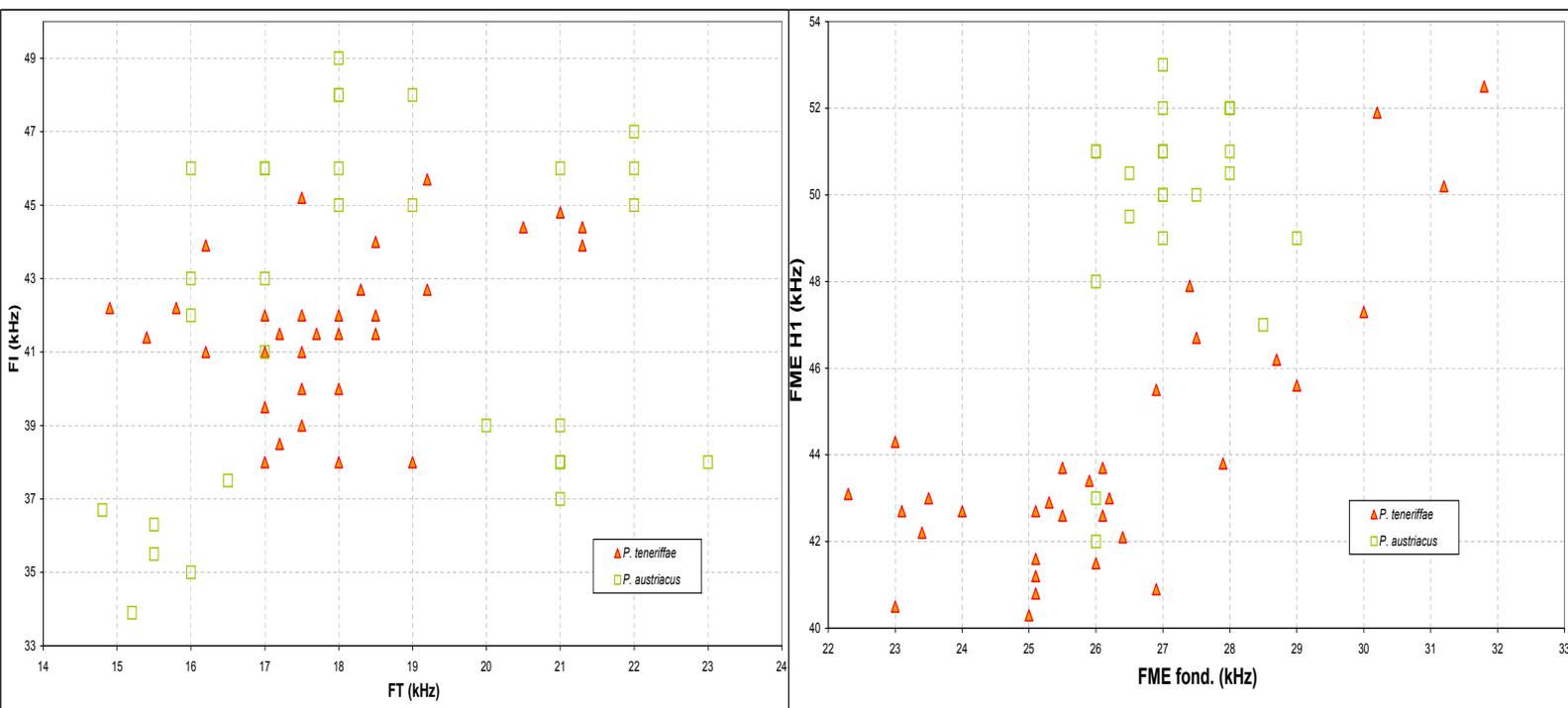
en toutes circonstances (cet écart est en moyenne de 17,8 kHz pour *P. teneriffae* et de 22,7 kHz pour *P. austriacus*). Une caractéristique remarquable des signaux d'Oreillard est de déplacer l'énergie de l'harmonique 1, qui au lieu de se situer au début (comme pour le fondamental), se situe à la fin ; cette disposition, qui diminue la largeur de bande balayée par les deux composants (fondamental + H1) et décale temporellement, au lieu de les garder alignés, les maxima d'énergie des deux composants, peut être interprétée comme une stratégie de discrétion acoustique vis-à-vis des papillons tymanés (BARATAUD 2015). Ainsi, selon cette hypothèse, *P. teneriffae* pourrait montrer une spécialisation alimentaire encore plus marquée sur les lépidoptères des milieux ouverts.

Une différence de courbure des signaux entre *P. teneriffae* et *P. austriacus* est visible sur les Figures 17 et 18 : chez le premier la courbure initiale est convexe, alors qu'elle est concave chez le second. Il pourrait s'agir d'une signature spécifique héritée (les signaux des espèces africaines nous sont inconnus) ou d'un caractère dérivé neutre (aucun déterminisme dans la fonction sonar ne paraissant évident).



Figures 17 (à gauche) et 18 (à droite).

Spectrogrammes d'un signal de milieu ouvert (durée > 6 ms) de *P. teneriffae* enregistré à Tenerife (Fig. 17) et d'un signal équivalent de *P. austriacus* enregistré en France (Fig. 18). La courbure initiale est convexe chez *P. teneriffae*, et concave chez *P. austriacus*.



Figures 19 (à gauche) et 20 (à droite).

Graphiques bivariés (Fig. 19 : X = fréquence terminale ; Y = fréquence initiale. Fig. 20 : X = fréquence du maximum d'énergie du fondamental ; Y = fréquence du maximum d'énergie de l'harmonique 1) montrant la distribution des valeurs mesurées sur les signaux FM utilisés en milieu ouvert (durée 6 à 10 ms) par *P. teneriffae*, enregistrés sur Tenerife, en comparaison avec ceux de *P. austriacus* en provenance d'Europe d'après BARATAUD (2015).

Barbastella barbastellus

La Barbastelle est présente sur Tenerife et La Gomera, où elle a été décrite comme la sous-espèce *ganchae* (TRUJILLO et al. 2002). Les mesures de l'avant-bras sont similaires entre les populations des Canaries et celles d'Europe et du Maroc, l'ADN mitochondrial ne montrant que de très faibles variations à l'échelle du Paléarctique ouest (JUSTE et al. 2003).

Cette espèce a la caractéristique d'émettre, en alternance régulière, des signaux FM à bande étroite décalés de 9 kHz, le plus bas en FME étant qualifié de type A et le plus haut de type B ; cette combinaison, utilisée quel que soit l'habitat de chasse, agirait comme un leurre qui optimise la capture des papillons tympanés (BARATAUD 2015).

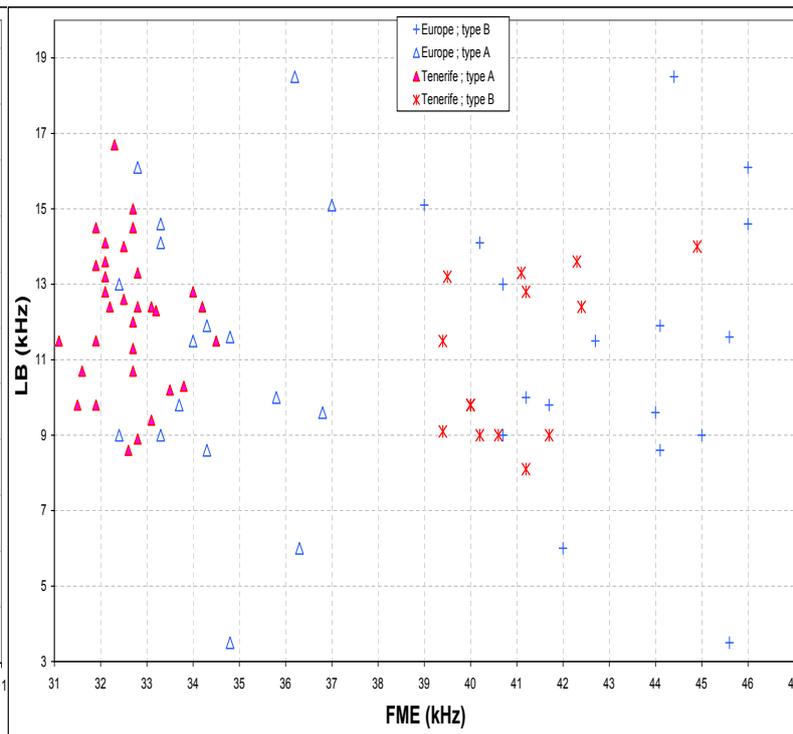
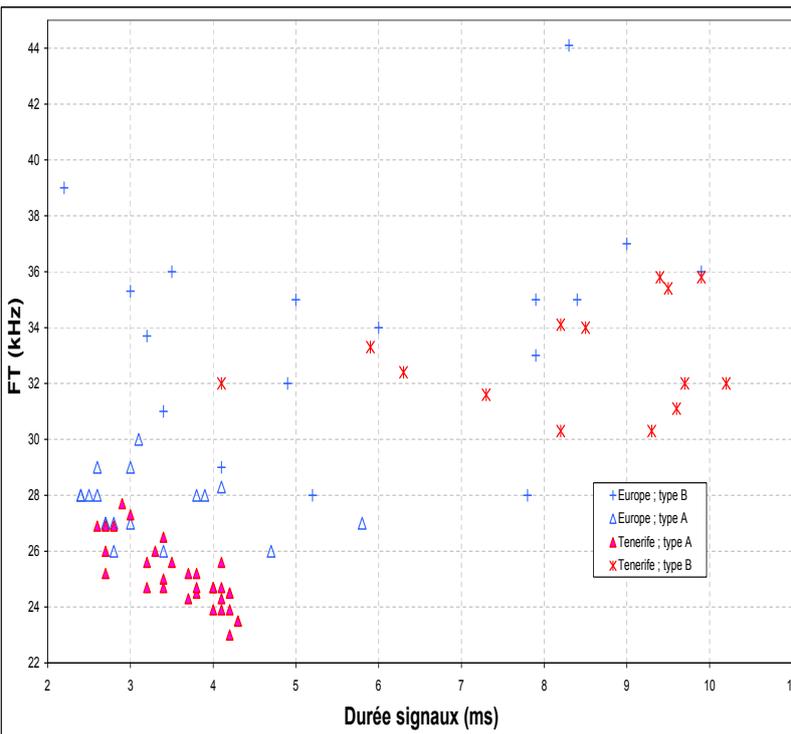
Les six séquences collectées sur Tenerife montrent que les barbastes des Canaries obéissent à la même stratégie, mais utilisent des FME en moyenne légèrement plus

basses que leurs congénères du continent (**Figures 21 et 22**). Ce décalage, à contre-courant de celui appliqué par les autres espèces de l'île, conforte la théorie des types A et B se calquant sur les fréquences d'autres taxons (*N. leisleri* et *H. savii* sur Tenerife ; *P. kuhlii/nathusii* et *P. pipistrellus* en Europe) pour se fondre dans un contexte acoustique non inquiétant pour les proies recherchées. On remarque en effet sur la **Figure 23** que, loin d'éviter un recouvrement de niche acoustique comme le font les autres espèces, *B. barbastellus* est la seule à se superposer intégralement à d'autres répertoires spécifiques. Si les barbastes des Canaries utilisaient les mêmes fréquences qu'en Europe, leurs signaux se trouveraient dans les légers hiatus entre *N. leisleri* et *H. savii* (pour le type A) et entre *H. savii* et *P. maderensis* (pour le type B), ce qui répondrait mieux au principe des niches fréquentielles séparées. Ce schéma, s'il prévalait chez

cette espèce, aurait dû être sélectionné d'autant plus facilement qu'il obéit au principe de parcimonie, ne nécessitant aucun déplacement de caractère acoustique. Le fait que ce déplacement ait eu lieu, et qu'il se soit effectué, de plus, dans un sens contraire (FME plus basse et non plus haute) à celui suivi par toutes les autres espèces étudiées (à l'exception de *P. teneriffae*, sans doute à cause d'une

augmentation de taille), étaye l'hypothèse du mimétisme acoustique utilisé comme un leurre.

Une interprétation plus classique basée sur les principes physiques de localisation spatiale, supposerait une utilisation plus forte des milieux ouverts, un abaissement de la FME augmentant la portée en limitant l'atténuation de l'intensité. Aucune des deux hypothèses n'exclue l'autre.



Figures 21 (à gauche) et 22 (à droite). Graphiques bivariés (Fig. 21 : X = durée des signaux ; Y = fréquence terminale. Fig. 22 : X = fréquence du maximum d'énergie ; Y = largeur de bande) montrant la distribution des valeurs mesurées sur les signaux de types A et B de *B. barbastellus* enregistrés sur Tenerife, en comparaison avec ceux en provenance d'Europe d'après BARATAUD (2015).

Un regard sur les niches acoustiques

Les milieux insulaires isolés sont des contextes fertiles en biologie de l'évolution, car ils produisent souvent en accéléré des exemples de spéciation ou de déplacement de caractères physiques ou comportementaux (Fleming & Racey 2009). Les îles Canaries n'échappent pas à cette règle ; vieilles de 20 millions d'années (Fuerteventura et Lanzarote) à 1,2 MA (El Hierro), distantes de plus de 100 km du

continent, les conditions temporelles et spatiales sont réunies pour qu'existent des différences entre individus pionniers issus du continent et populations insulaires actuelles.

Notre étude, basée uniquement sur des séquences acoustiques, apporte néanmoins des éléments complémentaires sur le peuplement chiroptérologique des Canaries en général, et de Tenerife en particulier.

Les six espèces étudiées (la septième, *P. conf. kuhlii*, semblant hypothétique

selon nos résultats) ont développé, à partir des caractères acoustiques fondamentaux prévalant sur le continent, des différences dans les paramètres des signaux sonar, tenant le plus souvent aux fréquences (plus hautes pour toutes les espèces sauf pour *P. teneriffae* pour des raisons tenant à l'allométrie, et *B. barbastellus* dont le sonar a évolué sous contrainte d'une pression de sélection alimentaire, contrariant la pression courante de localisation spatiale), mais portant aussi sur la durée (*N. leisleri*) ou la structure (*P. maderensis*).

Le principe de niche acoustique, appliqué aux signaux sonar des chiroptères, offre souvent une lecture fertile des niches écologiques occupées par un cortège d'espèces. Les valeurs FME x LB des signaux sonar des six espèces étudiées sont compilées sur la **Figure 23**. Si l'on considère que les comportements

acoustiques collectés sont lacunaires pour *T. teniotis* et *P. teneriffae* (dans les deux cas il manque les signaux FM utilisés en approche, qui combleraient les vides par une extension vers le haut et la droite de leurs deux distributions présentées ici), on constate que les espèces se juxtaposent (à l'exception de *B. barbastellus*, détaillée plus haut) sans laisser de grande lacune. *P. maderensis*, avec ses FM sigmoïdes utilisées en activité de chasse, occupe même l'équivalent de la niche acoustique d'une petite espèce forestière du genre *Myotis*.

L'analyse des paramètres acoustiques d'une espèce, si elle peut être réalisée de façon intéressante (bien que restrictive) en prenant en compte les critères morphologiques et écologiques du taxon considéré, doit aussi considérer la dimension des relations interspécifiques,

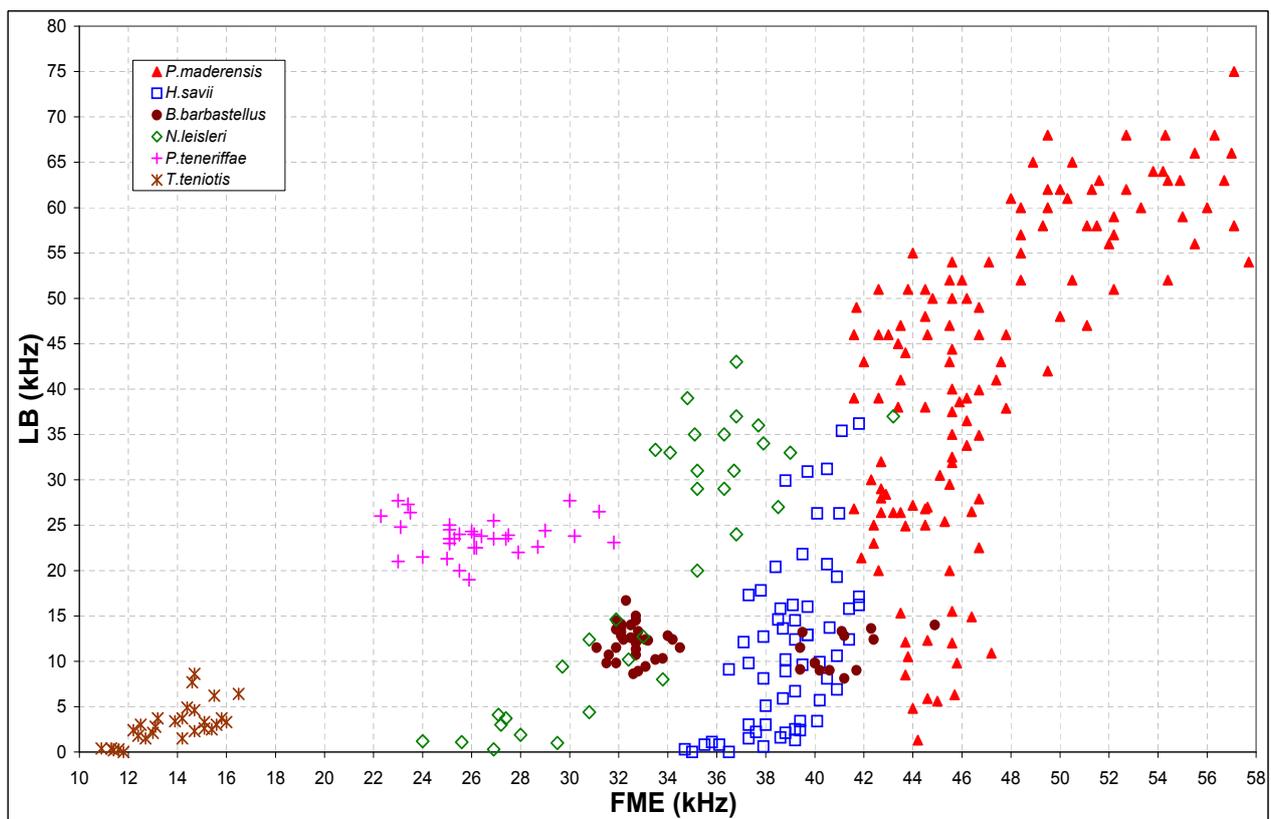


Figure 23. Graphique bivarié (X = fréquence du maximum d'énergie ; Y = largeur de bande) montrant la distribution des valeurs mesurées sur les signaux des six espèces enregistrées sur Tenerife, qui occupent l'essentiel de la niche acoustique disponible pour les signaux sonar de structures QFC, FM aplanie et FM.

qui conduisent très certainement les espèces d'un peuplement insulaire (soumis de façon encore plus intense aux contraintes de compétition), à adapter leurs signaux sonar les unes par rapport aux autres.

Selon cette dernière perspective, on peut imaginer le scénario hypothétique suivant : la première espèce à coloniser l'archipel, et à y fonder des populations pérennes, pourrait être *P. conf. kuhlii* (en provenance d'Afrique du Nord où les forêts sont rares), dont les signaux sonar auraient augmenté en FME et en largeur de bande, en lien avec sa taille devenue plus faible mais aussi pour investir des milieux forestiers insulaires libres de concurrence, aboutissant à l'actuel taxon *P. maderensis*. Les espèces pionnières postérieures se seraient progressivement ajustées en fréquence les unes par rapport aux autres, à partir de *P. maderensis* qui aurait constitué la référence première pour l'étalonnage général (conséquence de son antériorité et de sa relative abondance).

Cette hypothèse d'ajustement interspécifique des écologies acoustiques, serait à même d'expliquer pourquoi, aux Canaries, *T. teniotis*, *N. leisleri* et *H. savii* émettent elles aussi sur des fréquences plus élevées, alors que leurs dimensions corporelles sont les mêmes que celles de leurs populations continentales, annulant la possibilité d'invoquer une simple relation allométrique.

Les études génétiques existantes ne contredisent pas ce scénario : l'installation de *B. barbastellus* est récente d'après JUSTE *et al.* (2003) ; celles de *P. teneriffae* (PESTANO *et al.* 2003a) et *H. savii* (PESTANO *et al.* 2003b) le sont aussi, puisque postérieures à l'émergence de El Hierro (la plus jeune île de l'archipel, datée de 1,2 MA) ; celle de *N. leisleri* serait encore plus tardive, datant de 12000 à 25000 ans (SALGUEIRO *et al.* 2007) ; quant à *P. maderensis*, sa présence dans l'archipel semble bien antérieure à l'émergence d'El Hierro, les populations de cette île étant les plus récentes (PESTANO *et al.* 2003b).



© Julien BARATAUD

Sons à télécharger (format wave standard, expansion de temps x 10) :

B-barbastellus_Tenerife(Herques)_2017-04-14_Y-Bas

H-savii_Tenerife(Herques)_2017-04-14_Y-Bas

N-leisleri_chasse_Tenerife(Las-Lajas)_20190222_202742_J-Barataud

N-leisleri_social_Tenerife(Las-Lajas)_20190223_214129_J-Barataud

P-maderensis_FMapl44_Tenerife(Las-Lajas)_20190223_010552_J-Barataud

P-maderensis_FMapl46_Tenerife(Las-Lajas)_20190222_221114_J-Barataud

P-maderensis_FMsigm45lent_Tenerife(Las-Lajas)_20190222_215625_J-Barataud

P-maderensis_FMsigm56_Tenerife(Erjos)_20190225_202117_J-Barataud

P-teneriffae_Tenerife(Las-Lajas)_20190223_020547_J-Barataud

T-teniotis_Tenerife(Herques)_2017-04-14_Y-Bas



Paysages semi désertiques de La Caleta (Tenerife), où aucun contact n'a été collecté.

Remerciements

Merci à Stéphane Aulagnier pour son rôle toujours efficace de centrale d'informations bibliographiques et de carnets d'adresses.

Merci aussi à : Manuel Ruedi, souvent sollicité pour des informations

sur la génétique des complexes (ici *P. kuhlii*) ; Thierry Disca pour les informations sur les espèces du Maroc et la photo de *T. teniotis* ; Fabrice Cuzin pour les données sur le sonar de *N. leisleri* au Maroc.

Bibliographie

ANDRIOLLO T., NACIRI Y. & M. RUEDI. 2015. Two mitochondrial barcodes for one biological species: the case of European Kuhl's pipistrelles (Chiroptera). *PLoS ONE*, 10: e0134881. doi: 10.1371/journal.pone.0134881. <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0134881>

BARATAUD, M. 2015. *Ecologie acoustique des chiroptères d'Europe. Identification des espèces, études de leurs habitats et comportements de chasse.* 3e édition. Biotope, Mèze ; Muséum national d'histoire naturelle, Paris (collection Inventaires et biodiversité), 344 p. http://ecologieacoustique.fr/?page_id=13

BARATAUD, M. G. BEUNEUX, M. CHALBOS, J-F. DESMET & S. GIOSA 2017. Etude des microchiroptères de Mayotte ; inventaire des espèces, identification acoustique et utilisation de l'habitat. *Plume de Naturalistes* 1 : 67-106. <http://www.plume-de-naturalistes.fr/index.php/numeros/>

BARATAUD, M. & S. GIOSA. 2013. Identification et écologie acoustique des chiroptères de La Réunion. *Le Rhinolophe* 19 : 147 - 175. http://ecologieacoustique.fr/?page_id=11

BELLION, L. 2019. « Kuhl-de-sac » ? Des signaux atypiques de type sonar-social chez *Pipistrellus kuhlii*. *Plume de Naturalistes* 3 : 163-166. <http://www.plume-de-naturalistes.fr/index.php/numeros/>

BENDA, P., A. KIEFER, V. HANÁK & M. VEITH. 2004. Systematic status of African popu-

lations of long-eared bats, genus *Plecotus* (Mammalia: Chiroptera). *Folia Zoologica* 53 (Monogr. 1): 47 pp.

BOSTON, E.S.M., I.W. MONTGOMERY, R. HYNES & P.A. PRODÖHL. 2015. New insights on postglacial colonization in western Europe: the phylogeography of the Leisler's bat (*Nyctalus leisleri*). *Proc. R. Soc. B* 282: 20142605. <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rspb.2014.2605>

DISCA, T. B. ALLEGRINI & V. PRIÉ. 2014. Caractéristiques acoustiques des cris d'écholocation de 16 espèces de chiroptères (Mammalia, Chiroptera) du Maroc. *Le Vespère* 3 : 209-229.

FARJADO, S & J. BENZAL. 2002. Datos sobre la distribución de quirópteros en Canarias (Mammalia: Chiroptera). *Vieraea* 30 : 213-230. http://islandlab.uac.pt/fotos/publicacoes/publicacoes_Vieraea_30_2002_19.pdf

FERNÁNDEZ-PALACIOS, J. M. 2009. Laurisilvas macaronésicas (*Laurus*, *Ocotea*). En: VV.AA., *Bases ecológicas preliminares para la conservación de los tipos de hábitat de interés comunitario en España.* Madrid: Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino. 68 p. http://www.jolube.net/Habitat_Espana/documentos/9360.pdf

FLEMING, T.H. & P.A. RACEY (ED.). 2009. *Island bats. Evolution, ecology, & conservation.* University Press of Chicago. 549 p.

HUTTERER, R. 1979. Occurrence of the European free-tailed bat *Tadarida teniotis* on Hierro, Canary Islands. *African Small Mammal Newsletter* 3: 6-7.

IBÁÑEZ, C., & R. FERNÁNDEZ. 1985. Murciélagos (Mammalia, Chiroptera) de la Islas Canarias. *Doñana, Acta Vertebrata* 12(2): 307-315.

JESUS, J., S. TEIXEIRA, D. TEIXEIRA, T. FREITAS & D. RUSSO. 2009. Vertebrados terrestres autóctones dos arquipélagos da Madeira e Selvagens - Répteis e Mamíferos. Vol. 6. Coordenação Geral; Direção Regional do Ambiente – Madeira. 122 pp. (p. 54-80).

JUSTE, J, C IBAÑEZ, D. TRUJILLO, J. MUÑOZ

& M. RUEDI. 2003. Phylogeography of the Barbastelle bats (*Barbastella barbastellus*) in the western Mediterranean and the Canary Islands. *Acta Chiropterologica* 5(2): 165-175.

KRZANOWSKI, A. 1967. The magnitude of islands and the size of bats (Chiroptera). *Acta Zoologica Cracoviensia* 12: 281–346.

PESTANO, J., R.P. BROWN, N.M. SUÀREZ, J. BENZAL & S. FAJARDO. 2003A. Intraspecific evolution of Canary Island Plecotine bats, based on mtDNA sequences. *Heredity* 90: 302–307. https://www.researchgate.net/publication/10806524_Intraspecific_evolution_of_Canary_Island_Plecotine_bats_based_on_mtDNA_sequences



© Julien BARATAUD

Sous-bois d'une laurisylve d'Erjos (Tenerife), lieu de chasse de *P. maderensis*.

PESTANO, J., R.P. BROWN, N.M. SUÀREZ & S. FAJARDO. 2003B. Phylogeography of pipistrelle-like bats within the Canary Islands, based on mtDNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 26: 56–63. <http://citeseerx.ist.psu.edu/viewdoc/download?doi=10.1.1.371.5383&rep=rep1&type=pdf>

RUSO, D., S. TEIXEIRA, L. CISTRONE, J. JESUS, D. TEIXEIRA, T. FREITAS & G. JONES. 2009. Social calls are subject to stabilizing selection in insular bats. *Journal of Biogeography* 36, 2212–2221.

SALGUEIRO, P., M. RUEDI, M.M. COELHO & J.M. PALMEIRIM. 2007. Genetic divergence and phylogeography in the genus *Nyctalus* (Mammalia, Chiroptera): implications for population history of the insular bat *Nyctalus azoreum*. *Genetica* DOI 10.1007/s10709-006-9004-x. https://www.researchgate.net/publication/6847810_Genetic_divergence_and_phylogeography_in_the_genus_Nyctalus_Mammalia_Chiroptera_Implications_for_population_history_of_the_insular_bat_Nyctalus_azoreum

SIMMONS, N.B. 2005. Order Chiroptera. *Mammal species of the world: a taxonomic*

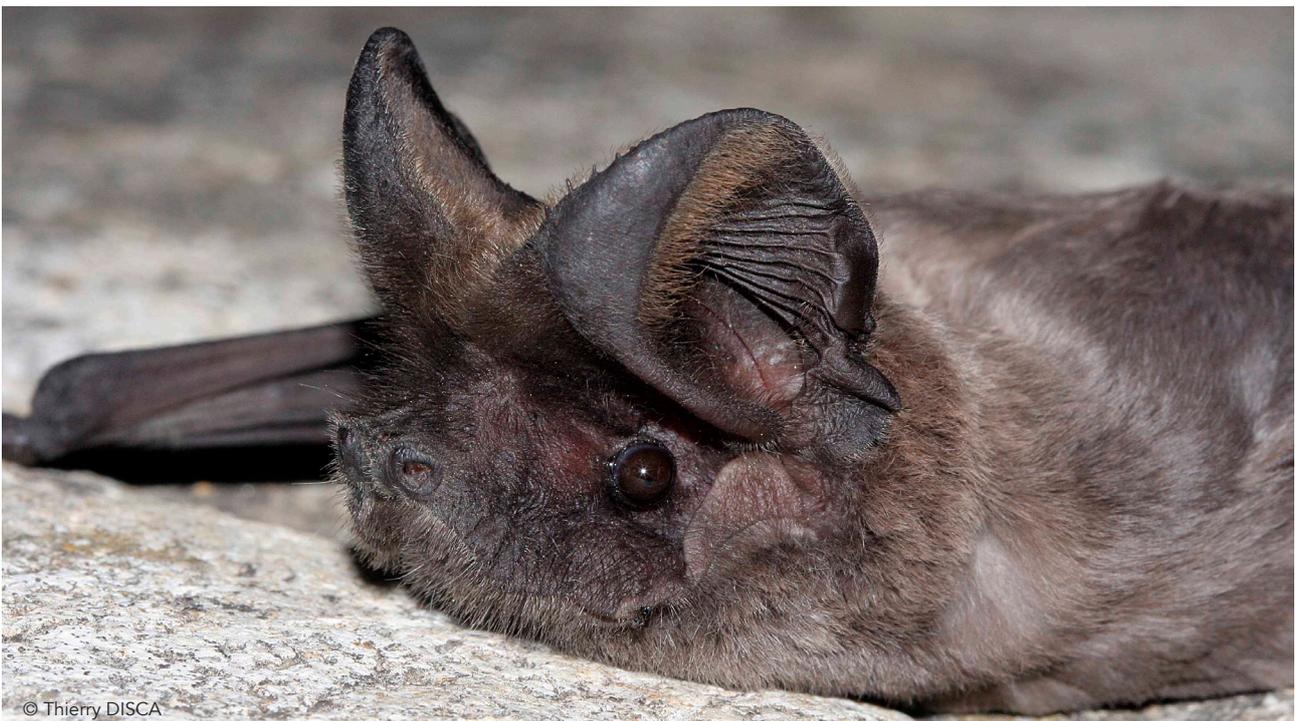
and geographic reference, Vol. 1, 3rd ed. (ed. by D.E. WILSON and D.M. REEDER), pp. 312–529. Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD.

TEIXEIRA, S., J. JESUS. 2009. Echolocation calls of bats from Madeira Island: acoustic characterization and implications for surveys. *Acta Chiropterologica* 11(1) : 183-190.

TRUJILLO, D., R. BARONE. 1993. Murciélagos de las islas Canarias. *Quercus* 93 : 18-21. https://www.researchgate.net/publication/258697135_Murcielagos_de_las_islas_Canarias

TRUJILLO, D. & R. BARONE & M. GONZÁLEZ. 1988. *Nyctalus leisleri* (Kuhl, 1818), (Mammalia : Chiroptera) una nueva especie para las Islas Canarias. *Doñana, Acta Vertebrata* 15(1) : 166-169.

TRUJILLO, D., C. IBANEZ & J. JUSTE. 2002. A new subspecies of *Barbastella barbastellus* (Mammalia: Chiroptera: Vespertilionidae) from the Canary islands. *Revue Suisse de Zoologie* 109 (3): 543-550. <http://www.sdw-oberursel.de/spiegel/trujillo-2002-barb-barb-guanchae.pdf>



© Thierry DISCA



© Julien BARATAUD

Caldeira du Teide à Boca Tauce (Tenerife), lieu de chasse de *T. teniotis* à plus de 2000 mètres d'altitude.

Pour citer cet article :

BARATAUD, J., Y. BAS & M. BARATAUD. 2020. Comportement acoustique des chiroptères de Tenerife (archipel des Canaries).
Plume de Naturalistes 4 : 1-26.

ISSN 2607-0510

Pour télécharger tous les articles
de Plume de Naturalistes :
www.plume-de-naturalistes.fr

Comportement acoustique de *Nyctalus azoreum* sur l'île de São Miguel (archipel des Açores)

Par **Alex LEFEVRE** (vleermuizenalex@yahoo.com)
Michel BARATAUD (michel.barataud1@orange.fr)

Résumé

Des relevés acoustiques au détecteur d'ultrasons ont été réalisés en août 2015 sur l'île de São Miguel dans l'archipel des Açores ; 136 séquences sonores attribuables à la Noctule des Açores *Nyctalus azoreum* (seule espèce de chiroptère connue sur cette île) ont été sélectionnées et analysées. Les signaux sonar se caractérisent par des fréquences plus élevées et une utilisation plus fréquente de la structure FM, que *N. leisleri* sur le continent ; on constate également une extension de niche acoustique en FME et largeur de bande, probablement en lien avec l'absence de compétition interspécifique. Le répertoire de cris sociaux s'avère plus étendu que celui connu chez *N. leisleri* en Europe. Les différences acoustiques entre *N. azoreum* et les populations de *N. leisleri* des îles Canaries sont également abordées.

Abstract

Acoustic surveys were conducted with ultrasound detectors in August 2015 on the São Miguel Island (Azores



Nyctalus leisleri dans
une cavité d'arbre

Archipelago); 136 sound sequences attributable to *Nyctalus azoreum* (only bat species known on this island) were selected and analyzed. Sonar signals are characterized by higher frequencies and a more frequent use of FM structure, than *N. leisleri* on mainland. *N. azoreum* has an extended acoustic niche with wide bandwidth, which is probably linked to the absence of interspecific competition. Acoustic differences between *N. azoreum* and *N. leisleri* from Canary Islands are discussed.

Introduction

L'archipel atlantique des Açores (Portugal) comprend neuf îles d'origine volcanique totalisant 2314 km², et s'étalant sur 620 km du sud-est au nord-ouest (Figure 1). Il est situé au milieu de l'océan Atlantique,

sur la dorsale, à 1400 km du Portugal et 2000 km de Terre-Neuve. Le climat est humide et doux, avec de faibles écarts saisonniers.

São Miguel, d'où provient la majorité des enregistrements, est la plus grande île, avec 747 km² et 138 000 habitants ; elle comprend trois massifs volcaniques de basse altitude, le point culminant oriental étant de 1080 m.

Les laurisylves endémiques originelles sont devenues relictuelles, l'empreinte anthropique se traduisant depuis la colonisation au XV^e siècle par une ouverture des milieux pour le pâturage bovin.

Le peuplement faunistique en général, et chiroptérologique en particulier, des Açores est fortement limité par son éloignement du continent. Les quelques mammifères présents sur l'archipel sont, à l'exception des chauves-souris, d'implantation récente d'origine anthropique (MASSETI 2010 ; MATHIAS et al. 1998).

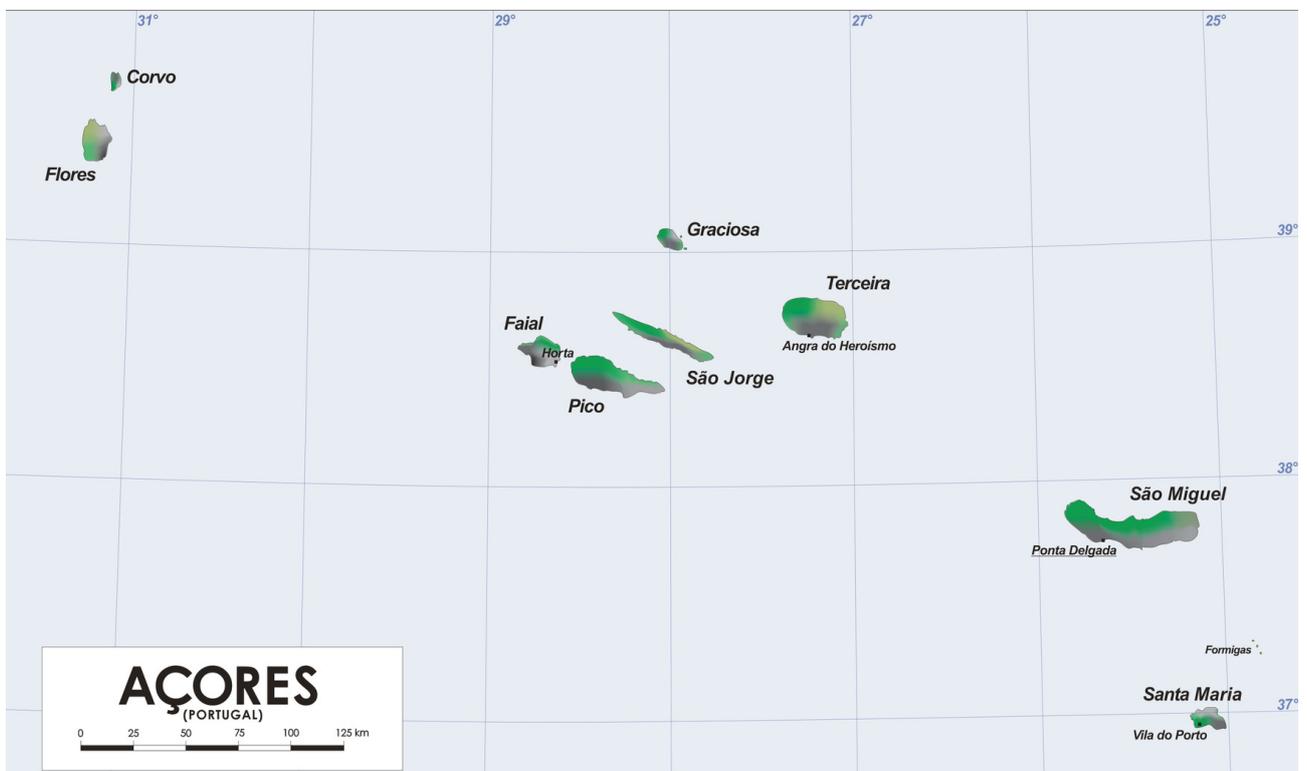


Figure 1

Situation des neuf îles de l'archipel des Açores dans l'Océan Atlantique.

Les espèces de chiroptères recensées dans l'archipel des Açores font encore l'objet d'interrogations :

- *Nyctalus azoreum* est issue de populations pionnières de *N. leisleri* à la fin du Pléistocène (SALGUEIRO et al. 2007). Endémique des Açores, elle est généralement considérée comme espèce à part entière (PALMEIRIM 1991 ; SALGUEIRO et al. 2007, 2010), ou comme sous-espèce (BOSTON et al. 2015), phylogénétiquement plus reliée aux populations de *N. leisleri* d'Irlande et de Grande-Bretagne (refuge glaciaire sud-occidental) qu'à celles du reste de l'Europe (refuge glaciaire continental). Avec une longueur d'avant-bras de 35 à 42 mm pour un poids de 6 à 15 g (SALGUEIRO et al. 2007), *N. azoreum* est plus petite que *N. leisleri* (AB = 38–47 mm ; poids = 13–18 g ; DIETZ et al. 2009). Son pelage est plus sombre, la FME de ses signaux sonar plus haute de 4 à 5 kHz (RAINHO et al. 2002 ; SKIBA 2003). *N. azoreum* affiche une tendance marquée à chasser par lumière diurne, avec une émergence du gîte en moyenne une heure avant le coucher du soleil

(LEONARDO & MEDEIROS 2011), parfois 3 h 30 avant (IRWIN & SPEAKMAN 2003) ou même en milieu de journée ensoleillée au printemps (MOORE 1975) ; cette stratégie a sans doute été favorisée par l'absence d'oiseaux prédateurs et compétiteurs, contrairement à Madère par exemple où ces contraintes existent et où *N. leisleri* s'avère être nocturne (MOORE 1975 ; SPEAKMAN & WEBB 1993). *N. azoreum* est présente sur les sept îles orientales et centrales, mais semble absente des deux îles occidentales de Flores et Corvo. Elle présente une forte variation d'abondance : commune sur São Miguel et plus rare sur Santa Maria par exemple (RAINHO et al. 2002). Son statut est précaire à cause de l'absence de flux depuis le continent, et même entre certaines îles de l'archipel qui comprendraient deux sous-populations : celle des cinq îles centrales (dont l'ADN nucléaire est très peu différencié, sans doute grâce à des flux d'individus inter îles) et celle des îles orientales dont São Miguel (SALGUEIRO et al. 2008, 2010).



Paysage anthropisé de São Miguel

- *Myotis myotis* a été noté sur Graciosa, sous la forme de restes osseux appartenant à trois individus minimum, trouvés en 1979 à l'entrée d'une grotte ; deux observations visuelles en 1966 sur São Miguel, de chauves-souris en vol plus grandes que *N. azoreum*, pourraient ainsi se rapporter à *M. myotis* (PALMEIRIM 1979). Des recherches plus récentes sur São Miguel (SPEAKMAN & WEBB 1993) et sur les quatre îles extrêmes : Corvo et Flores, São Miguel et Santa Maria (RAINHO et al. 2002), n'ont établi aucun contact visuel et acoustique avec le Grand murin ;
- *Pipistrellus* sp. : un contact acoustique en août 1992 à l'aéroport de Santa Cruz das Flores, sur 45 kHz avec rythme typique de Pipistrelle, a été attribué à *P. pipistrellus* (SKIBA, 1996). TRUJILLO & GONZALEZ (non publié) ont capturé trois individus du genre *Pipistrellus* sur Santa Maria, en septembre 1997, qu'ils ont morphologiquement rattaché à *P. maderensis* (RAINHO et al. 2002). Ces derniers auteurs ont contacté au détecteur d'ultrasons des signaux de Pipistrelle sp. sur les îles de Santa

Maria (bien présente), Flores (peu abondante) et Corvo (rare), mais aucun sur São Miguel, où *N. azoreum* est par ailleurs abondante (RAINHO et al. 2002). Les contacts sont concentrés principalement en forêt et en milieux urbains. Les FME vont de 43 à 49,5 kHz (moy. 45,3) et les LB de 1,7 à 9,9 kHz (moy. 3,4) ; les différences acoustiques entre les deux îles distantes de 660 km semblent trop faibles pour les attribuer d'office à deux espèces. Ce taxon, qu'il comprenne une ou deux espèces, reste à identifier au niveau spécifique.

Les études sur les émissions sonar des chiroptères de Macaronésie sont peu nombreuses. Pour les îles du Cap Vert une synthèse vient d'être publiée (VASCONCELOS 2018) ; les données sur les Canaries, hormis quelques mentions générales sur les fréquences utilisées (FARJADO & BENZAL 2002, TRUJILLO & BARONE 1993), sont récentes (BARATAUD et al. 2020) ; l'archipel de Madère a été étudié par RUSSO et al. (2009) et TEIXEIRA & JESUS (2009) ; aux Açores la contribution la plus complète vient de RAINHO et al. (2002).



Paysage forestier de São Miguel

© Alex LÉFÈVRE

En août 2015, l'un d'entre nous (AL) a réalisé des relevés acoustiques au détecteur d'ultrasons sur São Miguel, l'une des deux îles orientales de l'archipel des Açores. *N. azoreum* a été contactée abondamment sur trois sites. Nous présentons ici les résultats des analyses des séquences acoustiques, et formulons des hypothèses issues d'une comparaison entre les valeurs constatées sur São Miguel et celles mesurées sur les signaux sonar des populations de *N. leisleri* aux Canaries et en Europe continentale.

Matériel et méthode

Tous les individus ont été enregistrés dans des conditions correspondant à une activité de vol naturel juste après le coucher du soleil, entre 21 h 15 et 22 h 35. La collecte des données a été réalisée grâce à un détecteur d'ultrasons D1000X de Pettersson Elektronik AB ; la fréquence d'échantillonnage est de 400 kHz, la résolution de 16 bits.

Trois sites ont été inventoriés (Figure 2) :

- 1^{er} au 3, 6, 8 et 9 août 2015 : Bahia Palace, Vila Franca do Campo. Les enregistrements (103 séquences) ont été réalisés près d'un gîte diurne qui se trouve dans une chapelle près d'un hôtel. Après l'émergence les animaux volent et chassent entre les arbres d'un parc, et vont parfois boire au-dessus de la piscine de l'hôtel ;
- 4 août 2015 : Ribeira Chã. Les enregistrements (19 séquences) ont été réalisés le long d'une petite rue du village faiblement éclairé, à proximité d'une vallée avec des falaises boisées qui s'étendent jusqu'à l'océan. Des haies basses d'hortensias, de camélias et d'azalées sont en connexion directe avec la vallée. Le gîte le plus proche se trouve à une distance d'environ 2 à 2,5 km ;
- 7 août 2015 : Lagoa das Furnas (14 séquences). L'un des trois lacs de cratères présents sur l'île, entouré de collines couvertes d'une végétation naturelle luxuriante. Le gîte le plus proche se trouve à moins de 500 mètres dans un ancien parc.

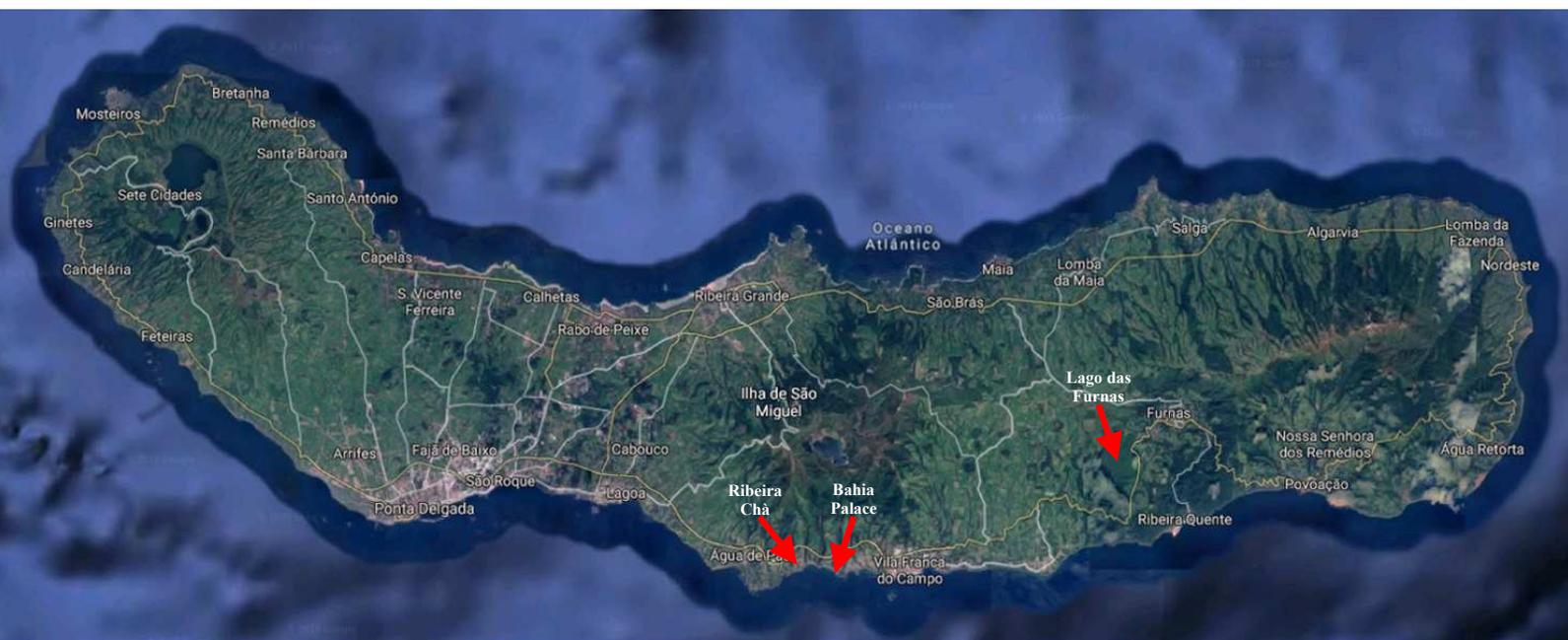


Figure 2
Image satellite (Google Maps) de São Miguel, avec la localisation des trois sites d'écoute au détecteur d'ultrasons.

L'analyse des séquences sonores correspond à la méthode d'écologie acoustique (BARATAUD 2015).

Toutes les séquences collectées en hautes fréquences ont été transformées en expansion x 10, puis ont fait l'objet de deux types d'analyse : auditive et informatique.

Analyse auditive

Pour chaque signal, les critères pris en compte sont :

- la structure, c'est-à-dire les caractéristiques de l'évolution de la fréquence en fonction du temps : quasi fréquence constante (QFC) pour les signaux dont la largeur de bande est inférieure à 5 kHz ; fréquence modulée (FM) pour les signaux dont la largeur de bande est supérieure à 5 kHz ; FM aplanie (FM/QFC ou FM apl) pour les signaux combinant les deux structures précédentes ;
- le timbre (type de sonorité appréciable en expansion de temps x 10 : sifflée, nasillarde ou miaulée) ;
- la répartition de l'énergie au sein du signal (présence et emplacement d'un éventuel pic d'énergie audible).

Pour la séquence complète, une éventuelle variation de rythme (régularité et récurrence) est mise en relation avec une éventuelle variation de structure audible des signaux, et avec le comportement de l'individu (distance aux obstacles principalement) lorsqu'il a pu être observé visuellement.

Analyse informatique (logiciel BatSound, Pettersson Elektronik ABTM)

Les 136 séquences collectées ont été examinées sur spectrogramme, et un échantillonnage de 76 signaux a été retenu comme représentatif de la variabilité totale. Pour chaque signal mesuré, les critères pris en compte sont : la durée totale du signal, la fréquence initiale (FI) et la fréquence terminale (FT) du fondamental, la largeur de la bande (LB)

des fréquences balayées, la fréquence du maximum d'énergie (FME) du fondamental (plus l'harmonique 1 pour les signaux de Plecotus). Pour les signaux en fréquence modulée (FM), la durée, la LB et la FT sont mesurées sur spectrogramme (fenêtre FFT de 512 points, type Hanning). La FME est définie comme la fréquence concentrant le plus d'énergie d'après l'analyse de densité spectrale (fenêtre FFT de 512 points). Les mesures de FI des signaux QFC sont réalisées grâce à la densité spectrale avec une fenêtre FFT de densité spectrale de 256 points. L'atténuation atmosphérique agissant surtout sur les hautes fréquences, nous avons sélectionné les signaux les plus intenses possibles, afin d'obtenir des mesures précises de largeur de bande et de durée.

Pour la séquence complète, les variations de rythme (régularité et récurrence) sont précisées par la mesure de la durée de chaque intervalle (signal compris, en ms). Le contexte environnemental de vol, noté sur le terrain, est intégré à l'analyse des paramètres de structures, de fréquences et de récurrence, pour mieux interpréter les liens entre le comportement acoustique et le comportement de vol, à l'échelle ponctuelle de l'individu et plus générale des traits de l'espèce.



Chapelle servant de gîte diurne

Résultats et discussion

Signaux sonar de *N. azoreum*

La variabilité acoustique constatée sur les 136 séquences est importante. Des QFC planes utilisées en phase de transit à rythme lent, aux signaux FM d'approche à large bande et FME élevée, tout un continuum est représenté (Figure 3). Cette grande variabilité de structures produites par une espèce de type QFC – FM aplanie, corrélée aux variations de rythme, permet de supposer que notre matériel est proche de l'exhaustivité concernant les types de signaux sonar utilisés par *N. azoreum*, et donc de ses comportements acoustiques. La caractéristique acoustique typique du genre *Nyctalus* est d'alterner plus ou moins régulièrement deux types de signaux décalés en FME et en structure : le type A plus grave et à faible largeur de bande, le type B plus aigu et souvent plus modulé. Les mesures réalisées sur

un échantillonnage de 76 signaux ont été comparées avec celles issues des travaux réalisés en Europe (BARATAUD 2015) et aux Canaries (BARATAUD et al. 2020) selon une méthode identique (Tableau 1).

La comparaison des moyennes peut être jugée comme révélatrice, car la qualité de l'échantillonnage est similaire entre les trois provenances géographiques. La durée des signaux entre *N. azoreum* et *N. leisleri* sur le continent, est très proche ; par contre il se confirme que les populations des Canaries de *N. leisleri* utilisent des signaux de durée particulièrement courte (Figure 4). Les largeurs de bande, indicatrices du comportement plus ou moins en contrainte avec des obstacles dans l'environnement de vol, sont plus grandes pour les Noctules de Macaronésie que pour les populations continentales. Les FME utilisées par *N. azoreum* sont encore plus élevées que celles de *N. leisleri* aux Canaries, qui elles mêmes sont plus élevées que sur le continent.

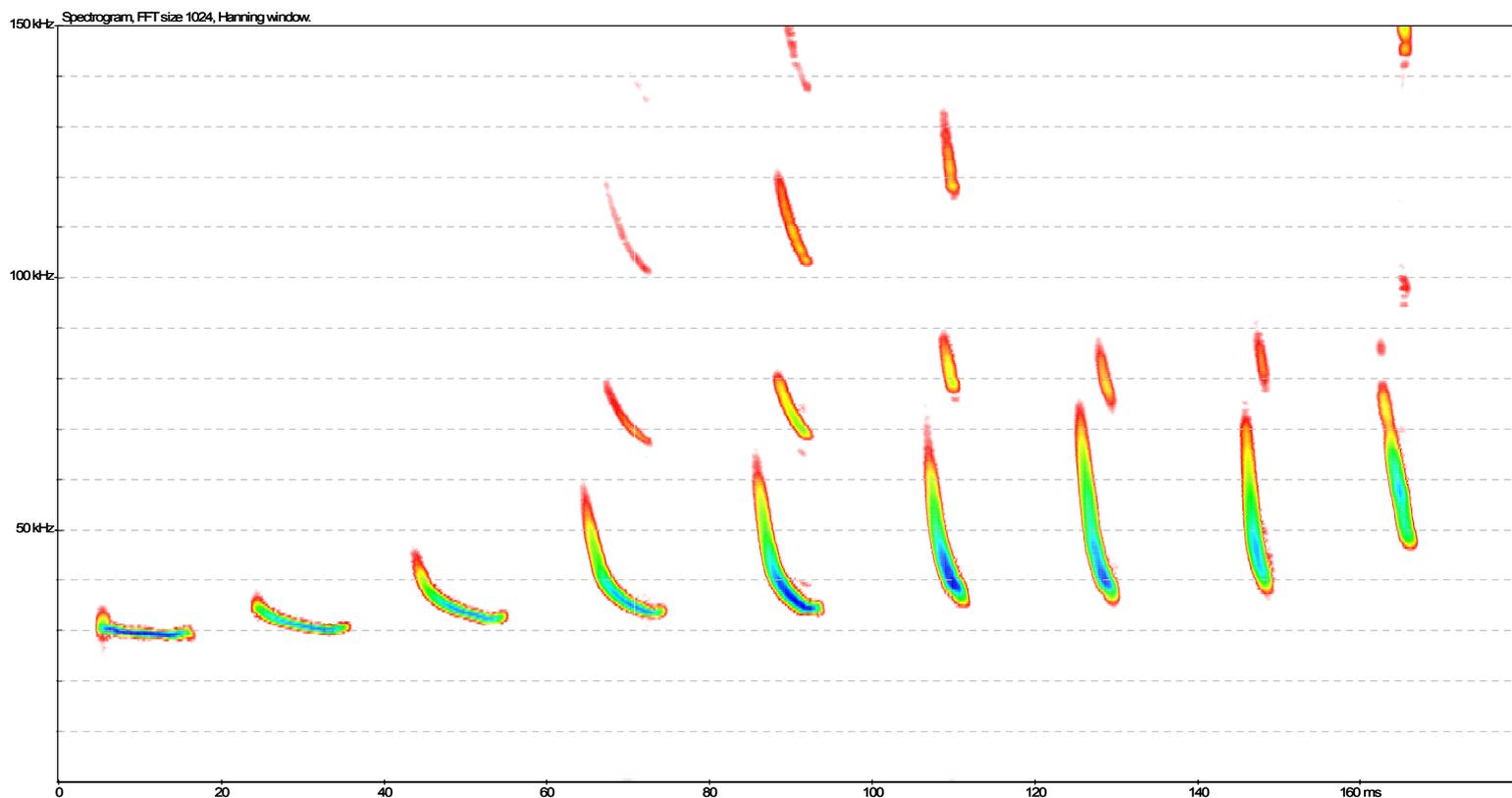
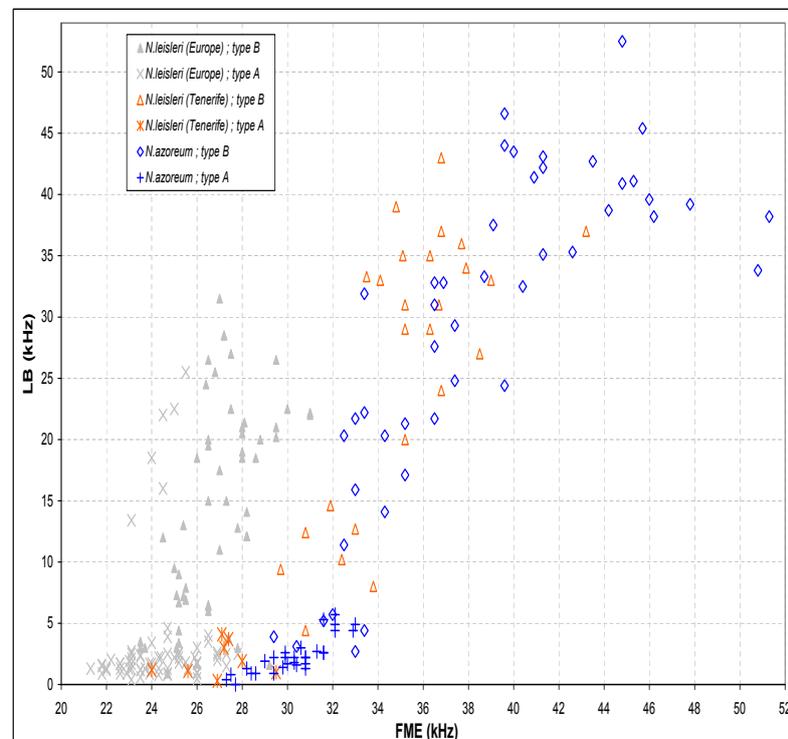
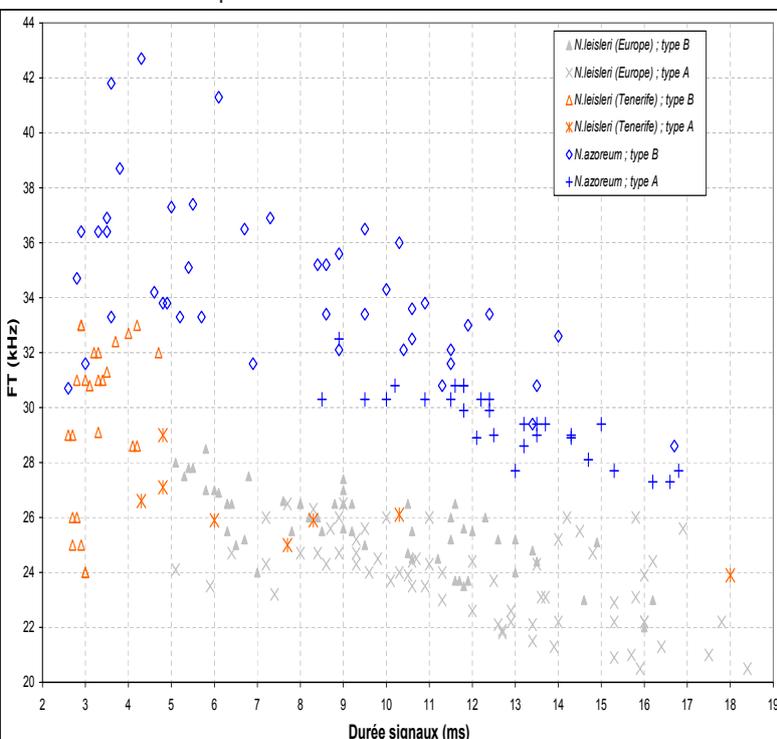


Figure 3. Spectrogramme compilant les types de structures de signaux sonar pratiqués par *N. azoreum* à São Miguel. De gauche à droite se succèdent tous les intermédiaires entre la QFC plane, la FM aplanie et la FM d'approche finale.

L'examen de la **Figure 5** montre une distribution des valeurs FME x LB différente entre les Noctules de Macaronésie et *N. leisleri* en Europe ; chez cette dernière, on observe un recouvrement fort de largeur de bande entre les types A et B, inhabituelle chez le genre *Nyctalus*, et sans doute révélateur d'une stratégie de brouillage de l'information acoustique traitée par les lépidoptères tympanés (BARATAUD 2015). *N. azoreum* au contraire suit le modèle classique de l'alternance, avec des types A de structure QFC dans la gamme basse des FME pratiquées, et des types B plus modulés qui se transforment en signaux FM en phase d'approche ; on constate d'ailleurs que ces derniers sont très souvent utilisés, avec des valeurs fortes de LB et de FME, ce qui témoigne d'un comportement fréquent de chasse en lisière ou non loin du sol. Les FME particulièrement hautes chez *N. azoreum* sont également concordantes avec une tendance à rechercher la proximité des obstacles. Cette

augmentation de la FME peut simplement s'expliquer par la loi de l'allométrie, la FME étant chez les espèces QFC et FM aplanie inversement proportionnelle à la taille corporelle, et *N. azoreum* ayant évolué vers une taille inférieure à celle des populations fondatrices de *N. leisleri*. La réduction de taille de la Noctule des Açores, par rapport à la Noctule de Leisler continentale, peut s'expliquer par une meilleure adaptation aux ressources trophiques en l'absence de concurrence, une taille voisine de celle du genre *Pipistrellus* (qui cumule la plus forte abondance des populations de chauves-souris européennes) pouvant être la mieux adaptée à la disponibilité optimale (biomasse et accessibilité) des insectes volants (PALMEIRIM 1991). Ceci ne semble d'ailleurs pas se limiter à l'Europe : nous avons constaté (BARATAUD & GIOSA 2013, 2014 ; BARATAUD et al. 2017a, 2017b) que l'espèce de chiroptère de loin la plus abondante dans différents contextes insulaires (Antilles



Figures 4 (à gauche) et 5 (à droite).

Graphiques bivariés (Fig. 4 : X = durée des signaux ; Y = fréquence terminale. Fig. 5 : X = fréquence du maximum d'énergie ; Y = largeur de bande) montrant la distribution des valeurs mesurées sur les signaux QFC et FM aplanie (alternance irrégulière de types A et B) de *N. azoreum*, en comparaison avec ceux de *N. leisleri* enregistrés sur Tenerife et en Europe (d'après BARATAUD et al. 2020 et BARATAUD 2015).

Tableau 2.

Valeurs moyennes et écart-types mesurées sur les signaux de *N. azureum* collectés sur São Miguel (Açores), comparées avec les valeurs mesurées sur *N. leisleri* sur Tenerife aux Canaries (BARATAUD *et al.* 2020), et en Europe (BARATAUD 2015).

Espèces	Type de signal	Origine géographique	n. signaux (séqu.)	Durée intervalles (ms)		Durée signaux (ms)		Fréquence initiale (kHz)		Fréquence terminale (kHz)		Largeur de bande (kHz)		Fréq. max. énergie fond. (kHz)	
				Moy.	E-Type	Moy.	E-Type	Moy.	E-Type	Moy.	E-Type	Moy.	E-Type	Moy.	E-Type
<i>N. azureum</i>	type A	São Miguel	30 (10)	219,3	78,9	12,7	2,1	31,8	2,5	29,5	1,2	2,0	1,6	30,3	1,5
<i>N. leisleri</i>	type A	Tenerife	8 (4)	419,4	148,9	8,0	4,5	28,2	1,9	26,2	1,5	2,0	1,4	27,0	1,6
<i>N. leisleri</i>	type A	Europe	73 (11)	333,6	123,3	12,1	3,3	25,9	2,1	23,9	1,7	2,0	1,0	24,5	1,7
<i>N. azureum</i>	type B	São Miguel	46 (5)	124,3	58,8	7,7	3,6	63,6	15,7	34,7	3,3	27,2	14,9	38,7	5,5
<i>N. leisleri</i>	type B	Tenerife	25 (3)	166,2	217,7	4,6	4,2	56,1	14,8	27,6	5,4	28,5	11,7	34,2	6,6
<i>N. leisleri</i>	type B	Europe	50 (8)	212,9	106,0	9,1	2,5	43,1	7,6	25,7	1,4	17,4	6,9	26,9	1,8

avec *Molossus molossus*, Mascareignes avec *Mormopterus francoismoutoui* et *M. acetabulosus*, Comores avec *Chaerephon pusillus*) est toujours d'une taille similaire, avec un avant-bras compris entre 36 et 42 mm et un poids de 6 à 15 g, c'est-à-dire dans la gamme de *N. azureum*. Par ailleurs, une réduction de taille entraîne forcément une diminution de la charge alaire (le volume et la masse diminuant à un facteur plus élevé que la surface corporelle) ; la manoeuvrabilité de *N. azureum* est donc théoriquement meilleure que celle de *N. leisleri*. L'utilisation nettement plus fréquente des signaux sonar de structure FM chez *N. azureum*, par rapport à *N. leisleri* sur le continent, est donc cohérente avec la déduction ci-dessus, puisque l'usage des signaux FM est positivement corrélé à la proximité des obstacles, qui oblige à un vol plus lent donc une meilleure manoeuvrabilité. Ainsi, la manoeuvrabilité améliorée de *N. azureum* facilite certainement l'exploitation des lisières, où la biomasse d'insectes est plus élevée (DAJOZ 1998).

Le comportement particulier de chasse aux papillons tympanés, typique de *N. leisleri* en Europe (mais aussi constaté

aux Canaries), indiqué par des apparitions brutales de signaux QFC de forte intensité suivis souvent d'une phase d'approche puis de capture (BARATAUD 2015), est présent sur trois séquences collectées à São Miguel ; il semble donc que la spécialisation partielle de *N. leisleri* sur ce type de proies, se retrouve chez *N. azureum*.

Selon RAINHO *et al.* (2002), des différences de signaux sonar chez *N. azureum* existent entre les deux îles proches (80 km) de Santa Maria et São Miguel. Les habitats de chasse les plus fréquentés sont les lacs, les milieux anthropisés (zones urbanisées avec lampadaires), les zones agricoles et pastorales ; les habitats forestiers sont moins utilisés, mais la structuration verticale (présence de haies, d'arbres isolés, etc.) des paysages les plus fréquentés n'est pas précisée.



Niches acoustiques insulaires

Nous avons vu que la Noctule des Açores utilise une gamme de FME et de largeur de bande plus importante que *N. leisleri* sur le continent européen, où quatre autres taxons (*N. noctula*, *Vespertilio murinus*, *Eptesicus serotinus/isabellinus* et *E. nilssonii*) se rencontrent dans les mêmes gammes de fréquences et de structures. Le contexte insulaire entraîne des conditions particulières, notamment une plus faible disponibilité des ressources alimentaires et une redistribution des relations interspécifiques ; ces paramètres peuvent induire une modification de la niche acoustique d'une population pionnière. Pour tenter de juger de l'influence de la compétition interspécifique, la **Figure 6** compare la niche acoustique de *N. azoreum* sur l'île de São Miguel (où la compétition est absente), avec celles de trois espèces QFC et FM aplanie de l'île de Tenerife. L'extension de niche de *N. azoreum*, dans un contexte insulaire comparable à celui de Tenerife, est manifeste, puisqu'elle couvre en grande partie les gammes de FME utilisées par *N. leisleri*, *H. savii* et *P. maderensis*. Ainsi, il semble bien que ce soit l'absence de compétition

interspécifique qui ait provoqué chez la Noctule des Açores un tel étalement des fréquences et des largeurs de bande, qui apparaît comme maximal compte tenu de sa taille corporelle.

Les différences morphologiques, comportementales et acoustiques entre *N. azoreum* et *N. leisleri* sont donc importantes, alors que les différences génétiques sont assez faibles (BOSTON *et al.* 2015 ; SALGUEIRO *et al.* 2004, 2008). Une adaptation rapide des populations pionnières au contexte insulaire s'est donc opérée, entraînant une diminution de la taille, une augmentation de la FME et de la LB des signaux sonar, un comportement de chasse diurne sans doute plus proche des lisières et/ou du sol. Ceci s'est peut-être produit dans un laps de temps trop rapide pour que le génome enregistre des modifications importantes, en tous cas dans des proportions qui permettent habituellement de séparer sans débat contradictoire des espèces dites « jumelles » (SALGUEIRO *et al.* 2008). Cette apparente contradiction illustre la complexité du concept de distinction spécifique, et de la prévalence des critères utilisés, entre génétique et écologie.

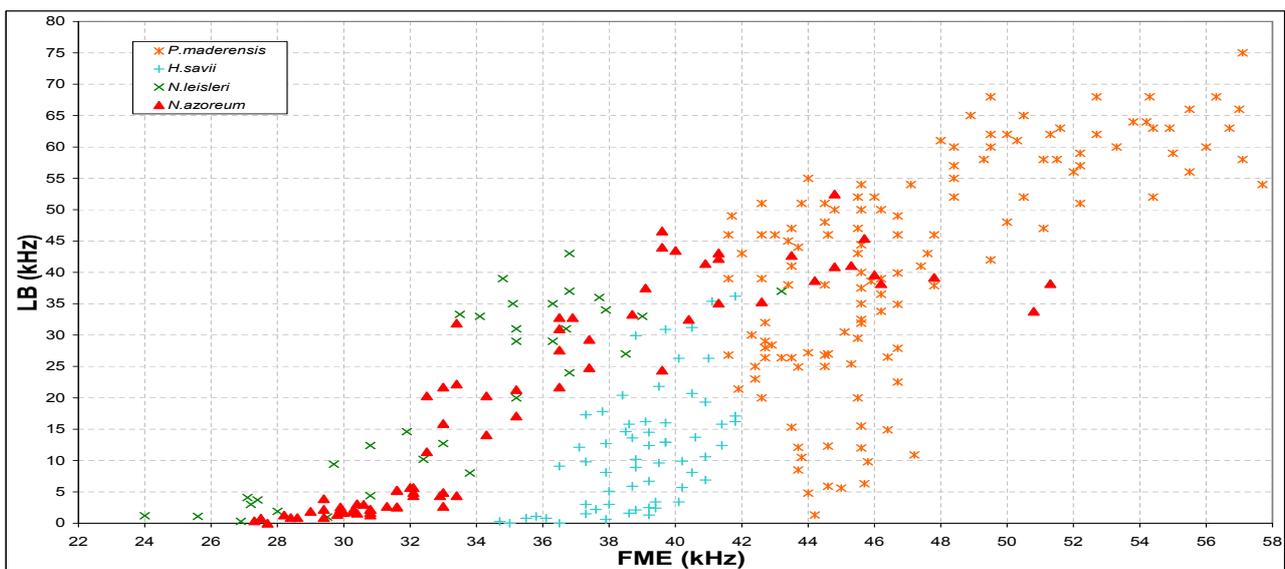


Figure 6.

Graphique bivarié (X = fréquence du maximum d'énergie ; Y = largeur de bande) montrant la distribution des valeurs mesurées sur les signaux de *N. azoreum*, comparées à celles des trois espèces des Canaries utilisant des structures de signaux analogues.

Cris sociaux de *N. azoreum*

Parmi les 136 séquences collectées, 27 contenaient des émissions sonores pouvant être classées, grâce à des critères de structure particulière, de gamme de fréquences et une distribution temporelle aléatoire, dans le registre de la communication sociale.

La Noctule des Açores utilise une grande variété de cris sociaux (**Figure 7**), allant de la simple QFC basse (sur 23 kHz) aux trilles complexes, en passant par des signaux FM-QFC ou QFC-FM de durée très variable (8 à 59 ms). Ces cris sociaux sont émis fréquemment sur les zones de chasse lorsque plusieurs individus sont en contact ; d'autres types d'émissions sociales (longs cris simples FM aplanie et grincements) sont émis au gîte, sans doute en partie par des juvéniles, encore non ou

mal volants à cette époque de l'année. Deux séquences sonores téléchargeables en fin d'article compilent (des intervalles de silence ou d'émissions sonar ont été supprimés pour alléger les fichiers) cette diversité du répertoire social de *N. azoreum*, déjà soulignée par RAINHO et al. (2002).

Cette variabilité plus forte pour l'espèce insulaire que pour l'espèce originelle continentale, est contraire aux résultats obtenus par Russo et al. (2009) sur *P. maderensis* à Madère : leur hypothèse (l'absence ou la diminution de la compétition interspécifique en contexte insulaire favorise un changement des signaux sonar et une stabilisation des cris sociaux) ne se vérifie pas ici, puisque des changements ont eu lieu dans le répertoire acoustique aussi bien sonar que social chez *N. azoreum*.

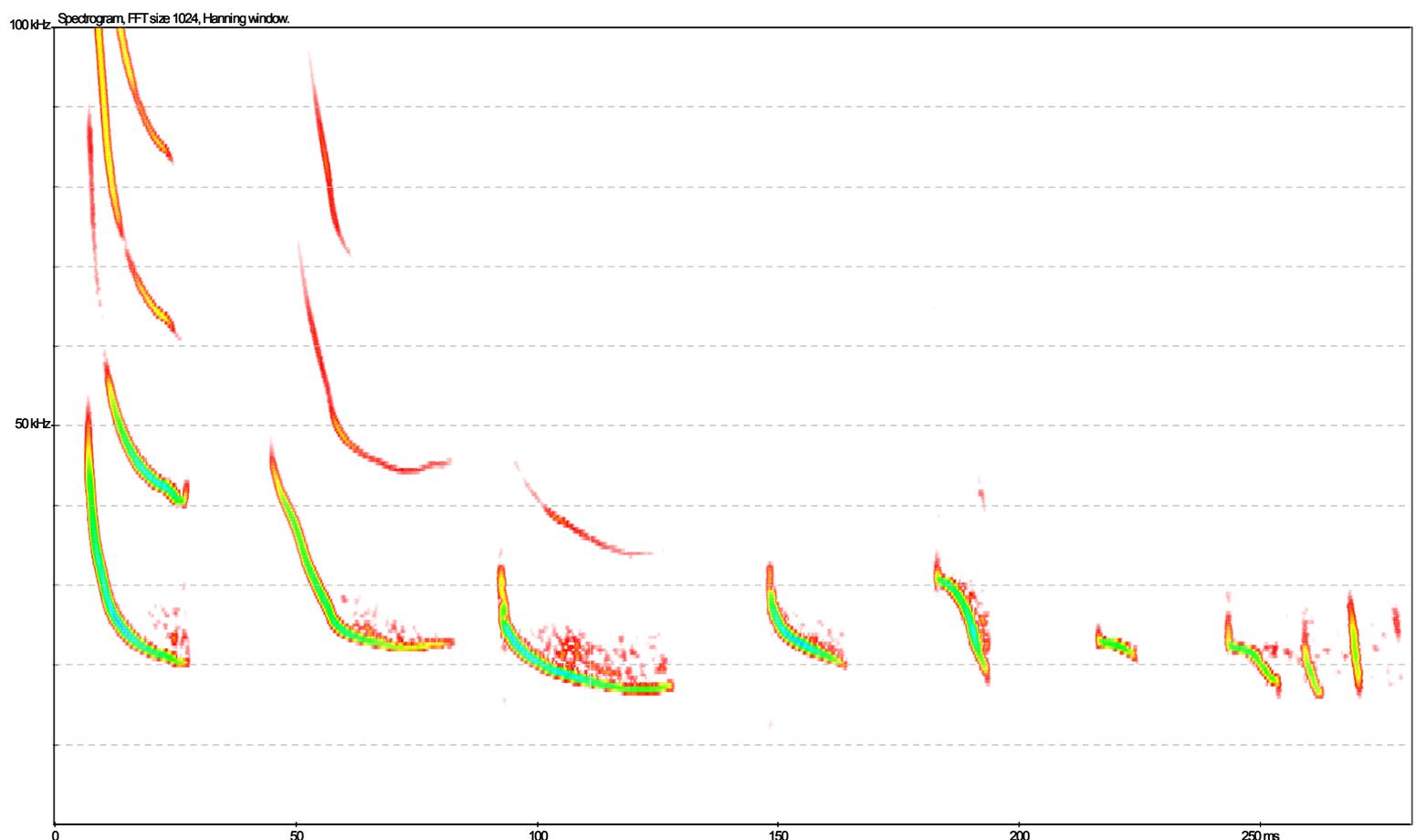


Figure 7.

Spectrogramme compilant les principaux types de structures de cris sociaux simples pratiqués par *N. azoreum* à São Miguel.



Lac de cratère
sur São Miguel

Sons à télécharger (format wave standart, expansion de temps x 10) :

N-azoreum_heterodyne_2015-08-07_23h50_Lago-das-Furnas_A-Lefevre21
N-azoreum_apparition-explosive_2015-08-08_00h25_Lago-das-Furnas_A-Lefevre42
N-azoreum_chasseFM_2015-08-08_00h02_Lago-das-Furnas_A-Lefevre29
N-azoreum_chasseQFC_2015-08-08_23h28_Bahia-Palace_A-Lefevre59
N-azoreum_QFC&FM_2015-08-08_23h26_Bahia-Palace_A-Lefevre57
N-azoreum_social-gite_Sao-Miguel_08-2015_A-Lefevre
N-azoreum_social-vol_Sao-Miguel_08-2015_A-Lefevre

Bibliographie

- BARATAUD, M. 2015.** *Ecologie acoustique des chiroptères d'Europe. Identification des espèces, études de leurs habitats et comportements de chasse.* 3e édition. Biotope, Mèze ; Muséum national d'histoire naturelle, Paris (collection Inventaires et biodiversité), 344 p. http://ecologieacoustique.fr/?page_id=13
- BARATAUD, M. & S. GIOSA. 2013.** Identification et écologie acoustique des chiroptères de La Réunion. *Le Rhinolophe* 19 : 147 - 175. http://ecologieacoustique.fr/?page_id=11
- BARATAUD, M. & S. GIOSA. 2014.** Etude acoustique des chiroptères de Guadeloupe : activité nocturne et utilisation de l'habitat. *Le Vespère* 4 : 241-252. http://ecologieacoustique.fr/?page_id=11
- Barataud, M., S. Giosa, G. Issartel, J. Jemin, M. Lesty & J-P. Fiard. 2017a.** Forêts tropicales insulaires et chiroptères : le cas de la Martinique (Petites Antilles – France). *Le Vespère* 7 : 411-457. http://ecologieacoustique.fr/?page_id=11
- BARATAUD, M. G. BEUNEUX, M. CHALBOS, J-F. DESMET & S. GIOSA 2017b.** Etude des micro-chiroptères de Mayotte ; inventaire des espèces, identification acoustique et utilisation de l'habitat. *Plume de Naturalistes* 1 : 67-106. <http://www.plume-de-naturalistes.fr/index.php/numeros/>
- Barataud, J., Y. Bas & M. Barataud. 2020.** Comportement acoustique des chiroptères de Tenerife (archipel des Canaries). *Plume de Naturalistes* 4 : 1-26. <http://www.plume-de-naturalistes.fr/index.php/numeros/>
- BOSTON, E.S.M., I.W. MONTGOMERY, R. HYNES & P.A. PRODÖHL. 2015.** New insights on postglacial colonization in western Europe: the phylogeography of the Leisler's bat (*Nyctalus leisleri*). *Proc. R. Soc. B* 282: 20142605. <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rspb.2014.2605>
- Dajoz, R. 1998.** Les insectes et la forêt. Tec & Doc éd. 594 pp.
- Dietz, C., O. von Helversen & D. Nill. 2009.** *L'encyclopédie des chauves-souris d'Europe et d'Afrique du Nord.* Delachaux & Niestlé éd. 400 pp.
- FARJADO, S & J. BENZAL. 2002.** Datos sobre la distribución de quirópteros en Canarias (Mammalia: Chiroptera). *Vieraea* 30 : 213-230. http://islandlab.uac.pt/fotos/publicacoes/publicacoes_Vieraea_30_2002_19.pdf
- Irwin, N.R. & J.R. Speakman. 2003.** Azorean bats *Nyctalus azoreum*, cluster as they emerge from roosts, despite the lack of avian predators. *Acta Chiropterologica* 5: 185–192.
- Leonardo, M. & F.M. Medeiros. 2011.** Preliminary data about the breeding cycle and diurnal activity of the Azorean bat (*Nyctalus azoreum*). *Açoreana* 7 (Suppl.): 139–148.
- Masseti, M. 2010.** Mammals of the Macaronesian islands (the Azores, Madeira, the Canary and Cape Verde islands): redefinition of the ecological equilibrium. *Mammali* 74: 3-34.

**Mathias, M.L., M. Santos-Reis, F. Petruc-
ci-Fonseca, R. Libois, R. Fons, G. Ferraz
de Carvalho, M.M. Oom & M. Col-
lares-Pereira. 1998.** Mammals from the
Azores Islands (Portugal): an updated
overview. *Mammalia* 62: 397-407.

Moore, N.W. 1975. The diurnal flight of
the Azorean bat (*Nyctalus azoreum*) and
the avifauna of the Azores. *J. Zool.* 177:
483–486.

Palmeirim, J.M. 1979. First record of
Myotis myotis on the Azores islands (Chi-
roptera: Vespertilionidae). *Arq. Mus.
Bocage* 46: 1-2.

Palmeirim, J.M. 1991. A morphometric
assessment of the systematic position of
the *Nyctalus* from Azores and Madeira
(Mammalia: Chiroptera). *Mammalia* 55:
381–388.

**Rainho, A., J.T. Marques & J.M.
Palmeirim. 2002.** Os Morcegos dos
Arquipélagos dos Açores e da Madeira:
Um Contributo para a sua Conservação.
Instituto da Conservação da Natureza,
Lisboa. [https://www.researchgate.net/
publication/280624369_Os_morcegos_
dos_arquipelagos_dos_Acores_e_da_
Madeira_Um_contributo_para_a_sua_
conservacao](https://www.researchgate.net/publication/280624369_Os_morcegos_dos_arquipelagos_dos_Acores_e_da_Madeira_Um_contributo_para_a_sua_conservacao)

**Russo, D., S. TEIXEIRA, L. CISTRONE, J.
JESUS, D. TEIXEIRA, T. FREITAS & G. JONES.
2009.** Social calls are subject to stabilizing
selection in insular bats. *Journal of Bio-
geography* 36, 2212–2221.

**Salgueiro, P., M.M. Coelho, J.M.
Palmeirim & M. Ruedi. 2004.** Mito-
chondrial DNA variation and population
structure of the island endemic Azorean
bat (*Nyctalus azoreum*). *Molecular Ecology*
13: 3357–3366.



© Alex LEFÈVRE

Forêt mixte sur São Miguel, créant
de nombreux effets de lisières

SALGUEIRO, P., M. RUEDI, M.M. COELHO & J.M. PALMEIRIM. 2007. Genetic divergence and phylogeography in the genus *Nyctalus* (Mammalia, Chiroptera): implications for population history of the insular bat *Nyctalus azoreum*. *Genetica* DOI 10.1007/s10709-006-9004-x. https://www.researchgate.net/publication/6847810_Genetic_divergence_and_phylogeography_in_the_genus_Nyctalus_Mammalia_Chiroptera_Implications_for_population_history_of_the_insular_bat_Nyctalus_azoreum

Salgueiro, P., J.M. Palmeirim, M. Ruedi, & M.M. Coelho. 2008. Gene flow and population structure of the endemic Azorean bat (*Nyctalus azoreum*) based on microsatellites: implications for conservation. *Conserv. Genet.* 9: 1163–1171.

Salgueiro, P., J.M. Palmeirim & M.M. Coelho. 2010. Lack of gene flow between the insular bat, *Nyctalus azoreum* and its mainland ancestor *Nyctalus leisleri* (Vespertilionidae, Chiroptera): evidence from microsatellites. *Folia Zoologica* 59: 26–34. https://www.researchgate.net/publication/223225446_Lack_of_gene_flow_between_the_insular_bat_Nyctalus_azoreum_and_its_mainland_ancestor_Nyctalus_leisleri_Vespertilionidae_Chiroptera_evidence_from_microsatellites

Skiba R. 1996. Nachweis einer Zwergfledermaus, *Pipistrellus pipistrellus* (Schreber 1774), auf der Azorinsel Flores (Portugal). *Myotis* 34: 81-84.

Speakman, J.R. & P.I. Webb. 1993. Taxonomy, status and distribution of the Azorean bat (*Nyctalus azoreum*). *J. Zool.* 231: 27–38. https://www.researchgate.net/publication/230370399_Taxonomy_status_and_distribution_of_the_Azorean_bat_Nyctalus_azoreum

Teixeira, S., J. Jesus. 2009. Echolocation calls of bats from Madeira Island: acoustic characterization and implications for surveys. *Acta Chiropterologica* 11(1) : 183-190.

Trujillo, D., R. Barone. 1993. Murciélagos de las islas Canarias. *Quercus* 93 : 18-21. https://www.researchgate.net/publication/258697135_Murcielagos_de_las_islas_Canarias

Vasconcelos, R. 2018. Bibliographic revision and new records of bats (Chiroptera) for Cabo Verde Archipelago. *Zoologia Caboverdiana* 7(1) : 3–11.

Remerciements

Nos remerciements vont encore une fois à Stéphane Aulagnier, qui répond toujours rapidement et positivement à nos recherches d'articles.

Nous ne disposons pas de photos en gros plan de *N. azoreum*, mais Laurent Arthur nous a gratifié d'une de ses plus belles photos de *N. leisleri*.



Gros arbre dont le tronc est creux et sert de gîte diurne à un groupe de Noctule des Açores. Sur l'image en haut à droite on distingue le guano accumulé au pied de la cavité.

Pour citer cet article :

LEFEVRE A. & M. BARATAUD 2020.

Comportement acoustique de *Nyctalus azoreum* sur l'île de São Miguel (archipel des Açores). *Plume de Naturalistes* 4 : 27-42.

ISSN 2607-0510

Pour télécharger tous les articles de *Plume de Naturalistes* : www.plume-de-naturalistes.fr

Caractérisation des habitats et des îlots utilisés par l'Avocette élégante (*Recurvirostra avosetta*), l'Huîtrier pie (*Haematopus ostralegus*), la Mouette rieuse (*Chroicocephalus ridibundus*), la Mouette mélanocéphale (*Ichthyaetus melanocephalus*) et la Sterne caugek (*Thalasseus sandvicensis*) en période de reproduction

Par **Shirley LAURENT, Doriane BRENON, Philippe KRAEMER & Patrick TRIPLET**



Huîtrier Pie

Résumé

En période de reproduction, les oiseaux sélectionnent leur site de nidification principalement en fonction de l'accès à la nourriture, mais ils doivent également prendre en compte les risques de disette pour eux-mêmes et leur progéniture à venir, les risques de perte de territoire de reproduction ainsi que les risques de prédation des couvées.

Afin de mieux comprendre l'allocation des ressources spatiales, les différents paramètres et caractéristiques des habitats et des îlots de reproduction de cinq espèces de laro-limicoles ont été compilés à partir de 69 références bibliographiques :

- Avocette élégante : îlots sableux de petite taille, peu végétalisés et entourés d'eau salée ou saumâtre,
- Huîtrier pie : îlots aux sols sableux ou composés de galets, voire de coquillages, et avec une végétation faible,

- Mouette rieuse : îlots sableux avec une végétation dense,
- Mouette mélanocéphale : îlots récemment créés avec une végétation haute et dense,
- Sterne caugek : îlots plats, sableux, avec une végétation modérée et où une forte densité de nids est possible.

Ces cinq espèces occupent des milieux similaires lors de la période de reproduction et forment parfois des colonies interspécifiques. Leur cohabitation peut donc entraîner une compétition intra et interspécifique.

Ainsi, on constate que les laridés sont les espèces les plus compétitrices (notamment la Mouette rieuse) tandis que la Sterne caugek profite de l'agressivité de la Mouette rieuse pour s'installer.

Mots clés :

Avocette élégante ; Huîtrierpie ; Mouette rieuse ; Mouette mélanocéphale ; Sterne caugek ; laro-limicoles ; reproduction ; habitats ; îlots.



© Alexander Hiley

Avocette élégante

Introduction

La principale raison de l'installation des oiseaux sur un site en période de reproduction reste l'accès à la nourriture (LUNDQUIST, 2018). Pendant cette période, les oiseaux doivent trouver une parade contre les risques de prédation des couvées, les risques de perte de territoire de reproduction et les risques de disette pour eux-mêmes et leur progéniture (SCHWEMMER & GARTHE, 2011).

Ce comportement exploratoire, à savoir la recherche de territoire(s) effectuée par les oiseaux, permet à ces derniers de collecter des informations sur la qualité de l'habitat (capacité d'accueil, abondance de prédateurs, abondance de nourriture, perturbations potentielles...) afin de sélectionner de manière optimale un site (PARTRIDGE, 1978 ; FIJN et al., 2014 ; HOUSE et KIZHUTHALLI, 2017). En effet, l'emplacement exact d'un nid peut avoir des conséquences importantes sur la fitness des individus d'une espèce, notamment à cause du risque de prédation ou de la possibilité d'inondation

des nids (BURGER, 1985 ; CUERVO, 2004). Ainsi, les principales caractéristiques d'un habitat pour la formation de colonies d'oiseaux comprennent, notamment, le couvert végétal, l'élévation du site ou encore la distance aux zones de végétation (RAYNOR et al., 2012).

L'Avocette élégante (*Recurvirostra avosetta*), l'Huîtrier pie (*Haematopus ostralegus*), la Mouette rieuse (*Chroicocephalus ridibundus*), la Mouette mélanocéphale (*Ichthyaetus melanocephalus*) et la Sterne caugek (*Thalasseus sandvicensis*) sont des espèces de limicoles et de laridés utilisant les mêmes habitats en période de reproduction et leur présence simultanée sur un site peut entraîner une compétition intra et interspécifique.

Afin de mieux comprendre l'allocation des ressources spatiales, cette synthèse bibliographique compile les différents paramètres et caractéristiques des habitats et des îlots de reproduction de ces cinq espèces de laro-limicoles.



© Alexander Hiley

Colonie de mouettes rieuses

Sites de reproduction

L'Avocette élégante est une espèce de limicole nichant sur des rivages, des petites îles, des marais salants ou les champs arables. Elle conduit ses poussins peu après leur éclosion vers des vasières ou des lagons peu profonds (CADBURY & OLNEY, 1978 ; TINARELLI & BACCETTI, 1989 ; HÖTKER & SEGEBADE, 2000). Elle semble privilégier la nidification sur des îlots afin de limiter les risques de prédation. En effet, LENGYEL (2006) constate un succès des éclosions plus élevé sur les îles que sur le continent, dans des sites semi-naturels que dans des habitats naturels. L'emplacement exact des sites semi-naturels (stations d'épuration, étangs à poissons asséchés, fermes à oies...) est imprévisible, ce qui fait que les prédateurs ne connaissent pas la quantité de nourriture disponible, contrairement à la situation qui prévaut sur des sites régulièrement utilisés (LENGYEL, 2006).

L'Huîtrier pie est une espèce originellement côtière (HEPPLESTON, 1972). Elle occupe des territoires de reproduction différents en fonction de l'orientation spatiale des sites de nidification et d'alimentation. En effet, certains individus occupent un territoire de nidification proche du rivage avec un territoire de nourrissage qui n'est accessible qu'à marée basse, et les poussins suivent les parents sur les vasières pour se nourrir. D'autres individus occupent un territoire de nidification plus à l'intérieur des terres et un territoire de nourrissage spatialement séparé plus au large, et leurs poussins ne les suivent pas dans les vasières, mais attendent dans le territoire de nidification pour être nourris (HEG, 2003). L'Huîtrier pie niche tout aussi bien sur des rivages (îlots de sable, vasières, marais salants, dunes côtières, lagons, estuaires, deltas, lits de rivière...) qu'à l'intérieur des terres (champs labourés

ou prairies) (HEPPLESTON, 1972 ; SMITH, 1983 ; BRIGGS, 1984 ; ENS *et al.*, 1992 ; LEOPOLD *et al.*, 1996 ; RUSTICALI *et al.*, 1999 ; SAGAR & GEDDES, 1999 ; ENS & UNDERHILL, 2014).

La Mouette rieuse niche sur des étendues d'eaux (lacs, étangs à vaste roselières, marais...), des vallées fluviales, des rivières, mais aussi sur des étangs côtiers, et même en ville (SEYS *et al.*, 1998 ; MACIUSIK *et al.*, 2010 ; SVENSSON *et al.*, 2010). D'après KAJZER *et al.* (2012), les colonies de mouettes rieuses sont significativement plus présentes et plus grandes dans des milieux moins fragmentés (i.e. milieux où les habitats sont de grande taille, en moyenne 9,2 à 16,5 ha, et séparées par de courtes distances) que dans les milieux fragmentés (i.e. milieux où les habitats sont de petite taille, en moyenne de 2,2 à 6,2 ha, et éloignés les uns des autres). De plus, le nombre d'oiseaux nicheurs et la probabilité d'occupation de certains sites sont positivement corrélés à la taille de ces derniers. Cette espèce est l'une des premières à s'installer sur un milieu lors de la période de reproduction (QUINTANA & YORIO, 1998).

La Mouette mélanocéphale s'installe notamment dans des dunes, sur des îles ou îlots, à proximité d'étendues d'eau douce, sur d'anciennes zones estuariennes, des gravières, des étangs à poissons ou sur des réservoirs artificiels (GOUTNER, 1986 ; MEININGER & FLAMANT, 1998 ; ZIELIŃSKA *et al.*, 2007).

La Sterne caugek est une espèce côtière (GARTHE, 1997) qui niche principalement dans des zones composées de dunes peu végétalisées ou de sable nu, mais aussi sur de petites îles couvertes d'une végétation rase, sans perturbations humaines ni prédateurs, et parfois dans les prairies (GARTHE & FLORE, 2007 ; RAYNOR *et al.*, 2012 ; HERRMANN *et al.*, 2008).

Caractéristiques des nids

Ces cinq espèces construisent leurs nids à même le sol (SMITH, 1975 ; LAURO & BURGER, 1989 ; EISING *et al.*, 2001 ; ALI CHOKRI & SELMI, 2011 ; BAAZIZ *et al.*, 2011).

Les nids de l'Avocette élégante sont principalement composés de petits fragments de végétation, notamment de salicornes (*Arthrocnemum* *ssp.*), de graminées et de chénopodiacées, mais aussi de statices (*Limonium* *sp.*), de bromes (*Bromus* *sp.*), de Ruppie maritime (*Ruppia* *maritima*), de Scirpemaritime (*Bolboschoenus* *maritimus*). Ces constructions peuvent également contenir de petits coquillages comme la Coque glauque (*Cerastoderma* *glaucum*), mais ne contiennent jamais de boue (GOUTNER, 1985 ; CUERVO, 2004 ; BARATI & NOURI, 2009 ; BAAZIZ *et al.*, 2011). D'après MENOVAR *et al.* (2009), le diamètre extérieur

moyen d'un nid d'Avocette élégante est de 19,39 cm (28 cm maximum ; 11 cm minimum) et son diamètre intérieur moyen est de 12,55 cm (22 cm maximum ; 6 cm minimum). De même, il semblerait que les avocettes élégantes préfèrent installer leurs nids à une distance comprise entre 0 et 15 cm depuis la berge de l'îlot. Cette distance correspondrait à la zone de l'îlot dans laquelle débute une végétation clairsemée. Une autre étude a démontré que la taille des nids d'Avocette élégante proches ou touchant l'eau ne diffère pas de celle des nids qui ne le sont pas, que ce soit en hauteur ou en diamètre, contrairement à ceux de l'Huîtrier pie par exemple, ce qui montre que cette espèce n'a apparemment pas la capacité de modifier la taille de son nid en fonction du risque d'inondation (CUERVO, 2004).

L'Huîtrier pie niche à même le sable, mais aussi sur le varech ou goémon (un mélange



© Alexander Hiley

Colonie de mouettes mélanocéphales

indéterminé d'algues brunes, rouges ou vertes, laissées par le retrait des marées), ou sur de la Spartine (*Spartina sp.*). Les nids sont surélevés (LAURO & BURGER, 1989), mais cette espèce est connue pour utiliser des sites inhabituels tels que les toits, les dessus de poteaux de clôture, les souches, des creux d'arbres peu profonds ou les murs cassés (DUNCAN *et al.*, 2001).

La Mouette rieuse forme son nid en amoncelant de nombreux végétaux. Certains nids peuvent atteindre plus de 30 cm de haut (GROSBOIS *et al.*, 2003) et d'autres sont flottants. Cette espèce semble éviter de s'installer dans des milieux formés de cordons de galets (TAVERNER, 1965).

La Mouette mélanocéphale construit son nid, selon les sites, dans des milieux avec une faible végétation halophytique telle que

l'Éluope du littoral (*Aeluropus littoralis*), le Cakilier maritime (*Cakile maritima*), la Salicorne en buisson (*Salicornia fruticosa*) ou dans des milieux recouverts d'une végétation éparsse de Roseau commun (*Phragmites communis*) et d'*Elymus giganteus* (GOUTNER, 1986). Enfin, les nids situés à la périphérie de la colonie ne sont pas construits dans ou à côté du couvert végétal, mais sur du matériel végétal sec déposé lors de marées exceptionnellement hautes en hiver.

La Sterne caugek installe son nid dans des milieux comprenant des zones de galets, mais aussi de végétation, telle que la Spartine selon TAVERNER (1965). A noter également qu'il est commun que deux femelles de Sterne caugek occupent et pondent dans un même nid (on observe alors des œufs de couleur différente) (SMITH, 1975).



© Philippe Kraemer

Avocette élégante avec poussins

Caractéristiques des îlots de reproduction

L'Avocette élégante niche sur des îlots, principalement de petite taille (3 à 15 mètres de long sur 3 à 4 m de large) au sol peu végétalisé, mais aussi sur de longues et étroites bandes de terre (CUERVO, 2004 ; SUEUR et al., 2007). Pour SUEUR et al. (2007), cette espèce préfère « avoir un contact visuel permanent avec l'eau à proximité du nid ». De plus, « les alentours du nid doivent être dégarnis de végétation. Les zones de buissons et les touffes de hautes herbes masquant la visibilité, sont des sources d'insécurité ». Enfin, il a été constaté qu'une baisse de la salinité de l'eau serait défavorable à la nidification de l'Avocette élégante (SUEUR et al., 2007).

L'Huîtrier pie niche normalement sur un sol sableux peu végétalisé ou sur des galets (BUCKLEY & BUCKLEY, 1980 ; DUNCAN et al., 2001), ainsi que dans les zones sablonneuses d'altitude et de couvert végétal intermédiaire. Le sable reste le substrat privilégié par l'espèce et accueille une grande majorité des nids (RUSTICALI et al., 1999 ; VALLE & SCARTON, 1996). Cependant, l'Huîtrier pie peut également nicher sur des surfaces recouvertes de coquillages ou sur du sable coquillier (VALLE & SCARTON, 1996). Toujours d'après VALLE & SCARTON (1996), des zones hautes et basses sont utilisées par les huîtriers pie pour la nidification. En effet, pendant cette étude, 50 %, 31 %, 13 % et 6 % des nids ont été trouvés sur des îlots respectivement inférieurs à 25 cm, de 25 à 50 cm, de 50 à 100 cm et de plus de 100 cm au-dessus du niveau de l'eau.

La Mouette rieuse privilégie des milieux à la végétation dense et importante, composés d'herbacées et de graminées,

principalement de *Calamagrostis commun* (*Calamagrostis epigejos*), mais aussi d'Ortie (*Urtica dioica*) (TINBERGEN et al., 1962 ; SKÓRKA et al., 2012), et où la visibilité entre deux nids s'avère être très faible (BURGER, 1977). En outre, la proportion d'agressivité déclarée (attaques et combats) est la plus élevée dans les zones dénudées ou celles présentant une végétation rase et clairsemée, et la plus faible dans les parcelles couvertes d'herbes hautes et denses. Cette absence d'agressivité dans les milieux denses en végétation peut s'expliquer par une visibilité réduite entre congénères (habitats isolés par la végétation) (BURGER, 1977 ; BUKACIŃSKA & BUKACIŃSKI, 1993).

La Mouette mélanocéphale peut s'installer en colonies sur des îlots récemment construits et tolère les milieux à la végétation haute et dense, mais aussi les petits arbres (MEININGER & FLAMANT, 1998). En outre, de nombreux nids situés à la périphérie de la colonie peuvent ne pas être construits dans ou à côté du couvert végétal, mais sur du matériel végétal sec déposé par des marées exceptionnellement hautes (GOUTNER, 1986).

La Sterne caugek choisit des îlots ou des milieux plats, où des densités de nidification élevées sont possibles, de sorte que les nids sont peu espacés les uns des autres « *nests are just over a beak's stretch apart* » (LANGHAM, 1968 ; VEEN, 1977). D'après BUCKLEY & BUCKLEY (1980), cette espèce niche sur du sable blanc, avec une végétation modérée ou quasi nulle.

Comportements intra et interspécifiques

Lors de la nidification, les avocettes élégantes forment des regroupements d'oiseaux partageant le même intérêt, qui ne sont pas à proprement parler des colonies en raison de l'absence de relations d'entraide entre les oiseaux. Au début de la période de nidification, ces regroupements sont denses, mais semblent diminuer au cours du temps (LENGYEL, 2006 ; CHOKRI & SELMI, 2011).

Un couple d'Avocette élégante défend un ou plusieurs territoires contigus (selon les relations spatiales entre les zones d'alimentation et la zone de nidification) compris entre 260 et 5200 m² (ADRET, 1983). Une autre étude montre que les emplacements de nidification et les sites d'alimentation des poussins peuvent être distants de plusieurs kilomètres (HÖTKER & SEGEBADE, 2000).

D'après LENGYEL (2006), la taille des regroupements de nidification d'avocettes élégantes peut varier de 2 à 107 nids, avec une moyenne de $18,39 \pm 21,72$ nids.

Enfin, la distance moyenne entre deux nids d'Avocette élégante est de $2,74 \pm 2,31$ m (BARATI & NOURI, 2009). MENOVAR *et al.* (2009) ont noté des îlots pouvant accueillir jusqu'à 798 nids, lesquels étaient distants de 1,21 à 9 m.

De nombreuses espèces d'oiseaux peuvent entrer en compétition avec l'Avocette élégante lors de la nidification. Parmi elles, on compte la Mouette rieuse, la Mouette mélanocéphale, le Goéland argenté (*Larus argentatus*), la Sterne hansel, la Sterne caugék, la Sterne pierregarin (*Sterna hirundo*) et la Sterne naine (GOUTNER, 1985 ; TINARELLI & BACCETTI, 1989 ; SUEUR *et al.*, 2007).

Chez l'Huîtrier pie, on remarque que la présence des adultes aux nids (nest attendance) diminue avec l'augmentation



© Alexander Hiley

Couple de mouettes rieuses

de la densité de reproduction. De plus, lorsqu'un adulte s'absente pour se nourrir, une compétition intraspécifique territoriale s'installe et permet aux prédateurs d'avoir accès aux œufs ou aux jeunes (BRIGGS, 1984).

On observe également des cas d'huîtriers pie qui se reproduisent avec des individus qui ne sont pas le partenaire avec lequel il niche (HEG *et al.*, 1993). Quant à la densité de nidification, d'après VERMEER *et al.* (1992), elle est 1,6 couples par kilomètre de rivage. La même étude montre que le taux de nidification est significativement plus élevé pour les huîtriers pie nichant sur des îles/îlots où le Goéland à ailes grises (*Larus glaucescens*) est présent que sur les îles/îlots où il est absent. En effet, les huîtriers et les goélands sont associés de manière significative, puisqu'ils ont sélectionné le même type d'îlots de nidification. Cependant, les aspects positifs et négatifs de cette association restent discutables.

La Mouette rieuse, la Mouette mélanocéphale et la Sterne caugek nichent en sous-colonies au milieu de colonies interspécifiques (i.e. des groupes de nids assez denses et spatialement séparés les uns des autres). Ces trois espèces peuvent s'associer et s'associent également avec d'autres espèces telles que le Goéland marin (*Larus marinus*), le Goéland argenté, la Sterne royale (*Thalasseus maximus*), la Sterne naine (*Sternula albifrons*), la Sterne arctique (*Sterna paradisaea*) ou la Sterne de Dougall (*Sterna dougallii*) (PATTERSON, 1965 ; TAVERNER, 1965 ; LANGHAM, 1968 ; LANGHAM, 1974 ; VEEN, 1977 ; BLUS *et al.*, 1979 ; FASOLA & CANOVA, 1992 ; LEOPOLD *et al.*, 1996 ; RATCLIFFE *et al.*, 2000 ; BETLEJA, *et al.*, 2007 ; GARTHE & FLORE, 2007 ; ZIELIŃSKA *et al.*, 2007).

D'après PATTERSON (1965), la distance la plus commune entre deux nids, au sein

d'une colonie interspécifique de mouettes rieuses, est d'environ 1 mètre, et cette distribution semble uniforme et non aléatoire. Cet espacement peut s'expliquer par le fait que la Mouette rieuse est une espèce territoriale et compétitrice. Cela constitue donc un mécanisme de dispersion efficace. En effet, les individus déjà installés empêchent les nouveaux couples de s'établir à proximité de leur nid, et inciteraient même les autres espèces à abandonner leur nid. Néanmoins, il n'existe pas de corrélation entre la variation de la distance entre les nids au sein de la colonie et le succès de la reproduction. A contrario, il a été constaté que les couples nichant juste à la lisière de la colonie avaient un succès de reproduction légèrement inférieur à ceux nichant au centre (PATTERSON, 1965 ; BLONDEL & ISENMANN, 1973).

Lors de la nidification de mouettes mélanocéphales, la distance entre les nids peut être faible. En général, elle varie de 30 à 50 cm, mais la plupart sont à 20 cm de distance, et on peut observer jusqu'à 100 nids sur des zones de 25 m² (GOUTNER, 1986).

D'après GOUTNER (1986), dans une étude menée en Grèce, l'espèce qui semble réellement profiter de la présence d'une colonie des mouettes mélanocéphales est la Sterne hansel. Les sternes pierregarin (*Sterna hirundo*) et les sternes naines s'installent dans des colonies séparées. Selon MEININGER & FLAMANT (1998), la grande majorité des mouettes mélanocéphales nichant aux Pays-Bas et en Belgique a été retrouvé dans des colonies de mouettes rieuses.

Chez la Sterne caugek, il existe une corrélation entre la synchronisation de la reproduction et la densité de nids. Dans une colonie hautement synchronisée, une distance minimale entre les nids est

nécessaire pour une reproduction réussie. Certains oiseaux se trouvent parfois trop près de leurs voisins, ce qui provoque des querelles prolongées et parfois la désertion ou l'échec d'une ou de plusieurs des couvées ainsi affectées (SMITH, 1975). D'après LANGHAM (1974), la densité des nids, dans une sous-colonie de 19 couples de sternes caugek, était de 2,1 nids au m². La Sterne caugek, peu encline à attaquer des intrus à la colonie, niche souvent parmi des espèces plus pugnaces et profite de leur agressivité pour assurer la protection de son propre territoire. De plus, cette espèce peut désertir un site de reproduction et s'installer sur une nouvelle zone si elle est perturbée (TAVERNER, 1965 ; Langham, 1974 ; VEEN, 1977 ; BUCKLEY & BUCKLEY, 1980 ; MCGINNIS & EMSLIE, 2001 ; GARTHE & FLORE, 2007).

Facteurs influençant la reproduction

De nombreux facteurs influent sur le succès de la reproduction des populations d'avocettes élégantes, notamment la prédation et l'inondation des nids, les intempéries, la quantité de nourriture disponible pour les poussins, la prédation exercée sur ces derniers, la compétition avec d'autres espèces (GOUTNER, 1985 ; HILL & PLAYER, 1992 ; LENGYEL, 2006 ; ALI CHOKRI & SELMI, 2011), mais aussi l'abandon des nids par les adultes (MENOVAR *et al.*, 2009) ou le piétinement des nids par le bétail (GOUTNER, 1985) ou les sangliers (SUEUR *et al.*, 2007). Les deux principales causes d'échec de la reproduction pendant la période d'incubation sont la prédation et la submersion des nids (CUERVO, 2004).



© Alexander Hiley

Mouettes mélanocéphales

D'après SUEUR et al. (2007), sur le littoral de la Somme, « la Mouette rieuse est l'espèce avec laquelle l'Avocette élégante présente le plus de cas d'agressions, ce qui a pour effet de conduire les oiseaux à rester sans cesse sur le qui-vive. Il est remarquable de constater que la Cigogne blanche constitue la deuxième espèce contre laquelle l'Avocette élégante agit en raison des forts prélèvements de cette espèce sur les poussins ».

Chez l'Huîtrier pie, le succès de la reproduction, et plus particulièrement à l'éclosion, peut être impacté par les inondations (BRIGGS, 1984 ; LAURO & BURGER, 1989), mais aussi par la prédation, notamment par le Goéland cendré (*Larus canus*) (HARRIS, 1967). D'autres causes, comme le piétinement par le bétail ou les activités agricoles peuvent être à l'origine d'un échec de la reproduction (SAGAR et al., 2000).

Tout comme l'Avocette élégante, le succès de la reproduction de la Mouette rieuse et de la Mouette mélanocéphale peut être impacté par la prédation et les inondations (THYEN & BECKER, 2006 ; TE MARVELDE et al., 2009).

Les principales menaces mentionnées pour la Sterne caugek sont les perturbations liées aux activités récréatives, les aménagements côtiers, la pollution, l'utilisation des terres affectant la végétation dans les colonies de reproduction et la prédation (GARTHE & FLORE, 2007 ; RATCLIFFE et al., 2000), mais aussi l'inondation des nids, en particulier pour les nids en périphérie de la colonie (montée du niveau d'eau, rives non protégées ou en érosion) (RAYNOR et al., 2012). La Mouette rieuse, le Goéland marin et le Goéland argenté semblent être les trois principales espèces d'oiseaux



© Alexander Hiley

Mouettes rieuses avec poussins

s'attaquant aux couvées de Sterne caugek (SMITH, 1975 ; FUCHS, 1977 ; VEEN, 1977 ; HERRMANN *et al.*, 2008). Chez la Mouette rieuse, les cas de prédation peuvent augmenter au cours de la saison (VEEN, 1977). Cependant, d'après HERRMANN *et al.* (2008), la Mouette rieuse n'a pas d'impact critique sur la capacité de reproduction de la Sterne caugek, d'autant plus que la fonction de protection assurée par les mouettes constitue un avantage certain pour elles.

Conclusion

Ces cinq espèces de laro-limicoles installent leurs nids au sol et dans des milieux similaires, formant parfois des assemblages interspécifiques, tout en conservant des caractéristiques de nidification propres à leur espèce. Ainsi, l'Avocette élégante niche préférentiellement sur des îlots sableux de petite taille, peu végétalisés et entourés d'eau salée ou saumâtre. L'Huîtrier pie s'installe sur des sols sableux ou composés de galets, voire de coquillages, et avec une végétation faible. La Mouette rieuse sélectionne les îlots sableux avec une végétation dense.

La Mouette mélanocéphale niche sur les îlots récemment construits avec une végétation haute et dense.

Enfin, la Sterne caugek s'installe sur des îlots plats, sableux, avec une végétation modérée et où une forte densité de nids est possible.

En outre, d'après FASOLA & CANOVA (1992), les différences interspécifiques dans les préférences d'habitat permettent la coexistence d'espèces au sein de colonies mixtes en diminuant l'agression territoriale, laquelle nuit particulièrement aux espèces subordonnées. La Mouette rieuse est une espèce avec une forte plasticité d'habitat et sa présence serait un attrait pour d'autres espèces. En effet, elle constitue des colonies denses et agressives offrant une protection contre d'éventuels prédateurs. De plus, elle est l'une des premières à s'installer sur les sites de nidification, ce qui assure aux autres espèces les conditions favorables pour la reproduction. On peut donc supposer que la Mouette rieuse conditionne l'installation d'autres espèces de laro-limicoles, et notamment de l'Avocette élégante, de l'Huîtrier pie, de la Mouette mélanocéphale et de la Sterne caugek.

Remerciements

Merci à Alexander Hiley et à Gaëlle Micheli pour la transmission de leurs photographies.

Bibliographie

ADRET P. (1983). Une étude des comportements parentaux de l'avocette en colonie de reproduction. Organisation spatiale inter- et intra-familiale. *Canadian Journal of Zoology*, 61(3), 603-615.

ALI CHOKRI M., & SELMI S. (2011). Predation of Pied Avocet *Recurvirostra avosetta* nests in a salina habitat : evidence for an edge effect. *Bird study*, 58(2), 171-177.

BAAZIZ N., MAYACHE B., SAHEB M., BENSACI E., OUNISSI M., METALLAOUI S. & HOUHAMDI M. (2011). Statut phénologique et reproduction des peuplements d'oiseaux d'eau dans l'éco-complexe de zones humides de Sétif (Hauts plateaux, Est de l'Algérie). *Bulletin de l'Institut Scientifique de Rabat*, 32(2), 77-87.

BARATI A. & NOURI S. V. (2009). Breeding ecology of the Pied Avocet *Recurvirostra avosetta* in Agh Gol wetland, Hamedan Province, Iran. *Avosetta*, 33, 43-47.

BETLEJA J., SKÓRKA P. & ZIELINSKA M. (2007). Super-normal clutches and female-female pairs in gulls and terns breeding in Poland. *Waterbirds*, 30(4), 624-630.

BLONDEL J. & ISENMANN P. (1973). L'évolution de la structure des peuplements de Larolimicoles nicheurs de Camargue. *La Terre et la vie* 1973 : 62-85

BLUS L. J., PROUTY R. M. & NEELY JR B. S. (1979). Relation of environmental factors to breeding status of Royal and Sandwich Terns in South Carolina, USA. *Biological Conservation*, 16(4), 301-320.

BRIGGS K. (1984). The breeding ecology of coastal and inland Oystercatchers in north Lancashire. *Bird Study*, 31(2), 141-147.

BUCKLEY F. G. & BUCKLEY P. A. (1980). Habitat selection and marine birds. *Behavior of marine animals* (pp. 69-112). Springer, Boston, MA.

BUKACIŃSKA M. & BUKACIŃSKI D. (1993). The effect of habitat structure and density of nests on territory size and territorial behaviour in the Black-headed Gull (*Larus ridibundus* L.). *Ethology*, 94(4), 306-316.

BURGER J. (1977). Role of visibility in nesting behavior of Larus gulls. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 91(6), 1347-1358.

BURGER J. (1985). Habitat selection in temperate marsh nesting birds. In Cody M. (ed.) *Nest-site Selection in Birds*, 253-281. Academic Press, New York.

CADBURY C. J. & OLNEY P. J. S. (1978). Avocet population dynamics in England. *British Birds*, 71, 102-121.

CHOKRI M. A. & SELMI S. (2011). Nesting ecology of pied avocet *Recurvirostra avosetta* in Sfax salina, Tunisia. *Ostrich*, 82(1), 11-16.

CUERVO J. J. (2004). Nest-site selection and characteristics in a mixed-species colony of Avocets *Recurvirostra avosetta* and Black-winged Stilts *Himantopus himantopus*. *Bird Study*, 51(1), 20-24.

- DUNCAN A., DUNCAN R., RAE R., REBECCA G. W. & STEWART B. J. (2001).** Roof and ground nesting Eurasian Oystercatchers in Aberdeen. *Scottish Birds*, 22(1), 1-8.
- EISING C. M., EIKENAAR C., SCHWABL H. & GROOTHUIS T. G. (2001).** Maternal androgens in black-headed gull (*Larus ridibundus*) eggs : consequences for chick development. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B : Biological Sciences*, 268(1469), 839-846.
- ENS B. J., KERSTEN M., BRENNINKMEIJER A. & HULSCHER J. B. (1992).** Territory quality, parental effort and reproductive success of oystercatchers (*Haematopus ostralegus*). *Journal of Animal Ecology*, 703-715.
- ENS B. J. & UNDERHILL L. G. (2014).** Synthesis of oystercatcher conservation assessments : general lessons and recommendations. *International Wader Studies*, 20, 5-22.
- FASOLA M. & CANOVA L. (1992).** Nest habitat selection by eight syntopic species of Mediterranean gulls and terns. *Colonial Waterbirds*, 169-178.
- FIJN R. C., WOLF P., COURTENS W., VERSTRAETE H., STIENEN E. W., ILISZKO L. & POOT M. J. (2014).** Post-breeding prospecting trips of adult Sandwich Terns *Thalasseus sandvicensis*. *Bird study*, 61(4), 566-571.
- FUCHS E. (1977).** Predation and anti-predator behaviour in a mixed colony of terns *Sterna sp.* and black-headed gulls *Larus ridibundus* with special reference to the sandwich tern *Sterna sandvicensis*. *Ornis Scandinavica*, 17-32.
- GARTHE S. (1997).** Influence of hydrography, fishing activity, and colony location on summer seabird distribution in the south-eastern North Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 54(4), 566-577.
- GARTHE S. & FLORE B. O. (2007).** Population trend over 100 years and conservation needs of breeding Sandwich Terns (*Sterna sandvicensis*) on the German North Sea coast. *Journal of Ornithology*, 148(2), 215-227.
- GOUTNER V. (1985).** Breeding ecology of the avocet (*Recurvirostra avosetta* L.) in the Evros delta (Greece). *Bonn. Zool. Beitr*, 36(1/2), 37-50.
- GOUTNER V. (1986).** The ecology of the first breeding of the Mediterranean gull (*Larus melanocephalus* Temminck 1820) in the Evros Delta (Greece). *Ecology of Birds*, 8, 189-197.
- GROSBOIS V., REBOULET A. M., PRÉVOT-JULLIARD A. C., BOTTIN L. & LEBRETON J. D. (2003).** Dispersion et recrutement chez la Mouette rieuse *Larus ridibundus*. *Alauda*, 71(2), 139-144.
- HARRIS M. P. (1967).** The biology of oystercatchers *Haematopus ostralegus* on Skokholm Island, S. Wales. *Ibis*, 109(2), 180-193.
- HEG D., BRUINZEEL L. W. & ENS B. J. (2003).** Fitness consequences of divorce in the oystercatcher, *Haematopus ostralegus*. *Animal Behaviour*, 66(1), 175-184.
- HEG D., ENS B. J., BURKE T., JENKINS L. & KRUIJT J. P. (1993).** Why does the typically monogamous oystercatcher (*Haematopus ostralegus*) engage in extra-pair copulations? *Behaviour*, 247-289.
- HEPPLESTON P. B. (1972).** The comparative breeding ecology of Oyster-catchers (*Haematopus ostralegus* L.) in inland and coastal habitats. *The Journal of Animal Ecology*, 23-51.

- HERRMANN C., NEHLS H. W., GREGERSEN J., KNIEF W., LARSSON R., ELTS J. & WIELOCH M. (2008).** Distribution and population trends of the Sandwich Tern *Sterna sandvicensis* in the Baltic Sea. *Vogelwelt*, 129, 35-46.
- HILL D. & PLAYER A. (1992).** Behavioural responses of Black-headed Gulls and Avocets to two methods of control of gull productivity. *Bird Study*, 39, 34-42.
- HÖTKER H. & SEGEBADE A. (2000).** Effects of predation and weather on the breeding success of Avocets *Recurvirostra avosetta*. *Bird Study*, 47(1), 91-101.
- HOUSE P. & KIZHUTHALLI T. P. (2017).** Population trend of wintering terns at a stop-over site in Central Asian Flyway with special reference to the decline of Sandwich Tern. *Tropical Ecology*, 58(2), 449-454.
- KAJZER J., LENDA M., KOŚMICKI A., BOBREK R., KOWALCZYK T., MARTYKA R. & SKÓRKA P. (2012).** Patch occupancy and abundance of local populations in landscapes differing in degree of habitat fragmentation : a case study of the colonial black-headed gull, *Chroicocephalus ridibundus*. *Journal of biogeography*, 39(2), 371-381.
- LANGHAM N. P. E. (1968).** The comparative biology of terns, *Sterna* spp (Doctoral dissertation, Durham University).
- LANGHAM N. P. E. (1974).** Comparative breeding biology of the Sandwich Tern. *The Auk*, 91(2), 255-277.
- LAURO B. & BURGER J. (1989).** Nest-site selection of American Oystercatchers (*Haematopus palliatus*) in salt marshes. *The Auk*, 106(2), 185-192.
- LENGYEL S. (2006).** Spatial differences in breeding success in the pied avocet *Recurvirostra avosetta* : effects of habitat on hatching success and chick survival. *Journal of Avian Biology*, 37(4), 381-395.
- LEOPOLD M. F., VAN ELK J. F. & VAN HEEZIK Y. M. (1996).** Central place foraging in oystercatchers *Haematopus ostralegus* : can parents that transport mussels *Mytilus edulis* to their young profit from size selection? *Ardea-Wageningen-*, 84, 311-326.
- LUNDQUIST K. (2018).** Habitat use by waterbirds in wetlands during winter and spring—a study of five wetlands in Halmstad, Sweden.
- MACIUSIK B., LENDA M. & SKÓRKA P. (2010).** Corridors, local food resources, and climatic conditions affect the utilization of the urban environment by the Black-headed Gull *Larus ridibundus* in winter. *Ecological research*, 25(2), 263-272.
- MCGINNIS T. W. & EMSLIE S. D. (2001).** The foraging ecology of royal and sandwich terns in North Carolina, USA. *Waterbirds*, 24(3), 361-370.
- MEININGER P. L. & FLAMANT R. (1998).** Breeding populations of Mediterranean Gull *Larus melanocephalus* in the Netherlands and Belgium. *Sula*, 12(4), 129-138.
- MENOUAR S., YACINE N., ABDELLAZIZ B., ETTAYIB B., BOUDJEMA S. & MOUSSA H. (2009).** Ecologie de la reproduction de l'Avocette élégante *Recurvirostra avosetta* dans la Garaet de Guellif (Hautes plaines de l'Est algérien). *European Journal of Scientific Research*, 25(4), 513-525.
- PARTRIDGE L. (1978).** Habitat selection. In 'Behavioural Ecology : An Evolutionary Approach'. (Eds JR Krebs and NB Davies.) pp. 351-376.
- PATTERSON I. J. (1965).** Timing and spacing of broods in the Black-headed Gull *Larus ridibundus*. *Ibis*, 107(4), 433-459.
- QUINTANA F. & YORIO P. (1998).** Competition for nest sites between Kelp Gulls (*Larus dominicanus*) and terns (*Sterna maxima* and *S. eurygnatha*) in Patagonia. *The Auk*, 115(4), 1068-1071.

- RATCLIFFE N., PICKERELL G. & BRINDLEY E. (2000).** Population trends of Little and Sandwich Terns *Sterna albifrons* and *S. sandvicensis* in Britain and Ireland from 1969 to 1998. *Atlantic Seabirds*, 2(3/4), 211-226.
- RAYNOR E. J., PIERCE A. R., LEUMAS C. M. & ROHWER F. C. (2012).** Breeding habitat requirements and colony formation by royal terns (*Thalasseus maximus*) and sandwich terns (*T. sandvicensis*) on barrier islands in the Gulf of Mexico. *The Auk*, 129(4), 763-772.
- RUSTICALI R., SCARTON F. & VALLE R. (1999).** Habitat selection and hatching success of Eurasian Oystercatchers in relation to nesting Yellow-Legged Gulls and human presence. *Waterbirds*, 367-375.
- SAGAR P. M. & GEDDES D. (1999).** Dispersal of South Island pied oystercatchers (*Haematopus ostralegus finschi*) from an inland breeding area of New Zealand. *Notornis*, 46, 89-99.
- SAGAR P. M., GEDDES D., BANKS J. C. & HOWDEN P. (2000).** Breeding of South Island pied oystercatchers (*Haematopus ostralegus finschi*) on farm land in mid-Canterbury, New Zealand. *Notornis*, 47(2), 71-81.
- SEYS J., VAN WAEYENBERGE J., DEVOS K., MEIRE P. & KUIJKEN E. (1998).** The recent expansion of breeding gulls along the Belgian North Sea coast. *Sula*, 12(4), 209-217.
- SKÓRKA P., WÓJCIK J. D., MARTYKA R. & LENDA M. (2012).** Numerical and behavioural response of Black-headed Gull *Chroicocephalus ridibundus* on population growth of the expansive Caspian Gull *Larus cachinnans*. *Journal of Ornithology*, 153(3), 947-961.
- SMITH A. J. (1975).** Studies of breeding sandwich terns. *Br. Birds*, 68, 142-156.
- SMITH K. (1983).** The status and distribution of waders breeding on wet lowland grasslands in England and Wales. *Bird Study*, 30(3), 177-192.
- SUEUR F., TRIPLET P. & CARRUETTE P. (2007).** Trente ans de reproduction de l'avocette élégante *Recurvirostra avosetta* dans le parc du marquenterre (réserve naturelle de baie de somme-France). *Alauda*, 75(1), 45-50.
- SVENSSON L., MULLARNEY K. & ZETTERSTRÖM D. (2010).** Le guide ornitho, nouvelle édition. Delachaux et Niestlé. Paris.
- SCHWEMMER P. & GARTHE S. (2011).** Spatial and temporal patterns of habitat use by Eurasian oystercatchers (*Haematopus ostralegus*) in the eastern Wadden Sea revealed using GPS data loggers. *Marine biology*, 158(3), 541-550.
- TAVERNER J. H. (1965).** Observations on breeding sandwich and common terns. *British Birds*, 58(1), 5-9.
- TE MARVELDE L., MEININGER P. L., FLAMANT R. & DINGEMANSE N. J. (2009).** Age-specific density-dependent survival in Mediterranean Gulls *Larus melanocephalus*. *Ardea*, 97(3), 305-313.
- THYEN S. & BECKER P. H. (2006).** Effects of individual life-history traits and weather on reproductive output of black-headed gulls *Larus ridibundus* breeding in the Wadden Sea, 1991-97. *Bird Study*, 53(2), 132-141.
- TINARELLI R. & BACCETTI N. (1989).** Breeding waders in Italy. *Wader Study Group Bull*, 56, 7-15.

TINBERGEN N., BROEKHUYSEN G. J., FEEKES F., HOUGHTON J. C. W., KRUUK H. & SZULC E. (1962). Egg shell removal by the black-headed gull, *Larus ridibundus* L.; a behaviour component of camouflage. *Behaviour*, 74-117.

VALLE R. & SCARTON F. (1996). Nest-site selection and interspecific relationship of Oystercatcher *Haematopus ostralegus* on die Adriatic coast of Italy. *VOGELWELT-BERLIN-*, 117, 75-82.

VEEN J. (1977). Functional and causal aspects of nest distribution in colonies of the Sandwich Tern (*Sterna s. sandvicensis* Lath.). Brill.

ZIELIŃSKA M., ZIELIŃSKI P., KOŁODZIEJCZYK P., SZEWCZYK P. & BETLEJA J. (2007). Expansion of the Mediterranean gull *Larus melanocephalus* in Poland. *Journal of Ornithology*, 148(4), 543-548.



© Philippe Kraemer



© -Gaelle Micheli

Colonie de Sternes caugek

Pour citer cet article :

LAURENT, S., BRENON, D., KRAEMER, P & TRIPLET P. 2020. Caractérisation des habitats et des îlots utilisés par l'Avocette élégante (*Recurvirostra avosetta*), l'Huîtrier pie (*Haematopus ostralegus*), la Mouette rieuse (*Chroicocephalus ridibundus*), la Mouette mélanocéphale (*Ichthyaetus melanocephalus*) et la Sterne caugek (*Thalasseus sandvicensis*) en période de reproduction. *Plume de Naturalistes* 4 : 43-60.

ISSN 2607-0510

Pour télécharger tous les articles
de *Plume de Naturalistes* :
www.plume-de-naturalistes.fr

Etude du marquage territorial et du régime alimentaire de l'Hermine (*Mustela erminea*) par l'analyse de ses fèces

Par **Christophe GILLES**
(christophe.gilles@fne-aura.org)



Résumé

L'activité de marquage de l'Hermine (*Mustela erminea*) par dépôt de ses fèces a été étudiée pendant 15 mois sur le massif du Semnoz, dans le département de la Haute-Savoie. Un relevé scrupuleux de près de 400 fèces a permis d'acquérir de nombreuses connaissances relatives au marquage du petit mustélide (saisonnalité, supports préférentiels, morphologie des fèces,...), mais aussi sur son régime alimentaire. Ainsi, il a été constaté une saisonnalité très prononcée dans l'activité de marquage, avec deux périodes bien distinctes : un pic fin du printemps/début d'automne et un creux fin automne/début du printemps. Une nette préférence concernant les supports de marquage a aussi été observée, l'Hermine déposant la majeure partie de ses fèces sur substrats minéraux, de couleur claire et plutôt surélevés.

Par ailleurs, l'existence d'importants crottiers a aussi été démontrée lors de ce suivi. Des mesures systématiques et une observation fine des fèces collectées ont permis de dresser le profil moyen d'une fèces d'Hermine : excrément en forme de petit bout de ficelle, souvent torsadé, de couleur sombre (noir à brun foncé), de 3,9 cm de long pour 0,3 cm de diamètre en moyenne. Enfin, l'analyse du contenu des fèces montre une très nette préférence (95 %) pour les micromammifères (campagnols), le régime alimentaire étant ponctuellement complété par des proies secondaires, principalement aux saisons estivales et automnales.

Abstract

The behaviour of the stoat (*Mustela erminea*) marking its territory with scat was studied over a period of 15 months in the Semnoz mountain range located in the Haute-Savoie department. Nearly 400 samples of faeces were scrupulously collected, which not only generated a lot of information about the territory-marking behaviour of this small member of the mustelid family (its seasonal behaviour, and preferred locations for marking with its scat) but also about its diet. Consequently, it was noticed that there was distinct seasonal activity in terms of territory marking, with two periods in particular: a peak of activity between the end of the Spring and the beginning of the Autumn and a decreasing activity between the end of the Autumn and the beginning of Spring. An overall preference was observed for the location chosen for marking its territory, the stoat choosing to lay the majority of its scat on clear-coloured mineral substrates, often on

an elevated spot. Moreover, during this survey, the presence of large pilings of scats was observed. Systematic procedures and detailed observation of the collected scats have allowed construction of a typical profile of stoat faeces: excrement is in the shape of a little piece of string, often twisted, of dark colour (black or dark brown), about 3.9 cm long and 0.3 cm in diameter, on average. Finally, analysis of the content of the collected scats shows a very clear preference (95 %) for micromammals (voles), with the diet being occasionally supplemented by secondary prey, primarily in Summer and Autumn.

Introduction

Comme la plupart des mammifères carnivores, l'Hermine (*Mustela erminea*) dépose ses fèces de manière à marquer son territoire. Ce bornage territorial demeure au final très peu documenté dans la littérature. En effet, les informations relatives aux périodes de marquage ou aux types de substrat préférentiel pour le dépôt des fèces sont pour le moins parcimonieuses, très lacunaires, voire totalement inexistantes.

Par ailleurs, l'étude du contenu des excréments peut aussi apporter d'importants éléments d'information sur le régime alimentaire de l'espèce et/ou de l'individu concerné. Ainsi, même si le régime alimentaire de *Mustela erminea* a été l'objet de plusieurs études en Europe, la connaissance de cet aspect de la biologie permettra d'acquérir des connaissances complémentaires et localisées.

Cette étude se propose donc de présenter les résultats de plus d'un an de suivi de l'activité de marquage de *Mustela erminea* sur le massif du Semnoz, en Haute-Savoie.

Matériel et méthode

Secteur d'étude

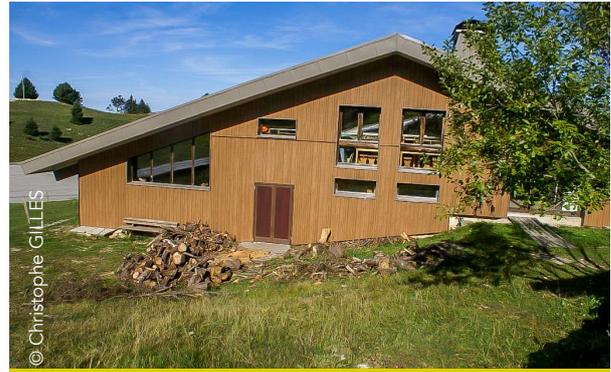
Le Jardin Alpin du massif du Semnoz, situé à environ 1500 m d'altitude sur la commune de Viuz-la-Chiésaz, à une quinzaine de kilomètres d'Annecy, a été choisi car une Hermine femelle y a élu domicile, a minima dès le printemps 2014. Le Jardin Alpin du Semnoz, propriété du Grand Annecy et géré par France Nature Environnement Haute-Savoie qui y mène des animations, est facilement accessible, librement visitable et aisément utilisable pour y mener une telle étude faunistique.



Petite cabane, dont les contours et les fondations inférieures sont largement fréquentés par l'hermine.

Cet espace est caractérisé par une mosaïque d'habitats naturels reconstitués (bosquet, espaces ouverts,...), de collections d'espèces végétales typiques des milieux de moyenne montagne, de micro-habitats aménagés (murets, fagots de bois,...), d'une petite cabane et de petits chemins de découverte parcourant le secteur.

Le Jardin Alpin est bordé au nord et à l'est par la D110 traversant le Semnoz, au sud par un tapis roulant de remontée de piste de luge d'environ 80 mètres de long et, à l'ouest, par le parking à luge et le chalet nordique. C'est principalement autour de ce dernier bâtiment que s'est déroulée cette étude. Plus largement, le secteur



Façade est du chalet nordique et bordure du jardin alpin, terrain de jeu privilégié pour l'hermine.

d'étude est entouré d'alpages, de forêts et d'espaces aménagés pour l'accueil du public et la pratique d'activités de loisirs, été comme hiver.

Période d'étude

L'étude s'est échelonnée entre le mois d'août 2014 et le mois de décembre 2015, à raison d'une visite par mois. Au total, ce sont donc 15 sessions de recherche/observation de marquage et de collecte/dissection de fèces qui ont permis d'alimenter en données cette étude.

Méthodologie

Dans un premier temps, lors de chaque session, une visite complète du secteur d'étude a permis de repérer les fèces, de les localiser et de noter précisément les substrats utilisés.

Dans un second temps, chaque fèces a été mesurée (longueur et largeur), puis décortiquée *in situ* pour en déterminer le contenu. Les éléments les plus fins ont aussi été identifiés sur place à l'aide d'une loupe de botaniste, ou, le cas échéant, avec une loupe binoculaire. Ont été ainsi plus spécifiquement recherchés, observés et identifiés les dents de micromammifères, les bouts de plumes, les éléments chitineux, les écailles, les coquilles, les restes de matière végétale

et tout autre élément encore conservé et identifiable sur le terrain.



Mesure et analyse du contenu des fèces.

Résultats

Secteurs de marquage

Les 15 sessions ont permis de trouver un total de 399 fèces, quasiment toutes déposées autour du chalet nordique. Les façades les plus utilisées sont, par ordre décroissant, les pieds de bâtiment est (côté Jardin Alpin), nord et sud. Les très rares fèces déposées hors chalet nordique l'ont été sur une pierre le long d'un chemin de découverte et sous le petit chalet du jardin



En jaune, les linéaires de marquage autour du chalet nordique. Etoiles jaunes : lieux préférentiels de marquage (C. Gilles d'après orthophotos IGN).

Périodes de marquage

Même si chaque visite a permis de constater une activité de marquage, le nombre de fèces déposées s'est avéré très hétérogène sur l'ensemble de l'étude. La session d'août 2014 a été la plus prolifique avec 88 fèces et celle de décembre 2014 la moins fournie avec seulement 2 fèces. Précisons néanmoins qu'à chaque visite, et après les mesures et déterminations expliquées précédemment, les fèces ont été systématiquement détruites et enlevées. La session d'août 2014, première session de l'étude, a donc pris en compte des dépôts cumulés de plusieurs mois précédant le lancement de l'étude. Néanmoins, les relevés effectués nous permettent de discerner une réelle cyclicité dans l'activité de marquage : un pic fin du

printemps/début d'automne et un creux sur fin d'automne/début du printemps (Figure 1). Plusieurs hypothèses peuvent être avancées pour tenter d'expliquer cette différence saisonnière. L'été et l'automne sont des saisons plus actives pour l'Hermine : période de reproduction (rut fin mai/juin, activité de la mère et des jeunes à la sortie du nid...), période de fortes disponibilités alimentaires (notamment les campagnols). Quant aux saisons printanières, et surtout hivernales, la littérature évoque un ralentissement de l'activité en rapport avec de très basses températures (Kraft, 1966) et les moindres déplacements en dehors de la période de reproduction (HARRI, 1981).

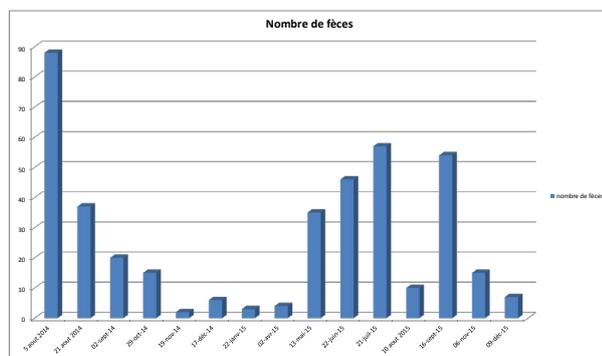


Figure 1. Evolution du nombre de dépôts de fèces en fonction des saisons.

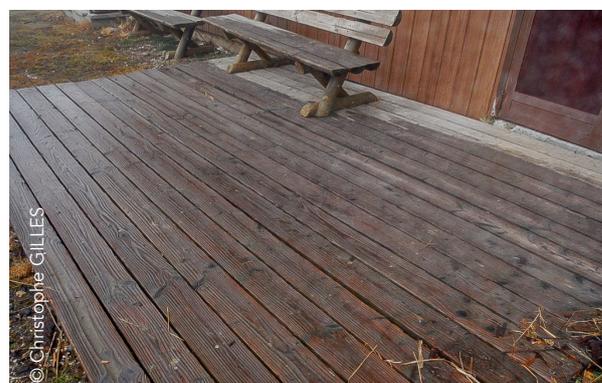
Ainsi, on pourrait en déduire le principe suivant : de la fin du printemps au début de l'automne, il y a plus de dépenses énergétiques, liées à la période de reproduction, nécessitant alors plus de consommation qui engendre alors plus de dépôt de fèces. Cette hypothèse d'explication doit néanmoins être utilisée avec prudence. En effet, on peut se demander si le marquage estival est uniquement celui de la femelle ? Si le nombre important de fèces ne peut pas s'expliquer aussi par le marquage de la femelle et les dépôts des jeunes ? Si la baisse de marquage constatée en fin d'automne et en hiver ne serait pas due,

tout ou partie, à l'absence des jeunes dont l'émancipation a lieu en début de saison automnale ?

Substrats de marquage

Comme dit précédemment, la quasi-totalité des dépôts de fèces a été observée au pied du chalet nordique. Le bâtiment offre divers supports pour de possibles marquages : platelage, blocs, dalle de béton, tas de bois, petites infrastructures saisonnières (escalier en bois, banc, support de dépose ski...).

Alors que les substrats de type bois et de



Platelage, blocs et surfaces cimentées autour du chalet nordique.



type minéral sont nombreux et équitablement répartis autour du chalet nordique, les résultats obtenus indiquent clairement une très nette préférence des substrats minéraux pour le dépôt de fèces (**Figure 2**). En effet, 89,2 % des fèces ont été relevés sur les blocs et les dalles entourant le bâtiment, contre 9,8 % sur support bois (sur platelage principalement) et 1 % sur autre substrat (4 laissées sur un sac plastique). Certains de ces substrats minéraux sont

d'une des voies d'accès de l'hermine sous le chalet nordique, avec jusqu'à 36 fèces dénombrés en même temps lors de la session de relevé de septembre 2015.

Substrats de marquage

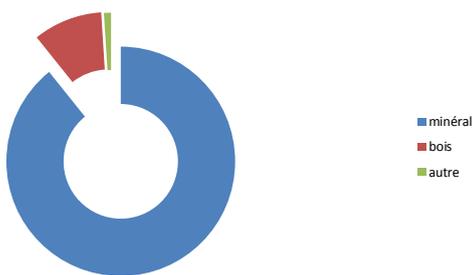


Figure 2. Répartition des fèces selon les substrats de dépôts.

par ailleurs systématiquement et/ou densément marqués (notamment certains blocs surélevés), alors que d'autres ne le sont qu'exceptionnellement. Enfin, à noter aussi, la découverte d'un crottoir, situé à quelques décimètres



Un crottoir situé au niveau d'une ouverture sous le chalet nordique.

Dimension des fèces

Les 399 fèces ont chacune été scrupuleusement mesurées avant décorticage pour identification du régime alimentaire. Les longueurs obtenues varient de 1,2 cm à 7,5 cm et les largeurs de 0,2 cm à 0,6 cm pour une moyenne de 3,9 cm de longueur et de 0,3 cm largeur. Il n'a pas été noté de différence significative dans la taille des fèces selon la période ou le substrat de dépôt.

Spectre alimentaire

Les différents éléments constitutifs retrouvés dans les fèces (dents, poils, échantillons de plumes, chitine, restes de coquilles d'escargots, baies) ont permis de donner une relativement bonne image du spectre alimentaire de *Mustela erminea* sur le secteur d'étude. A noter que la quasi-totalité des fèces ne présentait qu'un seul type de proie (mais potentiellement plusieurs proies de même type, comme par exemple plusieurs petits campagnols). Ce sont donc 405 proies qui ont été identifiées au total.

Sans surprise, les micromammifères restent ultra-dominants avec 95 % des proies retrouvées (Figure 3). L'observation fine des dents et des poils a permis d'identifier la présence de petits



Restes de poils et d'incisives de campagnol.

(Campagnol des champs *Microtus arvalis*, Campagnol roussâtre *Myodes glareolus*) et de gros campagnols (Campagnol fouisseur *Arvicola scherman*) sans qu'il n'ait été possible de préciser finement la distribution respective de ces différentes espèces.

Les autres proies retrouvées dans les laissées sont, par ordre décroissant, des insectes (2 %), des baies (2 %), des oiseaux (0,75 %) et diverses proies (escargots) à hauteur de 0,25 %.

Saisonnalité alimentaire

Les micromammifères sont consommés en quantité toute l'année. Les oiseaux n'ont été retrouvés dans les fèces qu'en été et en automne (août à novembre 2014). Les insectes, quant à eux, ont été observés dans les laissées uniquement en période estivale (août et septembre 2014, juillet et septembre 2015). Enfin, les fèces n'ont contenu des baies qu'en été et en début d'automne (août à novembre 2014).

Proies retrouvées dans les fèces

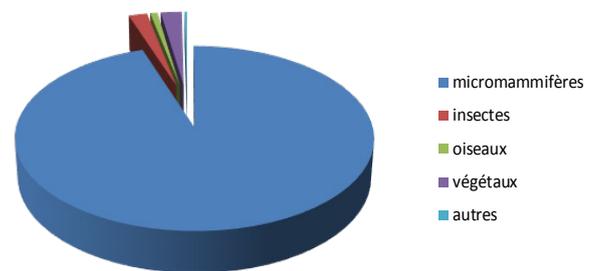


Figure 3.

Répartition des différents types de proies retrouvées dans les fèces.

Discussion et perspectives

Cette étude a permis de confirmer le choix prononcé de *Mustela erminea* pour les micromammifères de type campagnols. L'individu femelle considéré comme auteur principal des données récoltées sur le Jardin alpin du massif du Semnoz, ne dénote pas par rapport aux résultats d'autres études européennes basées elles-aussi sur l'analyse des fèces (ERLINGE, 1981, DEBROT, 1981), qui présentent l'Hermine comme un prédateur spécialiste.

Selon les saisons, l'Hermine semble compléter cependant son régime alimentaire par quelques proies

probablement capturées de façon opportuniste.

De manière plus novatrice, ces 15 mois de suivi ont permis d'acquiescer bon nombre de connaissances sur l'activité de marquage de l'Hermine. Ainsi il a été montré une réelle variation saisonnière dans l'activité de marquage, avec un pic en saison estivale et automnale et un creux en période hivernale et printanière. Néanmoins, même si les résultats observés semblent cohérents avec ce que l'on sait de l'espèce, l'incertitude concernant le nombre d'individus marqueurs ou susceptibles de marquer aux différentes périodes de suivi sur le secteur d'étude (femelle unique, femelle avec ses jeunes, femelle rejoint par un mâle...) est un paramètre qu'il convient de prendre en compte dans l'analyse de ces données.

De même, le choix et les préférences des lieux de dépôt des laissées ont pu être largement étayés par un relevé scrupuleux des 399 fèces déposées en quasi-totalité autour du bâtiment sous lequel gîte l'hermine femelle concernée, et sur des supports essentiellement minéraux. Une des hypothèses que l'on peut émettre est que la couleur claire des blocs, dalles, etc. permet probablement une meilleure mise en évidence visuelle des laissées que sur supports bois de couleur foncée. Le marquage préférentiel sur certains blocs surélevés laisse aussi penser que des fèces déposés plus en hauteur permettent une meilleure diffusion de leur odeur et, plus globalement, un bornage plus efficace.

Dans une optique de poursuite de cette étude et d'acquisition de données complémentaires permettant d'étayer et de valider les précédentes hypothèses, plusieurs actions pourraient être menées : piégeage photographique pour individualiser l'hermine ou les hermines

du site, pour préciser les jours et heures de marquage, pour mieux connaître l'utilisation du crottoir, etc.

D'autres études pourraient par ailleurs permettre d'aller plus loin et de préciser les résultats précédemment présentés : identification fine *ex situ* des proies contenues dans les fèces (inventaire précis des espèces animales et végétales consommées), mise en relation des proies retrouvées dans les fèces avec les cycles de pullulation de certaines d'entre elles (Campagnol fouisseur, Campagnol des champs), modification des supports de marquage en variant les couleurs, les formes, les hauteurs et les substrats, identification du territoire de l'hermine et étude de son évolution spatiale et saisonnière par un suivi pérenne et régulier du marquage, etc.

Enfin, des campagnes de piégeage des micromammifères sur le site pourraient permettre de préciser la liste des diverses espèces présentes et de souligner les espèces préférentiellement capturées et celles moins fréquemment prédatées (voire délaissées) par l'Hermine.



Remerciements

Je tiens à remercier Julie Warrillow et Lynne Hopkins pour la traduction du résumé en anglais.

Merci également à Jean-François

Desmet pour sa relecture attentive et pour ses jolis clichés d'hermines.

Enfin, merci à Bob Erome pour ses nombreux encouragements.



© Jean-François DESMET

Bibliographie

DELATTRE P. 1987. *Encyclopédie des carnivores de France. La Belette et l'Hermine.* SFEPM : 73 p.

HAINARD R. 1987. *Mammifères sauvages d'Europe. Insectivores-Cheiroptères-Carnivores.* Delachaux et Niestlé : 245-252.

Pour citer cet article :

GILLES, C. 2020. Etude du marquage territorial et du régime alimentaire de l'Hermine (*Mustela erminea*) par l'analyse de ses fèces.

Plume de Naturalistes 4 : 61-70

ISSN 2607-0510

Pour télécharger tous les articles de Plume de Naturalistes :

www.plume-de-naturalistes.fr

Les apports de la vidéo au ralenti pour l'étude des comportements en vol du Martinet noir (*Apus apus*) en période de reproduction

Partie 2 Les captures

Par **Jean-François CORNUET**
(jfc@jfcornuet.info)

Résumé

En 2017, 2018 et 2019, 111 matinées ont été consacrées à l'observation avec prises de vues au ralenti de martinets noirs (*Apus apus*) en vol au-dessus d'une petite colonie urbaine de la banlieue de Paris (station-reproduction). Après l'établissement d'un répertoire des comportements de toilette en vol dans la partie 1, la partie 2 expose les données concernant les captures en vol. En se basant sur l'ouverture et la fermeture très rapide du bec sur la proie, 1200 captures ont pu être identifiées sur 721 vidéos.

Le vol de chasse, filmé entre 10 et 30 m du sol a une trajectoire sinueuse où alternent de courts vols battus d'une durée moyenne de 1 s et de courts vols planés d'une durée moyenne de 1,4 s.

Par beau temps, chaud, sans vent, le Martinet noir chasse en passant en moyenne plus de temps en vol plané qu'en vol battu. Mais les proportions des deux types de vol peuvent varier



de manière très importante en fonction notamment des conditions météorologiques.

Nous avons défini arbitrairement :

- juste avant la capture, 3 types de vol (vol plané, vol battu « horizontal », vol battu ascendant) ;
- au moment de la capture, 2 positions de la tête (« rentrée » et « projetée ») ;
- juste après la capture, 3 types de vol (vol battu, vol plané, vol plané avec virage).

Ces 8 options déterminent 18 combinaisons qui sont toutes représentées dans des proportions variables, la plus fréquente étant : vol battu ascendant – capture avec la « tête projetée » – vol plané avec virage.

Les caractéristiques du vol battu ascendant ont été étudiées : déclenchement, trajectoire, durée moyenne, fréquence du battement des ailes... La capture elle-même a été détaillée : postures de la tête, postures du corps, captures en vol inversé, durées moyennes de l'ouverture (0,0214 s) et de la fermeture (0,0113 s) du bec...

Les 120 captures (10 % du total) où les proies sont visibles ont permis deux calculs : la vitesse moyenne de l'oiseau au moment de la capture (7,9 m/s) et la distance moyenne proie-oiseau (17 cm) quand ce dernier commence à ouvrir le bec.

Cinq vidéos montrent que, chez des individus âgés d'au moins un an, la sélection des proies peut se faire non seulement avant la capture par un renoncement au dernier instant mais aussi après la capture par un rejet immédiat de la proie.

Après la capture, l'oiseau conserve ou adopte un vol plané, souvent marqué par un virage le maintenant dans une zone de chasse potentiellement favorable aux captures.

Les vidéos comportant des enchaînements rapprochés de captures ont permis le calcul de la durée moyenne des intervalles entre 2 captures successives (3,00 s).

De la mi-juin à la fin juillet, 34 vidéos montrent des captures effectuées par des adultes nourrissant des poussins. Le transport dans la cavité buccale de la balle de nourriture (bolus) ne semble pas avoir un impact important sur les capacités de capture des martinets.

Des données collectées au printemps 2019 sur un site de stationnement migratoire pré-nuptial (station-migration) de martinets noirs en Bretagne ont été confrontées aux données de la station-reproduction urbaine.

Cette comparaison a fait ressortir l'impact du lieu d'étude, de la taille des proies disponibles ainsi que des conditions météorologiques locales sur les caractéristiques qualitatives et quantitatives des captures.

Enfin, comme pour le toilettage, une comparaison a pu être menée entre le Martinet noir et le Martinet à ventre blanc (*Tachymarptis melba*).

Malgré un faible échantillon de 28 captures et un contexte différent, il a été possible d'établir de nombreuses similitudes dans le mode de capture de ces deux espèces comme cela avait déjà été le cas pour le toilettage en vol. Les différences quantitatives ont été régulièrement corrélées à la différence des dimensions moyennes des deux oiseaux.

Introduction

Dans la conclusion de la partie 1 sur le toilettage, j'avais écrit : « Un prochain article présentera l'analyse des captures de proies en vol ainsi que des données nouvelles sur certains types de vols : vol en dièdre, vol inversé, vol en duo... » (CORNUET, 2019).

Après la description détaillée des divers comportements de toilettage, je pensais que l'étude des captures ne ferait que quelques pages. C'est pour cela que j'avais envisagé d'y ajouter l'étude des différents comportements en vol autres que les vols de chasse.

Au printemps 2019, après la publication de la première partie, j'ai poursuivi les prises de vue. Fin avril, début mai, j'ai eu l'opportunité de filmer en Bretagne des martinets en halte migratoire. Avec les 234 captures filmées dans cette station-migration, l'idée d'une comparaison entre les 2 stations m'a semblé pertinente.

En mai, juin et juillet, j'ai poursuivi les prises de vue dans la station-reproduction. Avec l'expérience acquise lors des deux années précédentes, j'ai essayé d'augmenter la durée des vidéos en cherchant à filmer plus longtemps un même individu. Fin juillet, après le départ en migration, je me suis aperçu que j'avais plus que doublé le nombre de clips de capture (**Tableau 2**) avec un bel échantillon de captures multiples.

Fin août, comme en 2018, j'ai réalisé quelques prises de vues complémentaires du Martinet à ventre blanc en altitude. Comme pour le toilettage en vol, avec 28 captures il devenait possible de comparer la chasse de ces 2 espèces proches.

C'est pourquoi la partie 2 va se limiter à l'analyse des 1200 captures de la station-reproduction, comparées aux 234 données de la station-migration et aux 28 de la

chasse du Martinet à ventre blanc.

Étudier l'alimentation d'un animal consiste à répondre à deux principales questions :

- que mange-t-il ?
- comment se procure-t-il sa nourriture ?

Le Martinet noir passe la plus grande partie de sa vie dans les airs. Après la sortie du nid, il va voler sans pratiquement jamais se poser jusqu'à ses premières tentatives de reproduction vers 3 ou 4 ans. Dès cet âge il ne se posera que pour se reproduire (en mai, juin, juillet sous nos latitudes) et passera le reste de l'année dans les airs (HEDENSTRÖM, 2016).

Comment dans ces conditions peut-on connaître le régime et les comportements alimentaires du Martinet noir ?

D. Lack fut l'un des premiers à étudier ses habitudes alimentaires à partir du milieu des années cinquante (LACK, 1956). Pour cela il utilisait l'analyse des balles de nourriture, ou bolus, apportées au nid par les adultes pour alimenter leurs poussins.

Il établit que le Martinet noir se nourrit exclusivement dans les airs en chassant uniquement des Arthropodes volant ou emportés par les courants aériens (plancton aérien).

Depuis ces travaux, de nombreux chercheurs ont publié des résultats de l'analyse de bolus dans différentes régions de l'aire de reproduction.

Parfois l'analyse des fientes des adultes reproducteurs complète celle des bolus (GORY, 2008).

Nous savons aujourd'hui que le Martinet noir se nourrit principalement d'insectes, et d'araignées dans une moindre mesure. Les proies sont excessivement variées puisqu'au moins 500 espèces d'insectes ont été identifiées (GLUTZ VON BLOTZHEIM, 1980). Ces proies sont en moyenne de petite taille (entre 2 et 10 mm, rarement plus).

Les proies capturées varient énormément selon :

- le lieu de leur capture (au-dessus d'une surface d'eau, d'une forêt, d'une garrigue...) (GORY, 2008) ;
- les conditions météorologiques ;
- les préférences individuelles...

Depuis le début de ces recherches, il a été admis que les proies identifiées dans les bolus apportés aux poussins constituaient également la base de la nourriture des adultes.

Ce choix est facile à comprendre : en raison de leur taille réduite, de la distance d'observation et de la vitesse des martinets en chasse il est impossible sauf situations exceptionnelles d'identifier directement les proies capturées en vol.

Ces travaux se poursuivent pour affiner la composition qualitative et quantitative du régime alimentaire du Martinet noir et découvrir par exemple les impacts probables de la réduction de la biodiversité et de la diminution des populations d'insectes en relation avec les changements climatiques, l'usage massif des pesticides et la pollution des villes où nichent les martinets.

Par contre les comportements alimentaires aériens du Martinet noir sont encore mal connus. C'est un oiseau qui ne peut pas être élevé en captivité, à l'exception des poussins. Après l'envol, toutes les proies sont capturées dans les airs jusqu'à la fin de sa vie.

La première méthode d'étude de la chasse du martinet est l'observation à l'œil nu ou à l'aide de jumelles. On peut suivre les trajectoires du vol de chasse, les écarts rapides vers le haut ou les côtés... (LACK, 1956)

Certaines captures sont suspectées mais leur déroulement est si rapide qu'il échappe à une description précise.

Les progrès des APN (Appareil Photographique Numérique) ont permis d'obtenir des images de captures mais jamais de séquences de plusieurs images d'une même capture. La raison est simple : l'acte de capture se mesurant en centièmes de seconde, il est impossible de le décomposer en images avec la fréquence de 10 à 20 im/s des APN les plus sophistiqués.

En 2015, E. de Margerie et des collègues mettent au point un dispositif de suivi en stéréo-vidéographie rotative (DE MARGERIE, 2015).

En 2016 et 2017, à Rennes, C. Pichot (PICHOT, 2017), sous la conduite d'E. de Margerie, va utiliser ce matériel pour enregistrer les trajectoires de martinets noirs en vol au-dessus d'une colonie de la ville de Rennes en Bretagne (France).

Dans son mémoire, C. Pichot décrit le dispositif (PICHOT, 2017).

Ce dispositif consiste en un appareil photo (Panasonic Lumix DMC-GH4, équipé d'un objectif de focale 200 mm) en mode vidéo, posé sur un trépied. L'image filmée est divisée en deux par un système de miroirs, ce qui donne une vision stéréoscopique de l'objet filmé et permet de calculer sa distance au dispositif. Une rotule (de type Théodolite) enregistre en continu (fréquence de 50 Hz) les angles d'azimut et d'inclinaison de la caméra par rapport au sol, grâce à une carte électronique (Arduino + DataLoggingShield). Les réglages d'exposition du dispositif sont le plus souvent une ouverture de f/11 pour avoir une grande profondeur de champ, un temps de pose de 1/1000 s à 1/1300 s pour figer le mouvement de l'animal, et une sensibilité de 800 à 1600 iso. Le format vidéo est de type 2K 30p 50M (1920 x 1080 px ; 29,97 images/s ; 50 Mbit/s = 6 Mégaoctets/s). La mise au point est faite à 150 m et est fixe pendant l'enregistrement.

D'un point de vue **qualitatif**, les enregistrements vidéo leur permettent d'établir un premier répertoire comportemental comprenant :

- 6 types de vols : battu, plané... ;
- 8 positions de la tête : rentrée, en haut, sur le dos...

Ces positions de la tête sont supposées correspondre souvent à des captures ou à des toilettages, sans que ceux-ci puissent être décrits avec précision.

D'un point de vue **quantitatif**, le dispositif permet :

- de tracer graphiquement la trajectoire 3D du martinet ;
- de calculer en continu les paramètres physiques (vitesse et accélération) de chaque type de vol.

Suite à ces recherches, deux articles sont publiés sur le vol de recherche alimentaire du Martinet noir.

Un premier article ([DE MARGERIE, 2018](#)) décrit les trajectoires 3D du vol de chasse et précise la notion de la stratégie VCS (Volume-Concentrated Search) chez les insectivores aériens.

Un deuxième article ([HEDRICH, 2018](#)) expose notamment l'aptitude des martinets à économiser leur énergie par l'utilisation optimale des courants aériens, comme les ascendances thermiques, de façon à user plus souvent du vol plané que du vol battu.

Tracer la trajectoire 3D et pouvoir connaître à chaque instant la vitesse et l'accélération

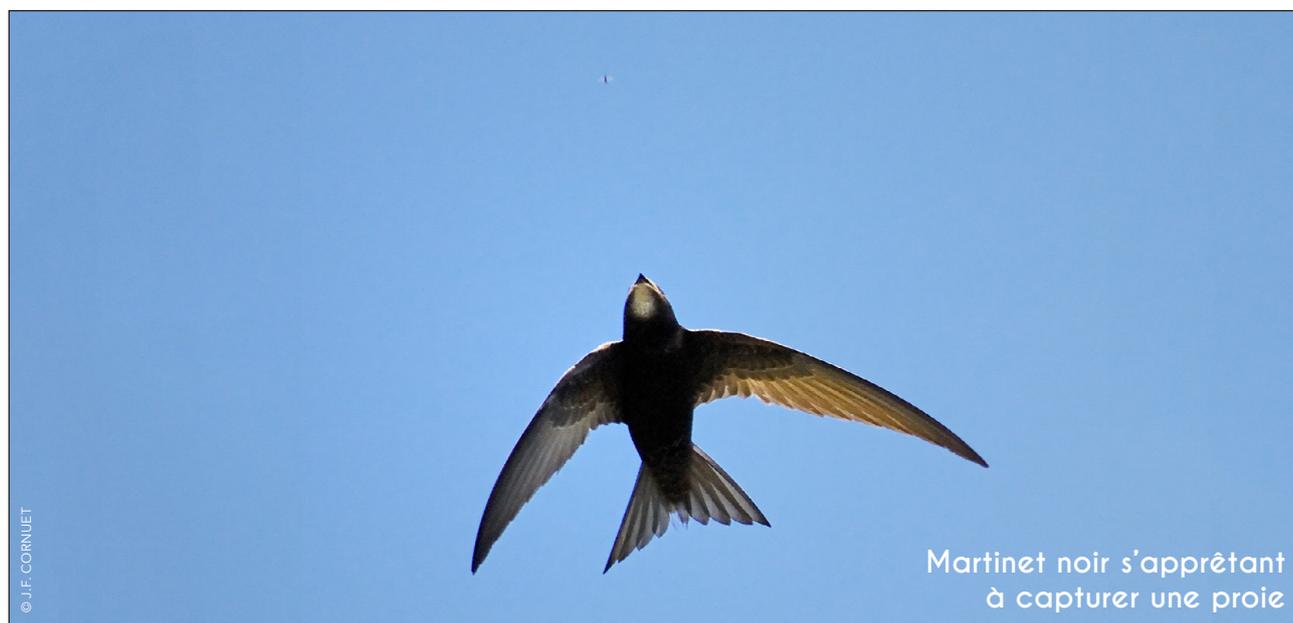
d'un oiseau directement dans la nature constitue un très gros progrès dans la connaissance du vol des oiseaux. C'est un complément indispensable aux mesures faites en laboratoire dans des tunnels de vols sur des spécimens morts ou en captivité.

Mais avec de petits oiseaux comme le Martinet noir, cette technique, pour l'instant, ne permet pas de décrire en détail les comportements aériens de captures du Martinet noir pour deux raisons principales.

La première raison est que la taille et la définition des détails de l'oiseau sur les vidéos sont insuffisantes : à 100 – 150 m de distance, même avec une focale résultante de 200 mm (équivalente à une focale d'environ 400 mm en FHD avec le capteur micro 4/3 du GH4), l'oiseau est trop petit pour identifier toutes les captures.

La deuxième raison est que la fréquence des images de la vidéo (29,97 im/s) est nettement insuffisante pour analyser des comportements de capture dont la durée se mesure en centièmes de seconde.

C'est pour cela que ma technique de prises de vue rapprochée à 180 im/s permettant la description des comportements et la mesure de certains paramètres me paraît complémentaire de la technique de suivi en stéréo-vidéographie rotative.



Méthodologie

Lieu et périodes de prise de vue

Les prises de vue ont toutes été réalisées à Bois-Colombes (Hauts-de-Seine, France) à partir du toit de mon pavillon en ouvrant un Velux™ dans le grenier à une hauteur d'environ 10 mètres au-dessus du sol. Elles se sont déroulées sur 111 jours répartis sur 2017, 2018 et 2019 (Tableaux 1 et 2) ; entre 6 h et 11 h du matin (en moyenne 4 h par matinée). Quatre à cinq couples de martinets noirs nichent sous les toits de certains pavillons et bâtiments de cités situés aux alentours. Les premiers individus sont observés régulièrement dans la dernière semaine d'avril ou la première semaine de mai. Il s'agit d'adultes nicheurs qui s'installent rapidement et discrètement dans leurs sites habituels de nidification. Les effectifs augmentent jusqu'à une

vingtaine d'individus à partir de la dernière décade du mois de mai avec l'arrivée progressive d'immaturs de 3^e, 2^e puis 1^{re} année. Non reproducteurs sauf exception, ils se mêlent aux adultes en cours de reproduction et prospectent des sites potentiels de nidification pour les prochaines années. Les effectifs de la colonie chutent brutalement entre le 15 et le 25 juillet en raison du départ en migration.

Matériel de prise de vue

J'ai utilisé un APN hybride, le Panasonic Lumix GH5 sur lequel j'ai monté un objectif Nikkor 4/300 AFS à l'aide d'une bague de conversion Novoflex. Avec un coefficient multiplicateur de 2, la focale équivalente en 35 mm est de 600 mm. Des prises de vue ont également été faites avec le

Tableau 1.
Calendrier des 111 jours de tournage (en vert) en 2017, 2018 et 2019

2017						2018						2019					
Mai		Juin		Juillet		Mai		Juin		Juillet		Mai		Juin		Juillet	
1	L	1	J	1	S	1	M	1	V	1	D	1	M	1	S	1	L
2	M	2	V	2	D	2	M	2	S	2	L	2	J	2	D	2	M
3	M	3	S	3	L	3	J	3	D	3	M	3	V	3	L	3	M
4	J	4	D	4	M	4	V	4	L	4	M	4	S	4	M	4	J
5	V	5	L	5	M	5	S	5	M	5	J	5	D	5	M	5	V
6	S	6	M	6	J	6	D	6	M	6	V	6	L	6	J	6	S
7	D	7	M	7	V	7	L	7	J	7	S	7	M	7	V	7	D
8	L	8	J	8	S	8	M	8	V	8	D	8	M	8	S	8	L
9	M	9	V	9	D	9	M	9	S	9	L	9	J	9	D	9	M
10	M	10	S	10	L	10	J	10	D	10	M	10	V	10	L	10	M
11	J	11	D	11	M	11	V	11	L	11	M	11	S	11	M	11	J
12	V	12	L	12	M	12	S	12	M	12	J	12	D	12	M	12	V
13	S	13	M	13	J	13	D	13	M	13	V	13	L	13	J	13	S
14	D	14	M	14	V	14	L	14	J	14	S	14	M	14	V	14	D
15	L	15	J	15	S	15	M	15	V	15	D	15	M	15	S	15	L
16	M	16	V	16	D	16	M	16	S	16	L	16	J	16	D	16	M
17	M	17	S	17	L	17	J	17	D	17	M	17	V	17	L	17	M
18	J	18	D	18	M	18	V	18	L	18	M	18	S	18	M	18	J
19	V	19	L	19	M	19	S	19	M	19	J	19	D	19	M	19	V
20	S	20	M	20	J	20	D	20	M	20	V	20	L	20	J	20	S
21	D	21	M	21	V	21	L	21	J	21	S	21	M	21	V	21	D
22	L	22	J	22	S	22	M	22	V	22	D	22	M	22	S	22	L
23	M	23	V	23	D	23	M	23	S	23	L	23	J	23	D	23	M
24	M	24	S	24	L	24	J	24	D	24	M	24	V	24	L	24	M
25	J	25	D	25	M	25	V	25	L	25	M	25	S	25	M	25	J
26	V	26	L	26	M	26	S	26	M	26	J	26	D	26	M	26	V
27	S	27	M	27	J	27	D	27	M	27	V	27	L	27	J	27	S
28	D	28	M	28	V	28	L	28	J	28	S	28	M	28	V	28	D
29	L	29	J	29	S	29	M	29	V	29	D	29	M	29	S	29	L
30	M	30	V	30	D	30	M	30	S	30	L	30	J	30	D	30	M
31	M			31	L	31	J			31	M	31	V			31	M

Tableau 2.
Répartition des vidéos de captures en 2017, 2018 et 2019

	2017	2018	2019	TOTAL
Nombre de matinées de tournage	33	32	46	111
Nombre total de clips traités et analysés	540	845	1038	2433
Nombre de clips montrant une ou plusieurs captures	177	169	375	721
Nombre de captures analysées	255	215	730	1200

téléconvertisseur TC14 (x 1,4) associé au 4/300 ; la focale équivalente en 35 mm est alors de 840 mm.

Les réglages du GH5 sont les suivants :

- Mode d'exposition : M.
- Format d'enregistrement : MOV.
- Qualité d'enregistrement FHD 8bits 100M 30p.
- Cadence variable : 180 im/s.
- Stabilisation du boîtier : focale 300 mm.
- Sensibilité : 400 isos.
- Style photo mode DCINÉ ou Cinelike D
 - Contraste : - 5
 - Netteté : - 5
 - Réduction du bruit : 0
 - Saturation : - 5
 - Teinte : 0
- L'optique est généralement fermée à f8.
- La vitesse varie selon la luminosité entre 1/400^e et 1/2000^e.
- Sur ciel clair, je surexpose pour que le martinet ne soit pas qu'une silhouette noire sur un ciel blanc.

Le viseur des appareils hybrides est électronique. La mise au point manuelle est facilitée par le Focus Peaking, fonction qui affiche dans le viseur un liseré de couleur vive sur les contours des objets se trouvant dans le plan de netteté.

Pour la mise au point manuelle sur ciel bleu, j'ai opté pour un affichage monochrome avec un Focus Peaking de couleur jaune d'or. Ainsi je sais que l'oiseau sera net quand, sur le fond gris clair du ciel en monochrome, le corps sombre du martinet en vol est délimité par un liseré jaune d'or.

La cadence variable de 180 im/s est-elle suffisante pour filmer correctement les comportements alimentaires du Martinet noir en vol ?

La cadence maximale sur le GH5 est de 180 im/s. La vidéo en lecture à 30 im/s montre un ralenti de 6 fois. Ce ralenti convient pour la plupart des oiseaux en

vol. Par contre pour le Martinet noir c'est à peine suffisant car l'oiseau n'est pas très grand (42 à 48 cm d'envergure), son vol est rapide avec des changements brusques de direction et de vives accélérations. J'obtiens un meilleur confort de lecture et par suite une analyse plus précise des captures en leur appliquant un ralentissement logiciel de 50 %. Dans le logiciel de montage, le ralenti est produit par interpolation avec la création d'images intermédiaires avec le plugin Twixtor. Pour le Martinet noir, le meilleur compromis serait de filmer avec une cadence variable de 360 im/s. Des caméras spécialisées (Photron, Phantom...) sont capables de telles performances et même bien au-delà. Hormis leurs prix sans commune mesure avec celui d'un GH5, elles ne conviendraient pas au suivi d'un martinet en vol en raison de leur ergonomie. Dépourvues de viseur électronique, elles ne permettent pas par exemple le suivi (cadrage et mise au point) d'un martinet noir en vol.

Quelles informations supplémentaires apporte le ralenti à 180 im/s par rapport à la photographie ?

Prenons l'exemple des 3 photographies pages 71, 75 et 78. On voit un martinet noir en vol le bec ouvert s'apprêtant à capturer un insecte volant à quelques centimètres devant lui.

Ce sont des documents rares mais pas exceptionnels. Pour avoir pris quelques milliers de photographies de martinets noirs en chasse, je suis arrivé à saisir quelques images bien nettes d'une telle action. Mais avec un appareil photo doté d'une bonne cadence de prise de vue (12 im/s) je n'ai jamais vu ni obtenu une séquence d'images montrant ce qui se passe juste avant et juste après le cliché. Or ce genre d'image peut servir de support à une mauvaise interprétation du mode de chasse du Martinet noir. J'ai ainsi été fort surpris de

lire sur des sites ornithologiques en ligne de bonne réputation que le Martinet chassait en volant le bec ouvert ! Affirmation fausse et étonnante en 2020, sachant que depuis des décennies le problème avait été tranché par d'éminents ornithologues (LACK, 1956 ; GÉROUDET, 1980 ; MAYAUD 1936...). Sur les centaines de captures que j'ai pu filmer au ralenti, on voit que la durée d'ouverture/fermeture du bec est si courte qu'elle se mesure en centièmes de seconde. La vidéo au ralenti apporte donc la preuve formelle que le Martinet noir en chasse garde le bec fermé entre chaque capture.

Technique de prise de vue

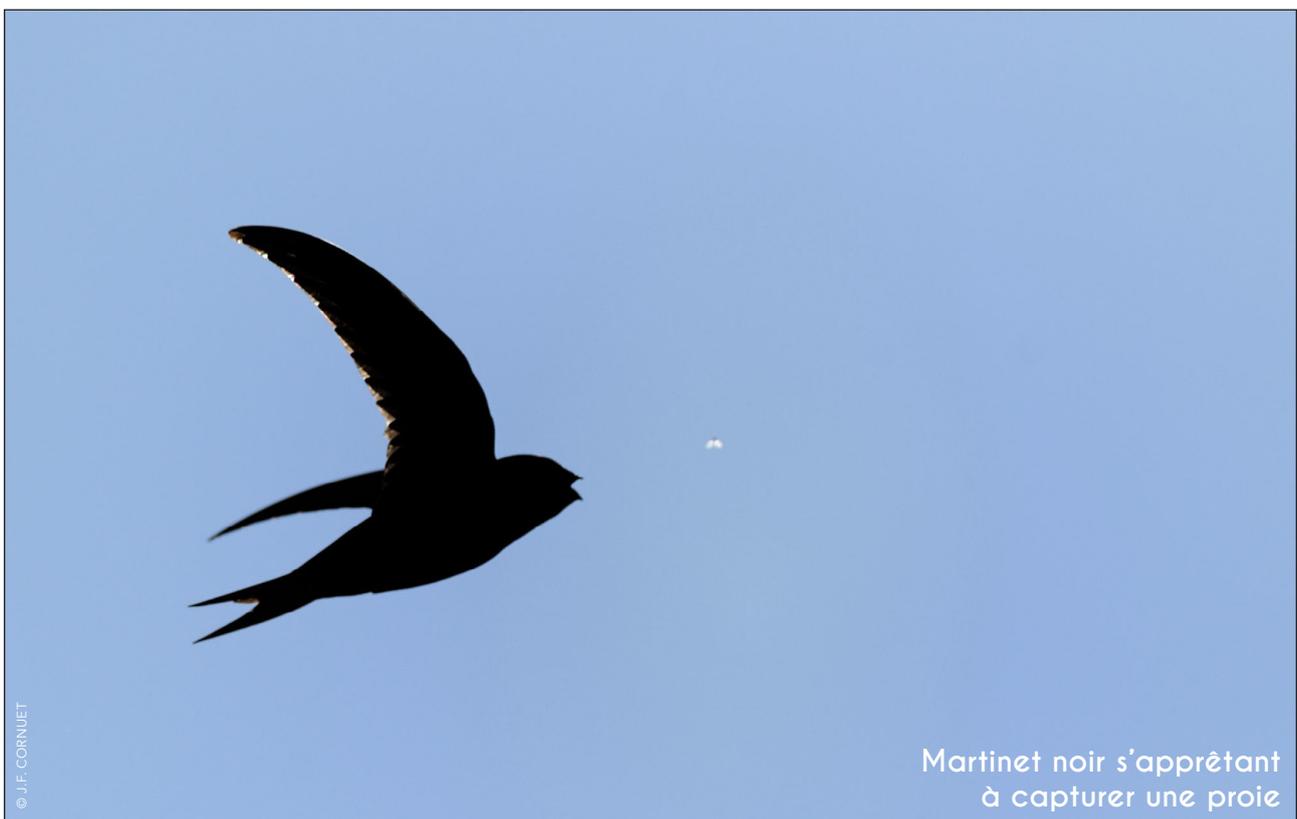
Le Martinet noir se déplace vite dans le ciel, en moyenne à 10 m/s (36 km/h) au printemps sur le site de nidification. Le suivi de l'oiseau ne peut pas être effectué avec l'appareil fixé sur un trépied équipé d'une rotule fluide. Il faut travailler à main levée comme en photo, debout et bien stable sur ses jambes pour être réactif et

efficace dans les mouvements de suivi.

J'ai pratiqué la photo du Martinet noir en vol entre 2007 et 2012. J'ai toujours travaillé avec le même objectif Nikkor 4/300 AFS en autofocus avec un Nikon D2X puis Nikon D3. Quand l'autofocus « accroche » l'oiseau, une rafale à 5 ou 10 im/s permet avec l'habitude d'obtenir des images bien nettes.

En vidéo à 180 im/s, aucun système autofocus actuel n'est capable d'ajuster en continu la mise au point sur un sujet aux déplacements aussi rapides. D'ailleurs l'autofocus est automatiquement désactivé sur le GH5 quand il est réglé en cadence variable pour le ralenti.

Pour un bon ajustement de la netteté, il faut un objectif avec une bague de mise au point souple et précise. La situation la plus délicate à gérer est celle où l'oiseau arrive de face vers l'opérateur car il faut à la fois garder l'oiseau dans le cadre et ajuster la mise au point en continu au fur et à mesure que l'oiseau s'approche de l'appareil.



Traitement des vidéos

Le traitement des vidéos (colorimétrie, netteté) ainsi que l'analyse et le comptage des images ont été faits dans le logiciel de montage Final Cut Pro X™ d'Apple, en affichant le temps en images. Avec le logiciel Compressor™ d'Apple, une exportation en une séquence d'images TIFF a facilité la production des images descriptives des comportements illustrant cet article.

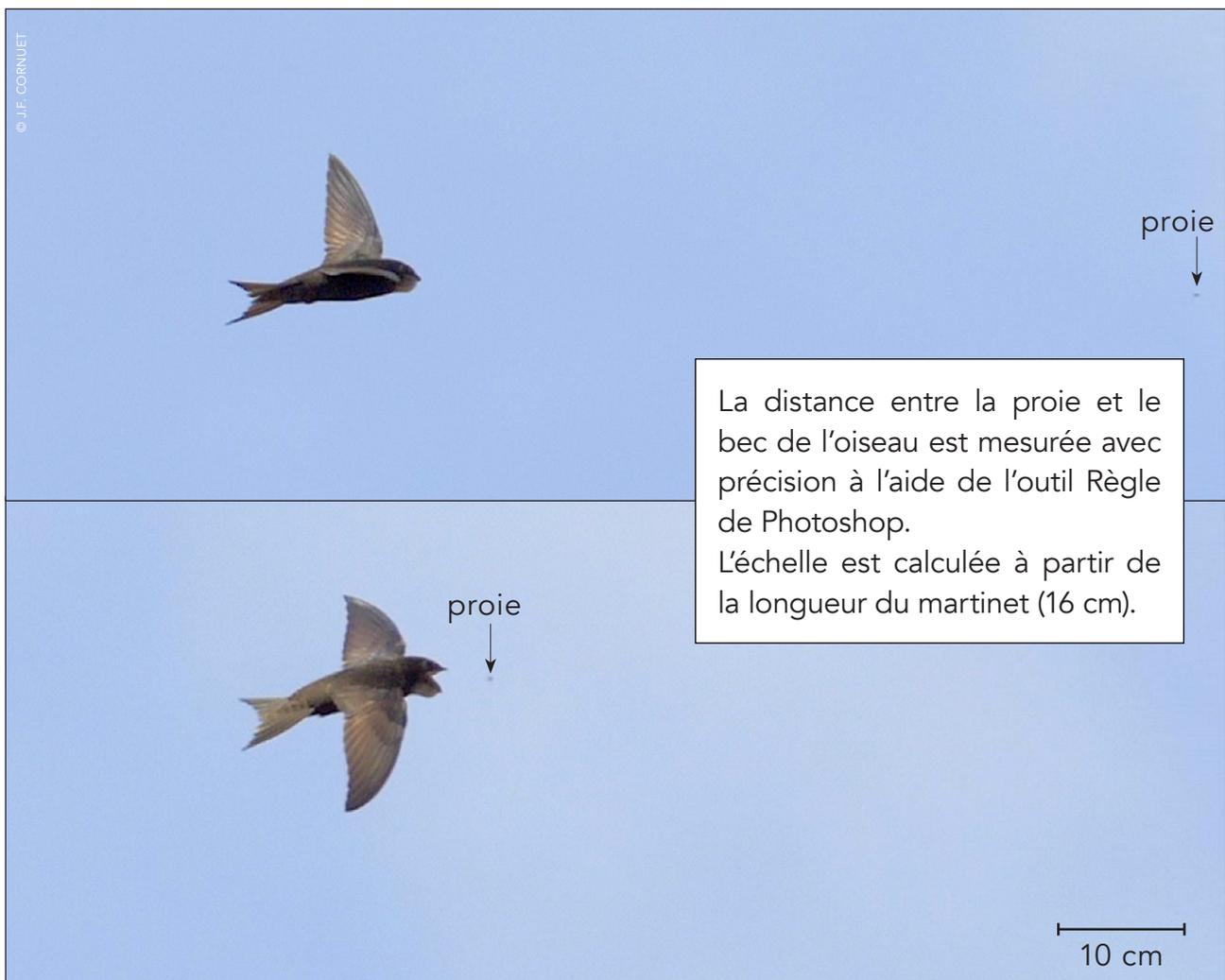
Analyse des vidéos

Elle s'est faite principalement dans le logiciel de montage FCPX où les marqueurs ont été bien utiles pour les calculs à l'image près des durées (ouverture-fermeture du bec, vol plané-vol battu...).

Sur les vidéos originales non ralenties en post-production, la durée des comportements et, pour certains vols, la fréquence des battements des ailes ont été calculées, en se basant sur la durée d'une image ($1/180$ s) : par exemple un comportement qui se déroule sur 240 images dure $240/180 = 1,33$ s.

L'outil Règle d'Adobe Photoshop™ a servi à des mesures de distances sur des captures d'écran de vidéos où les proies étaient visibles dans les instants précédents la capture. De cette manière, il a été possible de calculer :

- la vitesse moyenne à laquelle le martinet a parcouru les derniers décimètres le séparant de sa proie ;
- la distance proie-oiseau quand le martinet commence à ouvrir le bec.



Comparaison entre 2 stations

Fin avril - début mai 2019, j'ai filmé des martinets noirs en halte migratoire chassant au-dessus de marais côtiers en baie d'Audierne (Tréogat, Finistère, France).

Il m'a semblé intéressant de comparer les stratégies alimentaires de ces oiseaux sur les 2 stations :

- station-migration en Bretagne ;
- station-reproduction en Île-de-France.

Comparaison avec le Martinet à ventre blanc

Au mois d'août, en 2018 et 2019, près du sommet de la Bourgeoise (Samoëns, Haute-Savoie, France), à l'altitude de 1760 m, j'ai filmé des groupes de Martinets à ventre blanc (*Tachymarptis melba*) chassant au-dessus de crêtes herbeuses. J'ai pu saisir au ralenti 28 captures présentant de nombreuses similitudes avec celles observées chez le Martinet noir.



1. Le vol de chasse

Étant donné la faible taille de ses proies, le Martinet noir consacre une partie importante de son temps de vol diurne à chasser. Cette activité s'accroît s'il s'agit d'un adulte devant nourrir des poussins et qui doit dans le même temps subvenir à ses propres besoins alimentaires.

Dans le site étudié, me trouvant à 10 m au-dessus du sol j'ai pu filmer de nombreux vols de chasse, c'est-à-dire avec captures effectives, dans une zone aérienne comprises entre 10 et 30 m d'altitude.

Le vol de chasse, à proximité d'une colonie, a été décrit (DE MARGERIE, 2018). Il s'agit d'un vol tortueux à la trajectoire sinueuse où l'oiseau enchaîne des captures en décrivant des boucles avec de nombreux virages.

Sur mes vidéos, l'identification des captures a été faite par l'ouverture et fermeture du bec, souvent associées à :

- des changements dans le vol ;
- des postures particulières du corps de l'oiseau ;
- des projections de la tête.

Sur les 1200 captures identifiées et étudiées avec les critères ci-dessus, la proie est visible sur 120 (10 %) d'entre elles. Ces dernières sont toutes réussies. Le Martinet noir est donc un chasseur très efficace et les critères utilisés paraissent valides pour identifier toutes les captures. Pour caractériser le vol de chasse, j'ai

retenu 52 vidéos comprenant de 4 à 15 captures successives. Il s'agit donc bien de martinets en pleine chasse active.

Ces 52 vidéos représentent un temps réel cumulé de 16 min et 20 s avec 332 captures identifiées.

Durant tous ses déplacements aériens, le Martinet noir alterne deux vols : le vol battu et le vol plané.

1.A. Le vol battu

Le vol battu est un vol actif avec portance et propulsion comprenant un cycle complet de battements d'ailes, les deux ailes battant de manière synchrone (PICHOT, 2017). L'amplitude et la fréquence des battements sont variables selon les besoins de l'oiseau.

Sur les 52 vidéos retenues, 455 périodes de vol battu ont été repérées. La durée moyenne d'une période de vol battu est de 1,0 s. Sur ces 455 périodes, seules 14 (2,1 %) ont une durée supérieure à 3 s avec une valeur maximale de 10,2 s.

1.B. Le vol plané

Le vol plané est un vol passif sans propulsion où les 2 ailes sont tendues à hauteur du corps de manière plus ou moins symétrique (PICHOT, 2017). Selon l'angle que forment les ailes avec le plan transversal, l'envergure est plus ou moins importante.



Sur les 52 vidéos retenues, 402 périodes de vol plané ont été repérées. La durée moyenne d'une période de vol plané est de 1,4 s. Sur ces 402 périodes, seules 34 (8,5 %) ont une durée supérieure à 3 s avec une valeur maximale de 12,5 s.

1.C. La répartition vol plané et vol battu

En considérant les 52 vidéos comme un seul ensemble de 16 min et 20 s, les martinets en chasse passent :

- 53 % du temps en vol plané ;
- 47 % du temps en vol battu.

Cet équilibre relatif apparent entre les deux types de vol est trompeur.

Si on compare les pourcentages des deux types de vol dans chacune des 52 vidéos :

- 1/3 des vidéos montre une dominance (60 à 90 %) du vol plané sur le vol battu ;
- 1/3 des vidéos se rapproche de l'équilibre plané-battu (40 à 60 %) ;
- 1/3 des vidéos montre une dominance (60 à 90 %) du vol battu sur le vol plané.

Une des explications possibles de ces différences doit être recherchée dans les conditions météorologiques du jour et de l'heure de la prise de vue : la température de l'air, la force du vent, l'ensoleillement et la couverture nuageuse conditionnant l'abondance et l'intensité des courants aériens et plus particulièrement des ascendances thermiques...

Prenons comme exemple la matinée du 9 juin 2019. Elle a été particulièrement favorable pour la prise de vue puisque 12 des 52 vidéos ont été tournées ce jour-là, totalisant 81 captures.

Sur 11 de ces 12 vidéos le vol battu domine largement le vol plané. Or le 9 juin 2019, le ciel est couvert toute la matinée et les températures resteront fraîches pour un mois de juin (entre 12°C à 06 h 00 et 17°C à 11 h 00).

Ce sont des conditions peu propices à la naissance d'ascendances thermiques favorisant le vol plané.

Bilan

Le vol de chasse avec captures du Martinet noir par beau temps, sans vent, au-dessus d'une petite colonie urbaine, entre 6 h 00 et 11 h 00 est constitué de l'alternance de courts vols battus (durée moyenne de 1,0 s) et de courts vols planés (durée moyenne 1,4 s). D'un vol de chasse à un autre, les proportions respectives des périodes de vol plané et de vol battu peuvent varier de manière très importante en fonction :

- de la température ;
- des mouvements des masses d'air ;
- de la disponibilité des proies ;
- des besoins alimentaires du moment (alimentation ou non des poussins) ...

Discussion

Les muscles du vol assurant les mouvements des ailes du vol battu consomment plus d'énergie que les muscles impliqués dans le maintien des ailes étalées du vol plané (TOBALSKE, 2007 ; NORBERG, 1996).

Si un oiseau veut réduire sa dépense énergétique, il a donc intérêt à privilégier le vol plané par rapport au vol battu.

Avec le suivi en stéréo-vidéographie rotative, au-dessus d'une grosse colonie de reproduction (HEDRICH, 2018), il est ressorti que les martinets :

- ne passaient que 25 % de leur temps en vol battu ;
- consacraient la majorité de leur temps (71 %) au vol plané au cours duquel ils savaient extraire suffisamment d'énergie environnementale (ascendances thermiques...) pour payer le coût du vol pendant la recherche de nourriture.

2. Les vols, trajectoires et postures

Lorsque le Martinet noir explore une zone de chasse, deux situations principales se présentent :

- situation 1 : la trajectoire de la proie coïncide avec celle du martinet ;
- situation 2 : la trajectoire de la proie diffère de celle du martinet.

Dans la situation 1, l'oiseau peut conserver sa trajectoire et son type de vol (plané ou battu). Seules l'ouverture et la fermeture du bec signalent alors la capture. Ce sont les captures les plus discrètes et donc les plus difficiles à repérer sur une vidéo. Heureusement dans un certain nombre de cas, l'oiseau accompagne l'ouverture/fermeture du bec d'un mouvement de projection de la tête vers la proie.

Dans la situation 2, l'oiseau modifie sa trajectoire et souvent son type de vol pour atteindre la proie.

Chaque capture est donc une suite d'actions où 3 temps sont distingués : avant la capture, la capture elle-même et après la capture.

2.A. Les vols et trajectoires juste avant la capture

Juste avant la capture, l'oiseau peut être soit en vol plané soit en vol battu avec une trajectoire sensiblement « horizontale ».

Mais dans 44 % des captures, l'oiseau change soudainement de comportement : d'un vol battu ascendant, il s'élève pour capturer une proie.

Avant la capture, on peut donc définir arbitrairement trois types de vol :

- vol plané ;
- vol battu « horizontal » ;
- vol battu ascendant.

2.B. Les postures au moment de la capture

Deux postures peuvent être distinguées à l'instant même de la capture :

- posture 1 : l'oiseau garde la tête dans sa position habituelle (« tête rentrée ») ;
- posture 2 : l'oiseau fait un mouvement d'extension du cou en projetant la tête vers la proie, avec le bec grand ouvert (« tête projetée »).

Cette projection de la tête peut se faire vers l'avant, le haut, le bas ou les côtés. Elle peut être accompagnée ou non d'une contorsion de l'ensemble du corps de l'oiseau.

Au moment de la capture, on considère deux postures de la tête :

- tête « rentrée » ;
- tête « projetée ».

2.C. Les vols et trajectoires juste après la capture

Juste après la capture, l'oiseau peut rester ou passer en vol plané ou en vol battu.

Mais dans plus d'un tiers des captures, l'oiseau change de trajectoire en effectuant un virage en vol plané à l'allure particulière.

Après la capture, on peut donc définir arbitrairement trois types de vol :

- vol battu ;
- vol plané ;
- vol plané avec virage.

Le **Tableau 3** présente les 18 combinaisons possibles avec ces 8 options, classées en fonction du nombre décroissant des captures.

Tableau 3.

Les 18 combinaisons des 8 types de vol et de postures avant, pendant et après la capture

Vol avant capture - Tête Vol après capture	Nombre de captures	Pourcentage
1. Vol battu ascendant - Tête « projetée » Vol plané avec virage	279	23,25 %
2. Vol battu « horizontal » - Tête « projetée » Vol battu	220	18,33 %
3. Vol battu ascendant - Tête « projetée » Vol battu	181	15,08 %
4. Vol battu « horizontal » - Tête « rentrée » Vol battu	123	10,25 %
5. Vol plané - Tête « projetée » Vol plané	87	7,25 %
6. Vol battu « horizontal » - Tête « projetée » Vol plané	42	3,50 %
7. Vol plané - Tête « rentrée » Vol plané	40	3,33 %
8. Vol plané - Tête « projetée » Vol plané avec virage	35	2,92 %
9. Vol plané - Tête « projetée » Vol battu	32	2,66 %
10. Vol battu « horizontal » - Tête « projetée » Vol plané avec virage	32	2,66 %
11. Vol battu ascendant - Tête « projetée » Vol plané	31	2,58 %
12. Vol battu ascendant - Tête « rentrée » Vol battu	21	1,75 %
13. Vol battu « horizontal » - Tête « rentrée » Vol plané avec virage	16	1,33 %
14. Vol battu « horizontal » - Tête « rentrée » Vol plané	16	1,33 %
15. Vol plané - Tête « rentrée » Vol plané avec virage	15	1,25 %
16. Vol plané - Tête « rentrée » Vol battu	15	1,25 %
17. Vol battu ascendant - Tête « rentrée » Vol plané avec virage	11	0,92 %
18. Vol battu ascendant - Tête « rentrée » Vol plané	4	0,33 %
Total des captures	1200	100 %

Juste avant la capture :

- 81 % des oiseaux sont en vol battu dont 54 % en vol battu ascendant ;
- 19 % sont en vol plané.

Au moment de la capture :

- 78 % des captures se font avec une projection de la tête ;

- 22 % des captures se font sans projection de la tête.

Juste après la capture

- 50 % des oiseaux sont en vol plané dont 64 % en vol plané avec virage ;
- 50 % sont en vol battu.

3. Les vols, trajectoires et postures juste avant la capture

3.A. Capture après un vol battu ascendant

Dans 527 captures (43,9 %) l'oiseau happe sa proie après un vol particulier : le **vol battu ascendant**. L'objectif de ce vol est d'atteindre une proie dont la trajectoire se situe au-dessus de celle du martinet.

3.A.1. Le déclenchement du vol battu ascendant

Si l'oiseau est en vol plané, le déclenchement du vol battu ascendant se repère facilement par la mise en mouvement des ailes.

Si l'oiseau est en vol battu, le déclenchement du vol battu ascendant se repère à des signes plus discrets : trajectoire ascendante, battements particuliers des ailes avec une amplitude et une fréquence

différentes... L'étalement des rectrices de la queue est généralement visible dès le début de l'ascension.

Le début du vol battu ascendant est aussi marqué par la tension visible de l'oiseau qui ne semble pas quitter la proie du regard.

3.A.2. La trajectoire du vol battu ascendant

La trajectoire est ascendante avec un gain d'altitude de quelques mètres. La capture marque le sommet de cette trajectoire qui peut décroître plus ou moins selon les efforts déployés par l'oiseau et le type de vol qui suit la capture (plané ou battu). On doit donc avoir dans un certain nombre de cas une trajectoire en cloche (**Figure 1**).

3.A.3. La durée moyenne du vol battu ascendant

Sur les 527 captures précédées d'un vol battu ascendant, un échantillon de 175 vols ascendants a été choisi avec comme critère principal un nombre minimum de 5 cycles complets de battements des ailes.

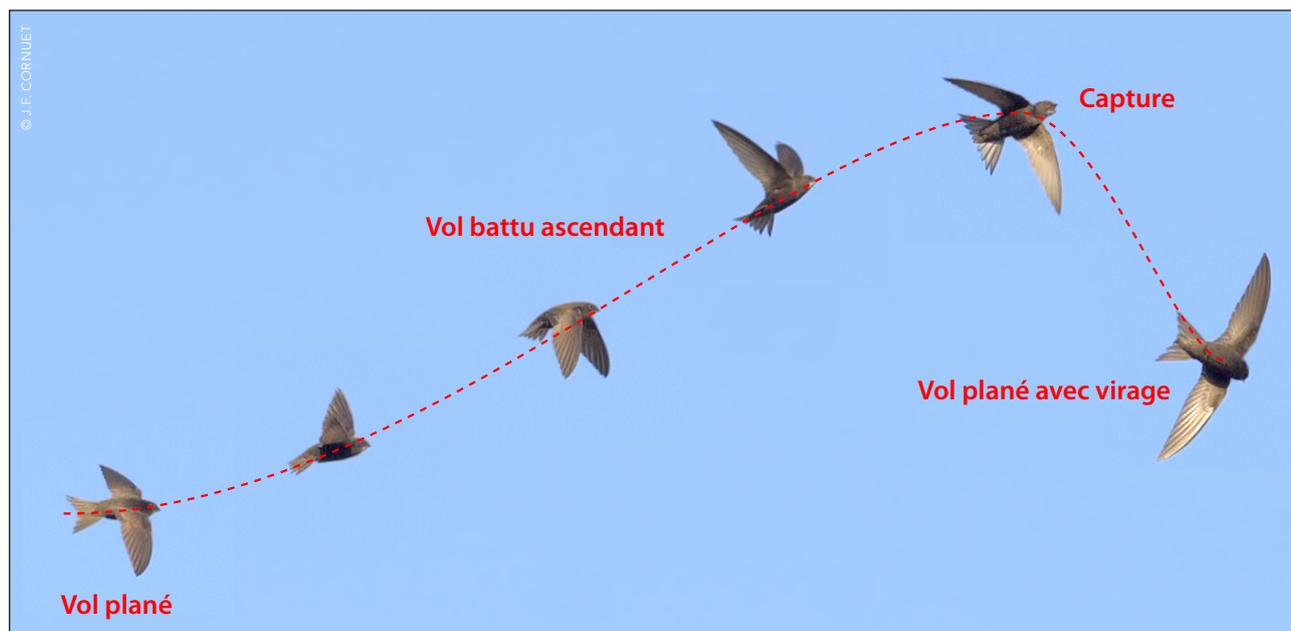


Figure 1.

Vol battu ascendant – Tête « projetée » – Vol plané avec virage

Vidéo



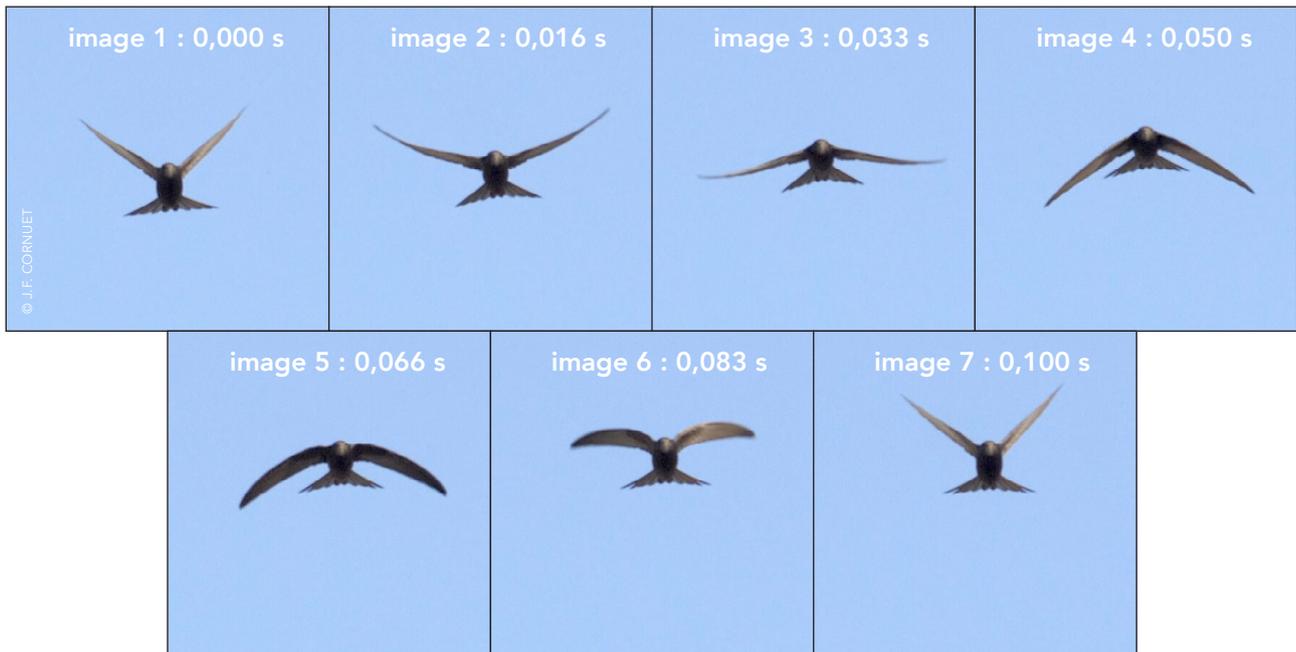


Figure 2.

Vol battu ascendant vu de face : ici un cycle complet est effectué en 0,100 s (fréquence = 10 Hz)

Vidéo



Avec cet échantillon de 175 vols battus ascendants :

- la durée minimale est de 0,388 s ;
- la durée moyenne est de 0,780 s ;
- la durée maximale est de 1,513 s.

3.A.4. La fréquence des battements des ailes du vol battu ascendant

Les battements des ailes servent à élever rapidement l'oiseau de façon à atteindre la proie (Figure 2).

Sur l'échantillon de 175 vols battus ascendants :

- la fréquence minimale est 6,0 Hz (6 cycles complets en 0,994 s) ;
- la fréquence moyenne est de 9,4 Hz ;
- la fréquence maximale est de 13,2 Hz (14 cycles en 1,061 s).

Selon les circonstances, l'amplitude des battements est plus ou moins forte. La queue est à chaque fois bien déployée. Or l'étalement des rectrices de la queue sert d'ordinaire à augmenter la portance et marque plutôt un ralentissement et une stabilisation. On peut donc admettre

qu'au cours du vol battu ascendant le Martinet noir cherche un compromis entre la rapidité et la précision de sa trajectoire pour croiser celle de la proie au bon moment et au bon endroit.

Si on compare la fréquence moyenne du vol battu ascendant (9,4 Hz) à la fréquence moyenne (7,8 Hz) du vol battu d'exploration ($n = 100$), elle lui est supérieure d'environ 20 %.

3.A.5. La détection de la proie

Le début du vol battu ascendant peut être considéré comme l'instant où le martinet détecte la proie. Puisqu'on connaît la durée, pour calculer la distance parcourue pendant ce vol battu ascendant, il faudrait pouvoir mesurer la vitesse du martinet.

Cette distance correspondrait à la distance de détection de la proie. Selon la taille de la proie il serait alors possible de discuter des capacités visuelles du Martinet noir.

3.A.6. La comparaison des vols ascendants dans les toilettes et les captures

À la page 11 de la partie 1 de l'article consacrée au toilettage, un vol en cloche a déjà été décrit (CORNUET, 2019). Comparons les deux comportements (Figure 3).

Les deux trajectoires ont une forme en cloche dissymétrique avec une partie ascendante et une partie descendante, mais les deux vols se différencient par :

- la finalité et le déclenchement du vol ;
- la dissymétrie des trajectoires ;
- le type de vol.

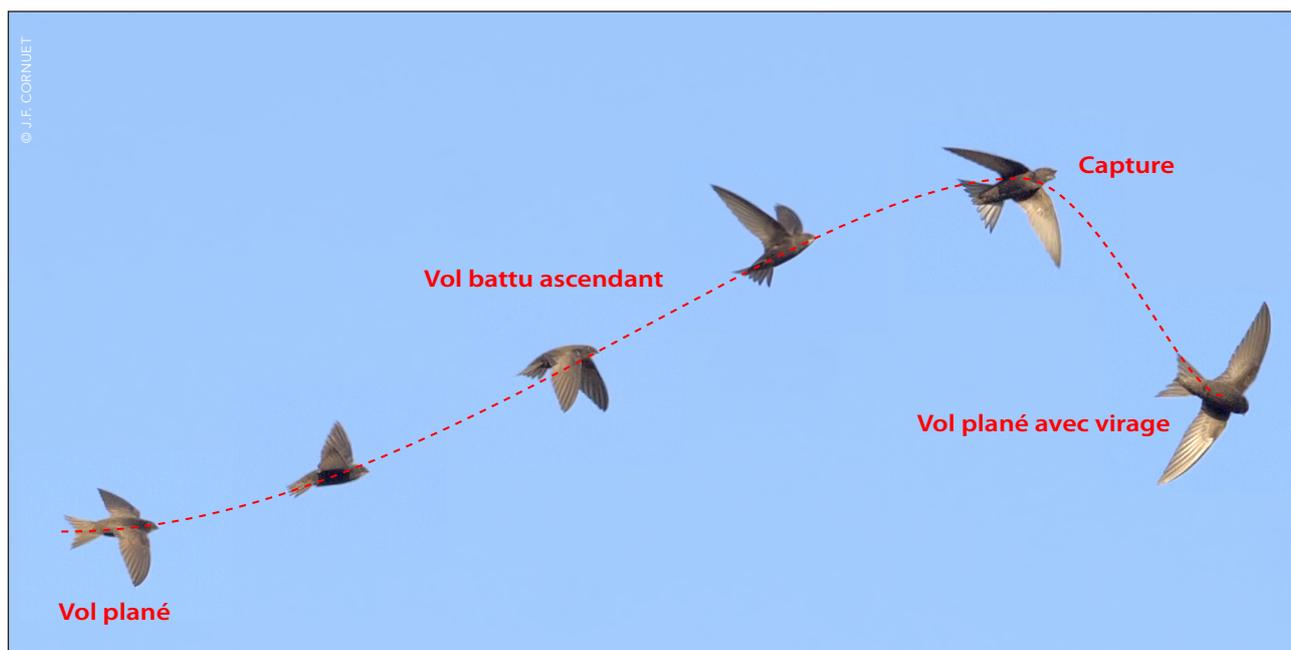
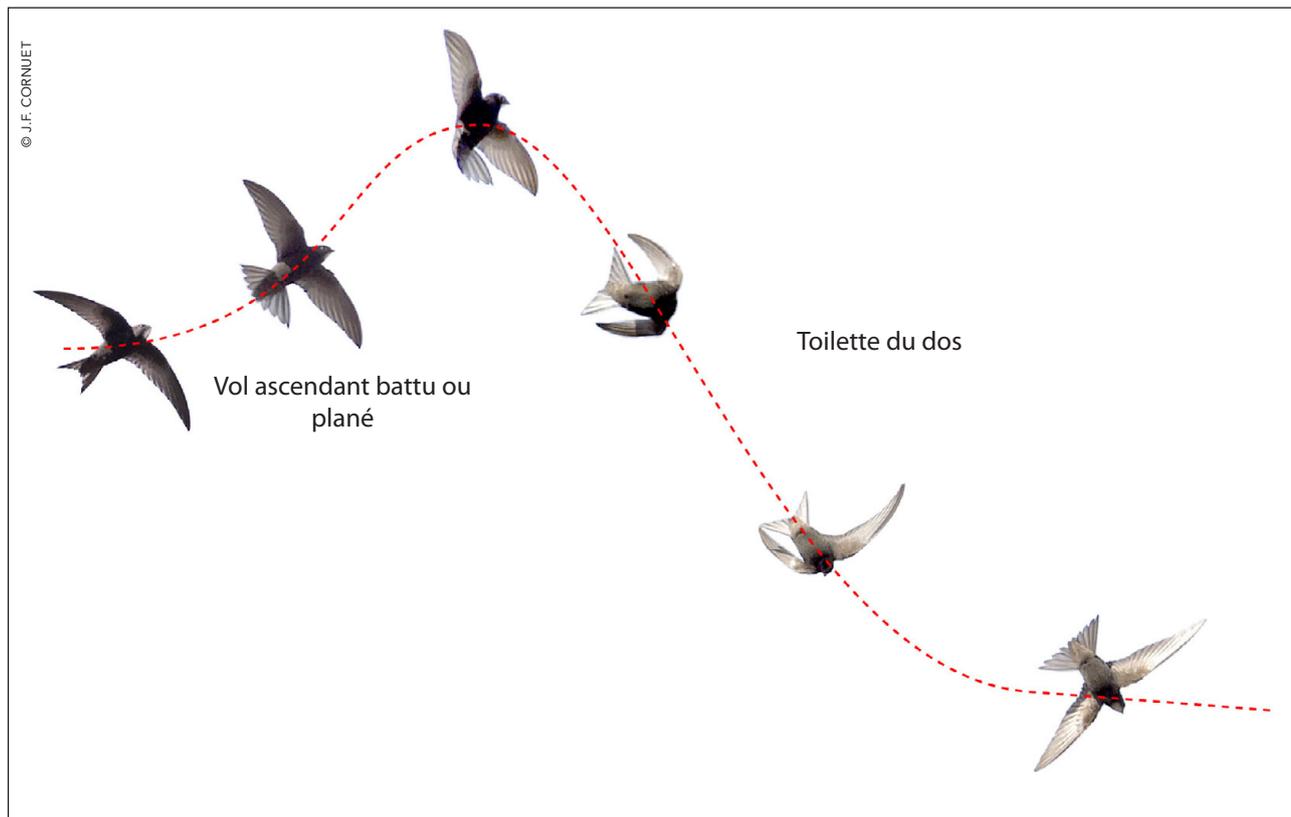


Figure 3.

Comparaison des vols ascendants dans les toilettes (haut) et les captures (bas)

3.A.6.1. La finalité et le déclenchement du comportement

Toilette : nous avons vu que les toilettes en vol s'accompagnent toujours d'une perte d'altitude plus ou moins importante. La partie ascendante apparaît alors comme une compensation prévisionnelle destinée à limiter en partie la perte d'altitude. Le déclenchement de ce comportement est :

- soit interne et correspond à un impératif hygiénique pour maintenir le plumage en bon état ;
- soit externe (parasites...).

En situation sociale, il est possible qu'il soit déclenché par contagion/imitation d'autres individus se toilettant (GARINO, 1998).

Capture : le vol battu ascendant est destiné à la capture d'une proie. Son déclenchement est à la fois interne (faim ou nécessité de nourrir des poussins) et externe (détection visuelle de la proie).

3.A.6.2. La dissymétrie des trajectoires

Toilette : la phase ascendante de durée moyenne 0,89 s ($n = 59$) est suivie d'une phase descendante plus longue dont la durée dépend du type de toilette (voir partie 1) avec une perte d'altitude bien visible.

Capture : la phase ascendante de durée moyenne 0,78 s ($n = 175$) est suivie d'une phase descendante très brève selon le type de vol adopté après la capture (plané ou battu) avec une perte d'altitude faible à nulle.

3.A.6.3. Le type de vol

Toilette : la phase ascendante peut se faire tout autant en vol plané qu'en vol battu avec une fréquence de 7,5 Hz ($n = 28$).

Dans les 2 cas, l'oiseau peut marquer un très court temps d'arrêt au tout début de sa toilette. Remarquons que pour s'élever en vol plané, l'oiseau doit vraisemblablement utiliser une ascendance (thermique ou autre) ou un vent contraire.

Capture : le vol battu ascendant avec une fréquence de 9,4 Hz ($n = 175$) est destiné à faire converger la trajectoire du martinet avec celle plus élevée de la proie. Juste avant la capture, l'oiseau peut être un court instant en vol plané et marquer un bref temps d'arrêt afin de se positionner au mieux pour happer la proie en ouvrant largement le bec.

Après la capture, le vol peut être battu ou plané avec virage ou pas.

Conclusion : avec des caractéristiques mieux définies le vol battu ascendant pour une capture apparaît comme un comportement plus stéréotypé que le vol ascendant qui précède une toilette. C'est également un comportement beaucoup plus fréquent dans les activités diurnes du martinet.

3.A.7. Le vol ascendant et le vol plongeant

Le Martinet noir peut-il plonger afin de capturer une proie volante située en dessous de lui ?

Dans cette étude, aucune capture de ce type n'a été enregistrée :

- soit ce résultat est lié au milieu où évoluaient les martinets (pavillons, immeubles et jardins) ;
- soit c'est un comportement exceptionnel ;
- soit c'est un comportement qui ne s'observe pas chez le Martinet noir quel que soit le milieu de chasse.

Quand le martinet chasse entre 1 et 30 m d'altitude, il lui est peut-être plus facile de

détecter les proies de quelques millimètres qui sont au-dessus de lui car elles sont plus visibles sur le fond de ciel que les proies situées sous lui sur un fond hétérogène (toits de tuiles, végétation...).

Fondre sur sa proie entraîne aussi une perte d'altitude accentuée par l'élan de l'oiseau qu'il doit ensuite compenser en s'élevant à nouveau en vol battu.

Au cours du vol exploratoire alimentaire, le Martinet noir alterne :

- des phases de vol plané au cours desquelles il peut perdre un peu d'altitude selon les mouvements des masses d'air
- des phases de vol battu au cours desquelles il a la possibilité de prendre de l'altitude de façon à se maintenir dans la zone de chasse.

Les captures précédées d'un vol battu ascendant offrent donc le double avantage d'associer une capture et un gain rapide

(0,78 s) d'altitude de quelques mètres.

Toutefois le Martinet noir est bien capable d'effectuer des vols plongeants suivi d'un vol plané ascendant qui peut-être quasi vertical lors du retour au nid situé sous une avancée d'un toit. Mais je doute que ce type de vol plongeant soit utilisé régulièrement pour des captures, ou alors dans d'autres conditions de chasse : par exemple au-delà de 30 m quand la perte d'altitude n'est plus un vrai problème.

La posture de capture avec le martinet se dressant vers le haut pour happer sa proie est certainement plus aisée à réaliser qu'une extension de la tête et du corps vers le bas (**Tableau 4**)

On remarque aussi que dans les accrochages en vol entre martinets, « l'agresseur » attaque toujours « l'agressé » par le dessous et non par le dessus.



3.B. Capture après un vol battu « horizontal »

Dans 449 captures (37,4 % des 1200) l'oiseau happe sa proie au cours d'un vol battu qui semble rectiligne et plus ou moins « horizontal ».

Soit la trajectoire de l'oiseau correspond à celle de la proie, soit de discrets mouvements des ailes et de la queue lui permettent de se positionner sur la trajectoire de la proie.

Dans 155 captures (35 % des 449) seules l'ouverture/ fermeture du bec signalent la capture (**Figure 4**).

Dans 294 captures (65 % des 449) l'ouverture/fermeture du bec se font avec une projection de la tête.

3.C. Capture après un vol plané

Dans 224 captures (18,7 % des 1200) l'oiseau happe sa proie au cours d'un vol plané.

Soit la trajectoire de l'oiseau correspond à celle de la proie, soit de discrets mouvements des ailes et de la queue lui permettent de se positionner sur la trajectoire de la proie.

Dans 70 captures (31 % des 224) seules l'ouverture/ fermeture du bec signalent la capture (**Figure 5**).

Dans 154 captures (69 % des 224) l'ouverture/fermeture du bec se font avec une projection de la tête.

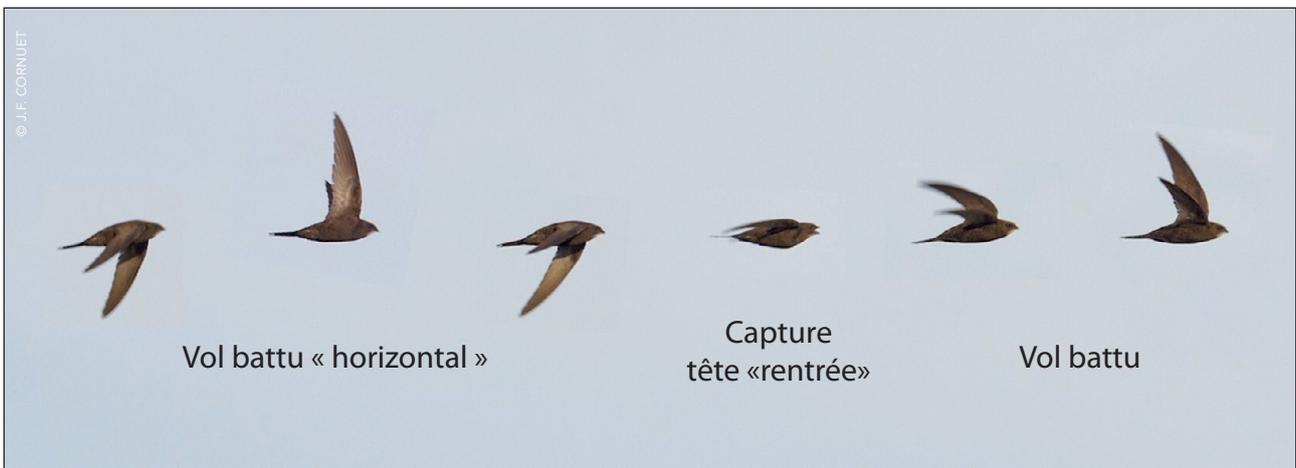


Figure 4.

Vol battu « horizontal » - Capture avec la tête « rentrée » - Vol battu

Vidéo



Figure 5.

Vol plané - Capture avec la tête « rentrée » - Vol plané

Vidéo



4. La capture

4.A. Les postures de la tête

4.A.1. La « projection » de la tête

Deux postures de la tête peuvent être définies :

- la posture tête « rentrée » : c'est la position habituelle de la tête en dehors des captures ; elle est conservée dans 271 captures (21,7 % des 1200) ;
- la posture tête « projetée » : elle s'observe dans 939 captures (78,3 % des 1200).

La « projection » de la tête peut se faire dans 4 directions : avant, haut, côté et bas (Tableau 4 & Figure 6).

Cette capacité d'extension du cou avait déjà été observée chez le Martinet noir en vol dans certains types de toilettes (toilette du dos, lissage des rectrices...).

C'est une propriété commune chez les oiseaux. Le Martinet noir s'en sert ici pour augmenter le taux de réussite de ses captures.

Il n'est pas étonnant que la « projection » de la tête vers l'avant domine puisqu'elle se fait dans le sens du vol du Martinet noir.

La posture adoptée au moment de la capture n'est pas nécessairement liée à la taille de la proie : l'oiseau peut projeter vigoureusement le corps et la tête, avec le bec grand ouvert et yeux mi-clos pour capturer une proie minuscule! (Figure 6-HAUT)

Tableau 4.

La répartition des 4 directions de la « projection » de la tête

	NOMBRE DE CAPTURES	POURCENTAGES
Projection de la tête vers l'AVANT	409	43,5 %
Projection de la tête vers le HAUT	278	29,6 %
Projection de la tête vers le CÔTÉ	245	26,1 %
Projection de la tête vers le BAS	7	0,8 %
Total des captures	939	100 %

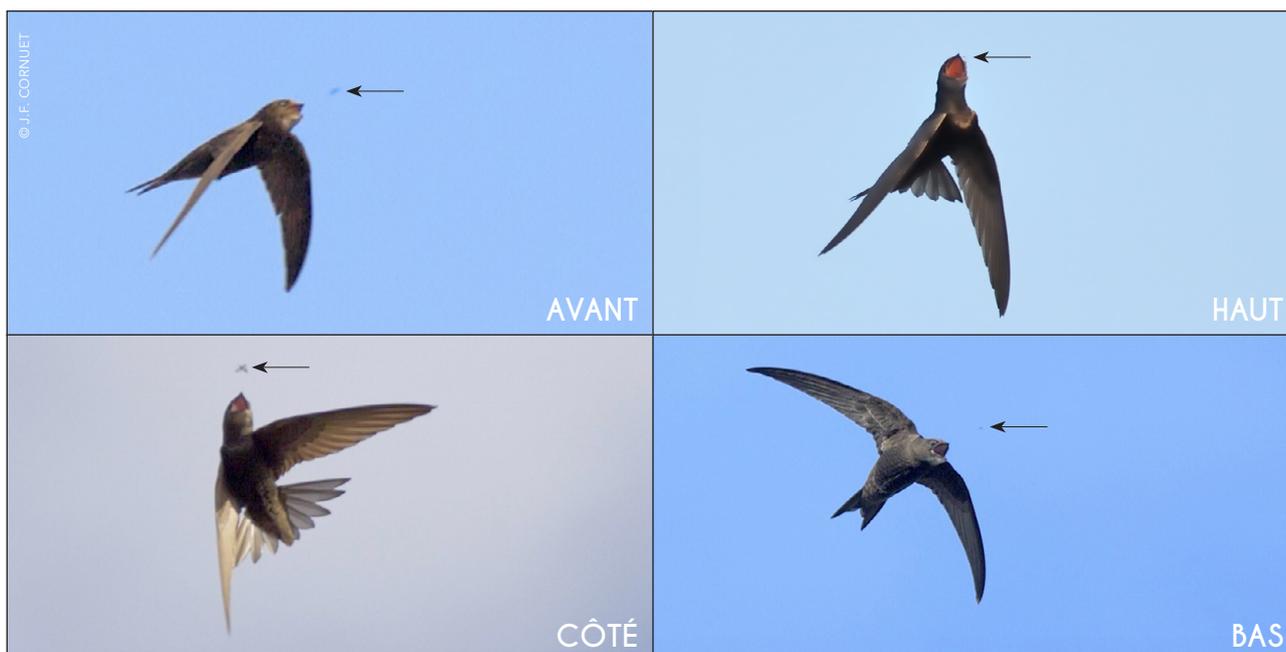


Figure 6.

Les 4 types de « projection » de la tête au moment de la capture

Le très faible taux de projection de la tête vers le bas confirme ce qui a été écrit à propos de la rareté des captures précédées d'un vol plongeant.

4.A.2. Le bec et la cavité buccale

Le Martinet noir a un petit bec noirâtre triangulaire qui peut s'ouvrir très largement sous l'œil pour faire apparaître une grande cavité buccale rouge vif.

L'amplitude de l'ouverture du bec est variable et n'est pas directement liée à la taille de la proie puisqu'une amplitude maximale peut être observée pour de très petites proies (Figure 7 haut).

La proie adhère à la muqueuse buccale couverte d'une salive collante puis elle est avalée.

4.A.3. Les paupières

Le Martinet noir a des paupières pour protéger les yeux. Au moment d'une capture quand il ouvre très largement le bec, souvent elles se ferment partiellement (Figure 7 bas). Heinroth a observé que les martinets juvéniles ferment les yeux pendant qu'ils se nourrissent et capturent les insectes dans le nid en tâtonnant et en fermant les yeux. Il a soupçonné que les martinets ne peuvent pas régler leurs yeux sur la «vision de près» et qu'ils ferment les yeux pour éviter un éventuel contact avec la cornée (HEINROTH, 1926). Par contre quand **le Martinet noir rase l'eau le bec grand ouvert pour se désaltérer, il garde les yeux bien ouverts certainement par sécurité.**



Figure 7.

Ouverture maximale de la cavité buccale (haut) et fermeture partielle des paupières (bas)

4.B. Les postures du corps

4.B.1. La projection de l'ensemble du corps

La projection de la tête s'accompagne souvent d'un mouvement d'extension de l'ensemble du corps avec les ailes abaissées et les rectrices largement étalées en éventail (**Figure 7**).

4.B.2. Les captures en vol inversé

Un oiseau est en vol inversé quand son corps pivote et qu'il se retrouve à voler sur le dos en vol battu ou plané (**Figure 8**). L'inclinaison du plan frontal devient supérieure à 90° par rapport à l'horizon (**PICHOT, 2017**). Il revient à la position initiale par un mouvement en sens inverse sans faire le tour complet (**OEHME, 1968**).



Figure 8.

Le vol inversé : 9 exemples montrant la diversité de la position des ailes et de la tête

Il se limite donc à un demi-tonneau de 180° maximum.

Selon le type de vol, deux procédures différentes sont utilisées par le Martinet noir pour pivoter :

- si l'oiseau est en vol plané, le demi-tonneau peut se faire avec les ailes fixes et maintenues étalées ;
- plus fréquemment, si l'oiseau est en vol battu, l'oiseau bascule en vol inversé en faisant une rotation des ailes (**Figure 9**) en gardant la tête fixe ou légèrement inclinée sur le côté.

La tête n'est pas à l'envers comme l'a dessinée Oehme en 1968. Mais il ne pouvait pas voir ce détail sur les images de ses films en raison de la taille trop réduite de la silhouette du martinet (OEHME, 1968).

Chez le Martinet noir, le vol inversé s'observe régulièrement en contexte social. Il semble marquer une défiance de l'individu

qui le produit vis-à-vis d'un individu dont la trajectoire se rapproche de la sienne. Au cours des poursuites criantes, des individus peuvent se trouver momentanément en vol inversé, de même lors des effleurages et des accrochages en vol.

Le vol inversé est une pratique courante chez certaines espèces d'oiseaux. Selon les espèces et les situations, le vol inversé peut servir à :

- perdre rapidement de la vitesse avant de se poser (Palmipèdes...) ;
- capturer une proie (Guêpiers, Rapaces...) ;
- échapper à un prédateur (Pigeons) ;
- parader (Grand Corbeau, Vanneau huppé, Rapaces...) ;
- échanger des proies entre partenaires ou entre adultes et juvéniles (Rapaces...).



Figure 9.

Rotation du corps du Martinet noir au cours du passage en vol inversé. La tête reste fixe.

L'air étant un milieu en 3D, il est logique que le vol inversé fasse partie des options de vol utilisées par les oiseaux.

Sur les 1200 captures, 46 (3,8 %) d'entre elles montrent un vol inversé :

- 22 captures se font en vol inversé (**Figure 10**) ;
- 24 captures sont suivies immédiatement par un vol inversé (**Figure 11**).

Les vols inversés se font à part égale dans le sens horaire et dans le sens anti-horaire. Les 46 captures se font au cours d'un vol battu et chaque vol inversé est produit par une rotation des ailes.

Chez le Martinet noir, le vol inversé est donc utilisé non seulement pour communiquer en contexte social mais aussi pour assurer la réussite de certaines captures : meilleur positionnement, ralentissement...

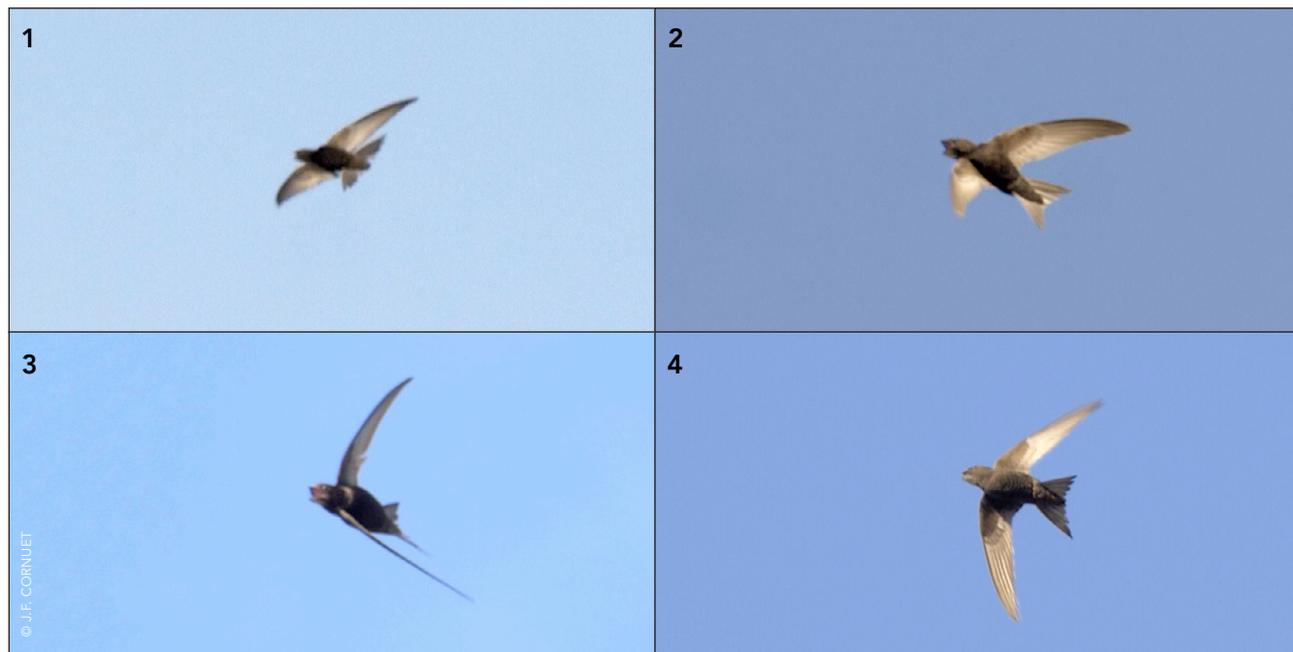


Figure 10.
Captures en vol inversé

Vidéo

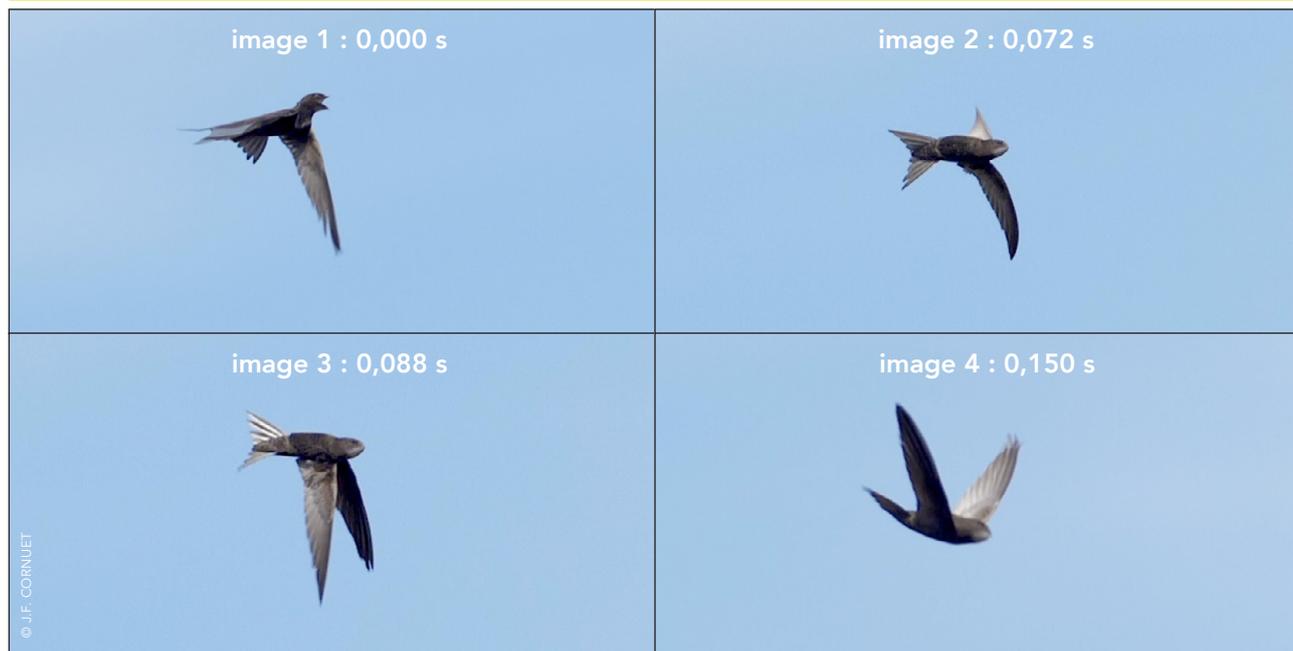


Figure 11.
Capture suivie d'un vol inversé

Vidéo



4.C. L'ouverture et la fermeture du bec

4.C.1. La chasse se fait avec le bec fermé

Les 1200 vidéos montrent clairement que le Martinet noir chasse le bec fermé et ne l'ouvre qu'un très bref instant uniquement au moment des captures, même quand celles-ci s'enchaînent avec des intervalles de temps très courts.

En vol le Martinet noir est amené à ouvrir le bec dans au moins six situations.

1. Il entrouvre le bec lorsqu'il émet ses cris stridents : ainsi dans les poursuites stridentes, un ou plusieurs individus peuvent être observés le bec entrouvert. Il s'agit d'air expiré pour produire les sons (Figure 12-1) et la durée d'ouverture du bec est variable.

2. Au-dessus de 30°C, les martinets assurent leur thermorégulation en sortant les pattes du plumage ventral. Ils peuvent dans certains cas entrouvrir le bec pour tenter d'évacuer un excès de chaleur interne (Figure 12-2) (NEUMANN, 2016).

3. Exceptionnellement, le Martinet noir peut secouer la tête avec le bec grand ouvert pour rejeter une proie qui vient d'être capturée ou pour se nettoyer la cavité buccale (Figure 12-3).

4. Le Martinet noir ouvre et ferme son bec à chaque capture (Figure 12-4).

5. Le Martinet noir peut entrouvrir son bec en vol pour divers soins de plumage (lissage des rectrices...).

6. **Pour se désaltérer, le Martinet noir prélève de l'eau, avec le bec grand ouvert, en rasant la surface d'une mare, d'un lac ou d'un étang.**

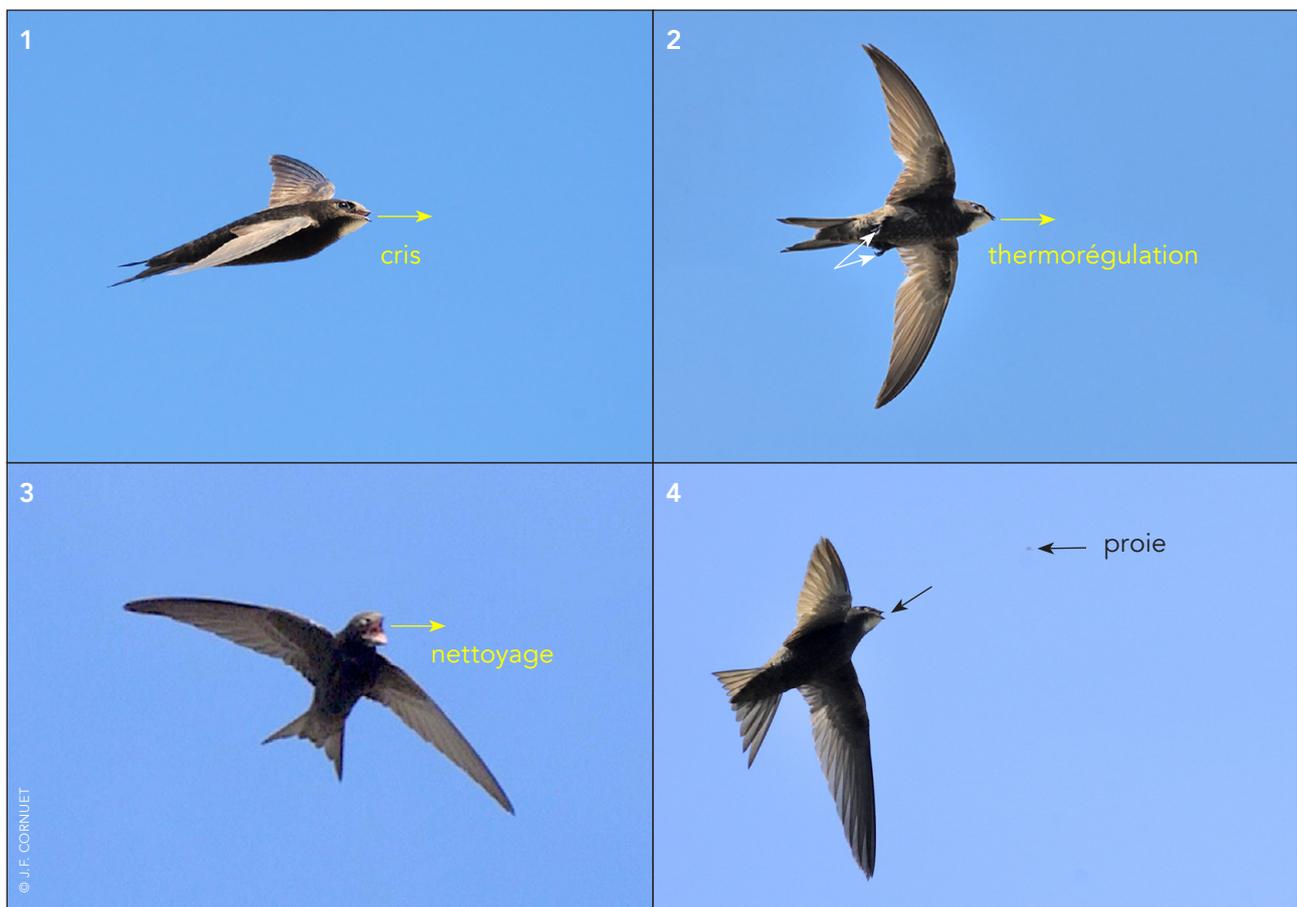


Figure 12.

Ouverture du bec : 1. émission de cris, 2. thermorégulation, 3. nettoyage, 4. capture d'une proie

Si le Martinet noir chassait en volant le bec ouvert, il serait confronté à trop de problèmes insolubles :

- réduction de l'aérodynamisme ;
- dessèchement de la cavité buccale ;
- ingestion de particules à risque en suspension dans l'air ;
- visibilité car voler le bec grand ouvert gênerait la visibilité vers l'avant.

Ces problèmes sont communs à tous les oiseaux, aussi peut-on affirmer jusqu'à preuve du contraire, qu'aucun oiseau ne chasse en vol des proies en gardant le bec grand ouvert, pas plus les Engoulevents que toutes espèces de Martinets et d'Hirondelles. Ces oiseaux sont dotés de structures nerveuses et musculaires présentant des temps de réaction très courts leur permettant d'ouvrir et de refermer le bec à chaque capture.

4.C.2. La durée moyenne de l'ouverture et de la fermeture du bec

Sur 1200 captures :

- la durée moyenne d'ouverture du bec est de 0,0214 s, avec un maximum de 0,0666 s et un minimum de 0,0111 s ;
- la durée moyenne de fermeture du bec est de 0,0113 s, avec un maximum de 0,0277 s et un minimum de 0,0055 s.

La durée moyenne du cycle ouverture-fermeture du bec est de 0,0327 s.

C'est donc une durée excessivement courte (Figure 13).

L'amplitude de l'ouverture de la cavité buccale est variable, mais parfois maximale pour assurer la capture (Figure 7).

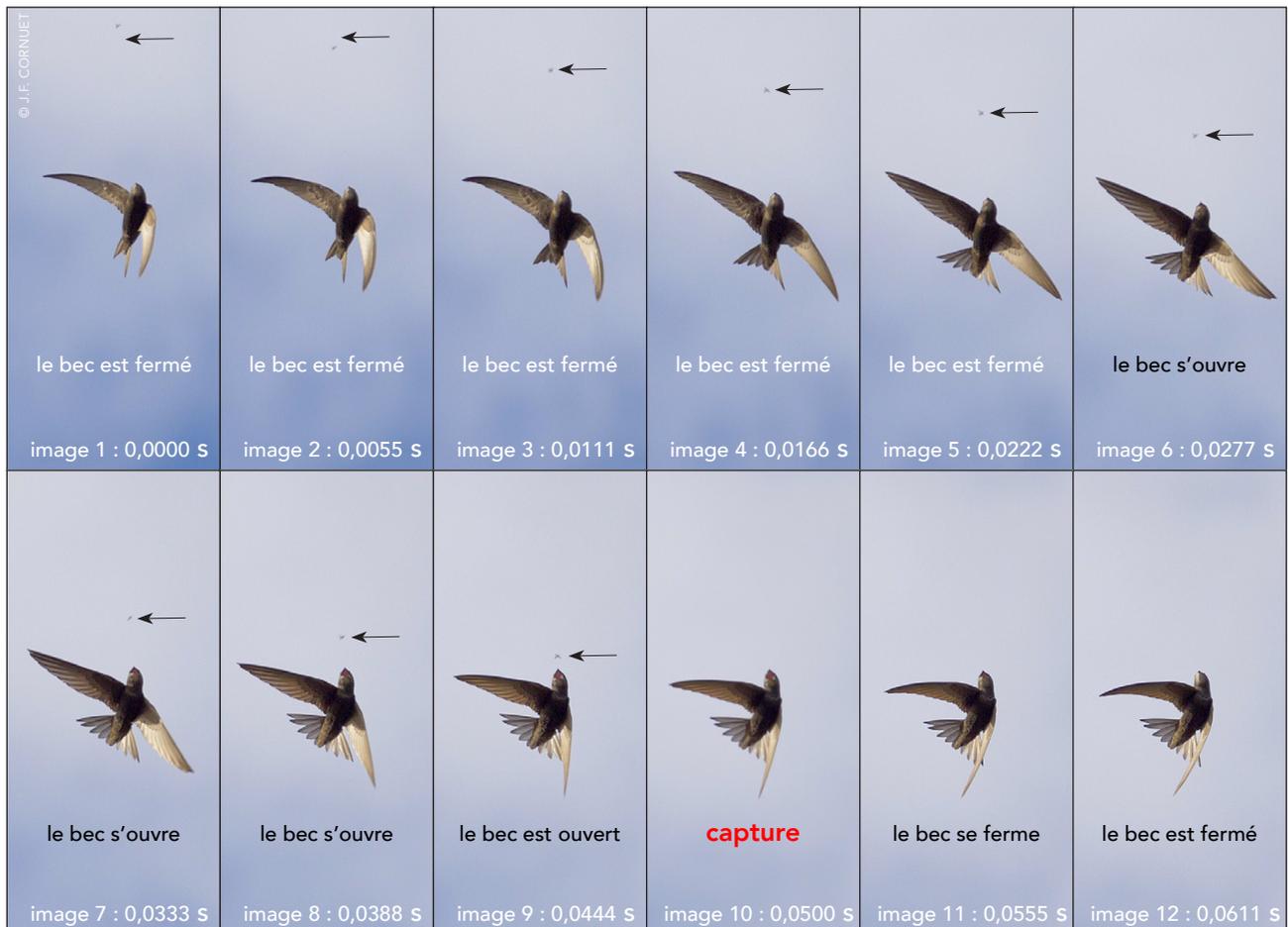


Figure 13.

Séquence de toutes les images d'une capture d'une proie visible à 180 im/s.

Vidéo



4.D. Les captures où la proie est visible

Sur les 1200 captures, 120 d'entre elles (10 %) montrent la proie dans les instants qui précèdent sa disparition dans le bec du martinet. Cette proie apparaît le plus souvent sous la forme d'un petit point flou, blanc ou noir, dont on peut suivre la trajectoire image par image jusqu'au bec de l'oiseau. Parfois dans de bonnes conditions, on y reconnaît un insecte ailé. Les proies du Martinet noir mesurent en moyenne de 2 à 10 mm. Il n'est donc pas très étonnant qu'elles ne soient visibles que dans certaines conditions favorables : taille « élevée » de la proie, bon réglage de la netteté de la vidéo, proximité de la prise de vue, luminosité et couleur du ciel...

4.D.1. La réussite des captures

Ces 120 captures sont toutes réussies : la proie finit bien sa trajectoire dans le bec du martinet. Le Martinet noir apparaît donc comme un chasseur très efficace et il nous est permis de penser que la très grande majorité des autres captures où les proies ne sont pas visibles sont des captures réussies.

4.D.2. La vitesse du martinet au moment de la capture

Parmi ces 120 captures, 52 ont permis le calcul de la vitesse lors de la diminution de la distance séparant le martinet de sa proie. Selon les vidéos, la distance initiale ou maximale entre l'oiseau et sa proie est comprise entre 0,392 m et 1,743 m (**Figure 14**).

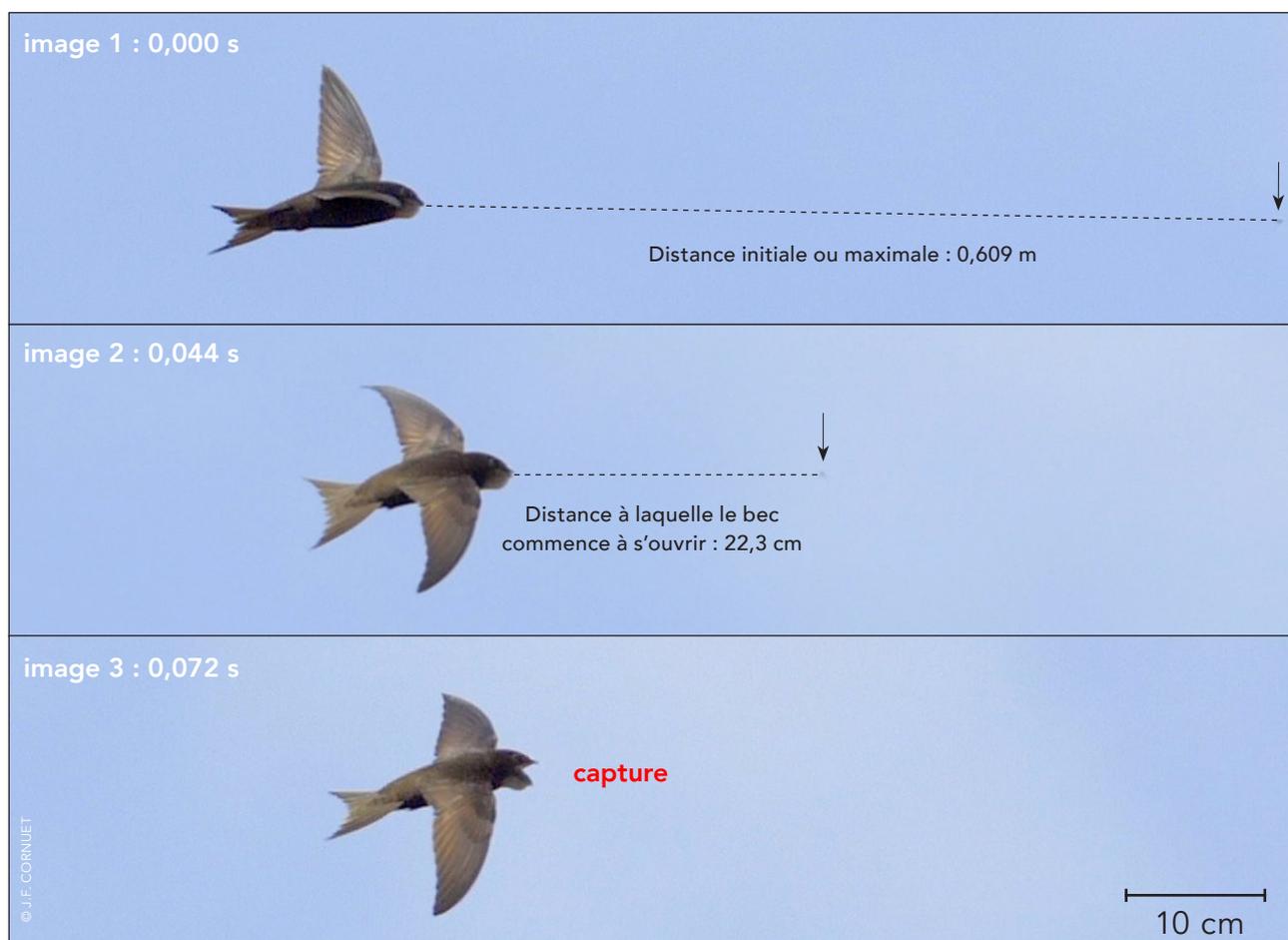


Figure 14. Mesures des distances pour le calcul de la vitesse de l'oiseau

Vidéo



Sur ces distances la vitesse moyenne est de 7,9 m/s (n = 52). Si on considère la vitesse de la proie négligeable par rapport à celle de l'oiseau, elle peut être assimilée à la vitesse moyenne du vol du martinet. Les mesures en tunnel et sur le terrain du vol de chasse donnent des valeurs comprises entre 8 et 10 m/s (HENNINGSSON *et al.* 2010). Donc la vitesse moyenne de 7,9 m/s (28,4 km/h) est tout à fait cohérente. Sa valeur un peu inférieure aux données de la littérature peut s'expliquer par un calcul effectué sur les derniers décimètres qui précèdent la capture et qui peuvent être marqués par un léger ralentissement du vol.

4.D.3. La distance de la proie au bec quand l'oiseau commence à ouvrir celui-ci

L'analyse image par image permet le calcul de la distance qui sépare la proie du bec au moment précis où celui-ci commence à s'ouvrir (Figure 14). Sur les 52 captures retenues, cette distance moyenne est de 17 cm. À une vitesse de 7,9 m/s, les 17 cm sont parcourus en 0,0215 s. Donc le Martinet noir ouvre le bec au tout dernier instant ce qui est cohérent avec la brièveté du cycle ouverture-fermeture du bec (0,03 s) et illustre à nouveau les capacités neuro-musculaires très performantes de cet oiseau.

Remarquons au passage que 17 cm est à un centimètre près la longueur moyenne du Martinet noir de la pointe du bec à l'extrémité de la queue (16 cm).

4.D.4. La sélection des proies

Le Martinet noir est considéré comme capable de sélectionner ses proies : dans le cas des abeilles, il éviterait de capturer les ouvrières en raison de la dangerosité du venin injecté par leur dard, mais ne dédaignerait pas les faux bourdons qui en

sont dépourvus (LACK, 1956). De même, il capture des syrphes inoffensifs mais qui ont l'apparence d'insectes plus dangereux comme les guêpes (aposématisme). Seules cinq de mes vidéos apportent quelques éléments de réflexion sur ce problème de la sélection des proies. Elles montrent deux possibilités.

4.D.4.1. La sélection par renoncement au dernier instant avant la capture

Deux vidéos montrent que le Martinet noir peut renoncer à une capture au dernier instant. Le martinet s'apprête à capturer une proie qui va passer à sa portée. Mais au tout dernier instant, il renonce à la capture et laisse partir l'insecte (Figures 15 et 16).

Dans les deux cas, la proie ressemble à un Hyménoptère qui pourrait être dangereux. La perception du danger est peut-être visuelle et/ou auditive (émissions sonores produites par l'insecte). On note que le renoncement se fait au tout dernier instant comme si la proximité de la proie était nécessaire à la prise de décision ?

Le Martinet noir fait-il confiance à la rapidité de ses réactions ou ne détecte-il la dangerosité de la proie que si celle-ci est très proche ?

Exemple 1 (Figure 15) : la vidéo a été captée un 12 mai lors du premier jour de tournage de l'année 2019 avec l'arrivée des premiers nicheurs locaux. Il s'agit donc très vraisemblablement d'un adulte nicheur âgé d'au moins 4 ans.

Exemple 2 (Figure 16) : la vidéo a été captée le 14 juin 2019. À cette date les poussins sont tous encore au nid, il ne peut donc s'agir au minimum que d'un individu expérimenté d'au moins un an qui a capturé bien plus d'un million de proies depuis sa naissance.

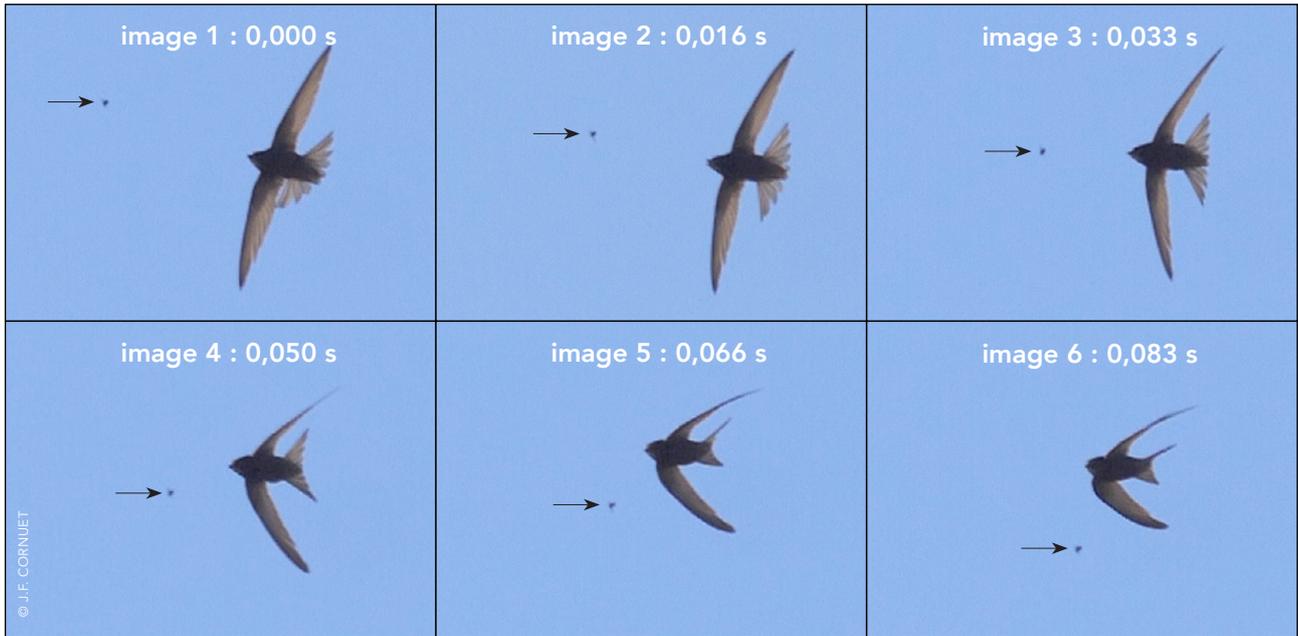


Figure 15.

Exemple 1 : Une proie passe à portée de l'oiseau. Il entrouvre le bec (image 2), mais le ferme aussitôt et renonce à la capture (images 4, 5 et 6).

Vidéo



Figure 16.

Exemple 2 : Une proie passe à portée de l'oiseau (image 4). Il renonce à la capture (image 5)

Vidéo



4.D.4.2. La sélection par rejet immédiat de la proie après sa capture

Deux autres vidéos apportent une nuance aux capacités des martinets à distinguer avant la capture les proies potentiellement à risques.

Toutes deux montrent un martinet qui vient de capturer une proie et la rejette immédiatement de manière vigoureuse en secouant la tête, la bouche grande ouverte (**Figures 17 et 18**).

Qu'est-ce qui peut déclencher ce rejet ? S'agit-il d'une piqûre ? La proie capturée aurait-elle commencé à piquer la muqueuse buccale ?

S'agit-il d'une substance perçue comme désagréable ou toxique ? La proie capturée aurait-elle un mauvais goût naturel ou provoqué par une sécrétion de défense de type allomone au moment de sa capture (PAVIS, 1987).

Longtemps on a pensé que les oiseaux n'avaient pas le sens du goût. Mais on sait maintenant que certaines espèces ont des papilles gustatives, sensibles aux quatre mêmes catégories gustatives que nous (sucré, salé, amer et acide) (BIRKHEAD, 2012).

Exemple 3 (Figure 17) : la vidéo a été tournée le 3 juin 2018. À cette date, il est trop tôt pour qu'il s'agisse d'un juvénile fraîchement sorti du nid. C'est un individu expérimenté d'au moins un an.

Exemple 4 (Figure 18) : la vidéo a été tournée le 5 juillet 2019. À cette date des juvéniles peuvent commencer à sortir de leur nid, mais on ne distingue pas sur la vidéo les caractères typiques de cet âge (menton et front blanc, teinte générale plus claire, et lisérés pâles des rémiges et des rectrices). L'oiseau montre par ailleurs des rémiges en mue sur les deux ailes. Comme le précédent, c'est un individu d'au moins un an.

Un martinet noir expérimenté peut donc commettre des « erreurs de reconnaissance à distance ».

La distinction des insectes les plus dangereux (abeille ouvrière...) est peut-être innée. Mais pour les autres proies, il y aurait un sorte d'apprentissage par l'erreur sans risque (?) pour l'individu avec une sélection postérieure à la capture. Notons tout de même la rareté de ces observations (2 rejets sur 1200 captures) mais qui est peut-être aussi liée à une très faible abondance d'insectes à risques dans le site étudié.

4.D.4.3. Échec de la capture ou sélection tardive *in extremis* ?

Exemple 5 (Figure 19) : la vidéo tournée le 16 mai 2019 pose un problème d'interprétation. Il s'agit d'une longue séquence de 48 s en temps réel où un même individu en chasse est filmé. C'est un adulte reproducteur expérimenté d'au moins 4 ans, revenu de migration quelques jours auparavant. Dans un premier temps, 12 captures successives sont identifiées dans cette vidéo. Mais l'analyse fine de la 11^e capture montre une proie visible. L'oiseau la repère, modifie sa trajectoire, projette le corps et la tête, bec grand ouvert quasiment au contact de la proie (**Figure 19, image 2**), mais celle-ci n'est pas capturée et poursuit son vol (**Figure 19, image 3**) !

Hypothèse 1 : le mouvement d'extension maximale est insuffisant à quelques millimètres près, mais alors pourquoi ce martinet ne fait-il pas une nouvelle tentative, puisque la proie reste à sa portée ?

Ou considère-t-il que c'est un échec qui ne « mérite » pas un nouvel essai ?

Il va d'ailleurs faire une 12^e capture d'une autre proie moins de 3 secondes plus tard.

Hypothèse 2 : le martinet a-t-il, *in extremis*, identifié une proie à risque et a donc renoncé à la capturer ?

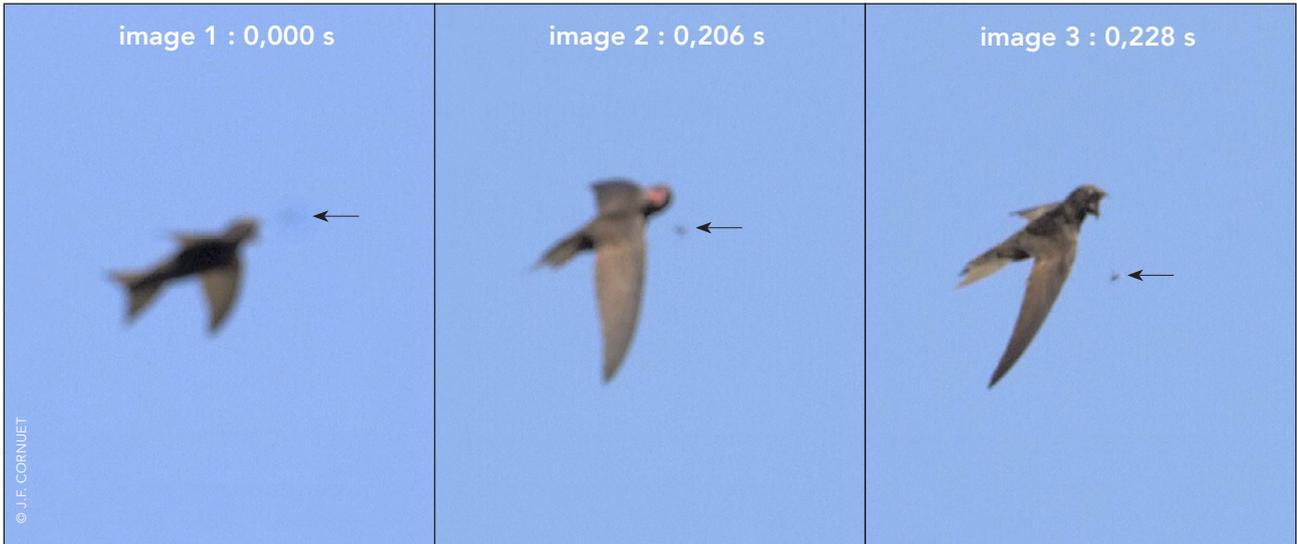


Figure 17.
Exemple 3 : le martinet rejette la proie aussitôt après la capture.

Vidéo

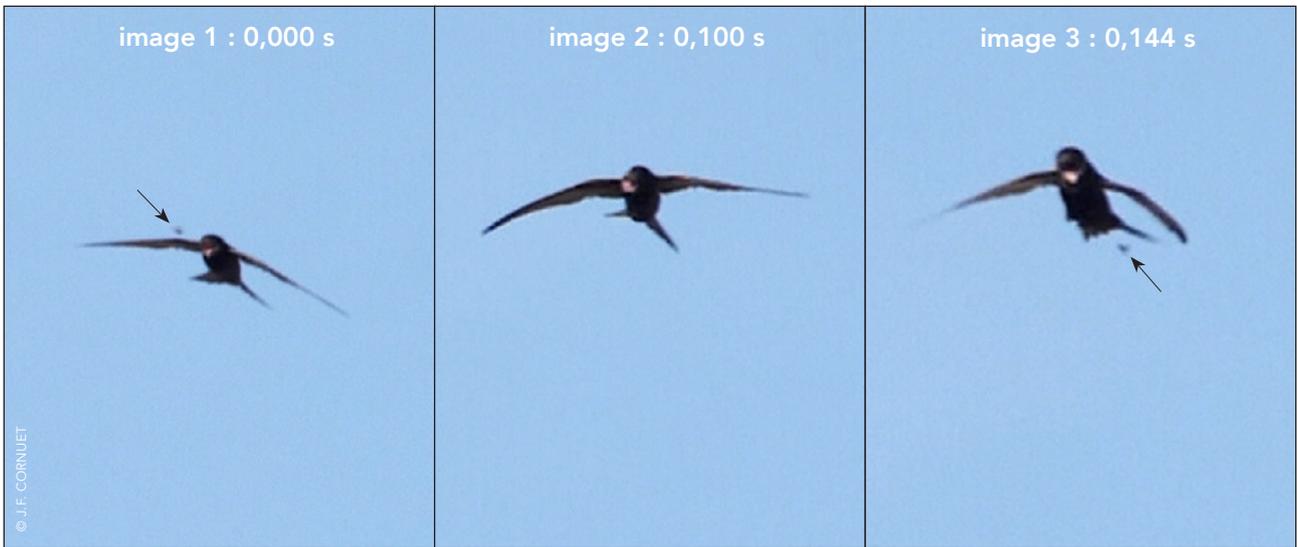


Figure 18.
Exemple 4 : le martinet rejette la proie aussitôt après la capture.

Vidéo



Figure 19.
Exemple 5 : le martinet échoue ou renonce à la capture

Vidéo



5. Les vols, trajectoires et postures juste après la capture

Juste avant une capture, les martinets sont très majoritairement en vol battu « horizontal » ou ascendant (81 %) plutôt qu'en vol plané (19 %) (**Tableau 3**).

Après la capture, les pourcentages s'équilibrent : 50 % en vol battu et 50 % en vol plané.

La comparaison des vols avant et après la capture montre que :

- 60 % des individus conservent le même type de vol :
 - 45 % restent en vol battu ;
 - 15 % restent en vol plané.
- 40 % des individus changent de type de vol :
 - 36 % passent du vol battu au vol plané ;
 - 4 % passent du vol plané au vol battu.

La capture d'une proie induit donc pour 40 % des captures un changement dans le type de vol avec une tendance très majoritaire pour le passage du vol battu au vol plané.

En ne considérant que les vols planés après la capture (n = 608) 64 % se font avec un virage comme si l'oiseau cherchait à ne pas trop s'éloigner d'une zone pouvant être favorable à d'autres captures.

Ce virage qui suit la capture contribue à maintenir l'oiseau dans une zone offrant potentiellement des proies et explique la trajectoire sinueuse ou tortueuse mise en évidence dans les représentations en 3D (**DE MARGERIE, 2018**).

6. Les intervalles de temps séparant 2 captures successives

Dans un échantillon de 21 vidéos, comportant de 6 à 15 captures (190 captures), on compte 169 intervalles de temps entre 2 captures successives.

La durée moyenne de l'intervalle de temps entre 2 captures successives est alors de 3,00 s.

Par exemple, la **Figure 20** montre les 14 captures réalisées en 39 s par un martinet noir, soit une capture toutes les 3,00 s.

- L'intervalle le plus court est de 0,581 s entre les captures 12 et 13.
- L'intervalle le plus long est de 6,206 s entre les captures 8 et 9.

Dans toutes mes vidéos, le « record » de l'intervalle le plus court est réalisé par un individu avec un bolus qui enchaîne 3 captures successives en 0,532 s avec des intervalles égaux de 0,266 s entre chaque capture (**Figure 22**).

Dans la littérature, le Martinet noir est supposé capturer une proie toutes les cinq secondes environ (**ELKINS, 2010**). Cette valeur moyenne repose sur un calcul non précisé (**SIMPSON, 1967**) qui semble basé sur les données du nombre de proies trouvées dans les bolus et de la durée pour les collecter (**LACK, 1956**).

Ainsi avec une alimentation constituée de petites proies, le Martinet noir se voit contraint de consacrer l'essentiel de son temps à trouver des insectes. En période de reproduction, cette exigence s'accroît pendant le nourrissage des poussins.

Aussi les valeurs trouvées dans mes calculs confirment-elles les aptitudes remarquables du Martinet noir pour collecter très rapidement des proies.

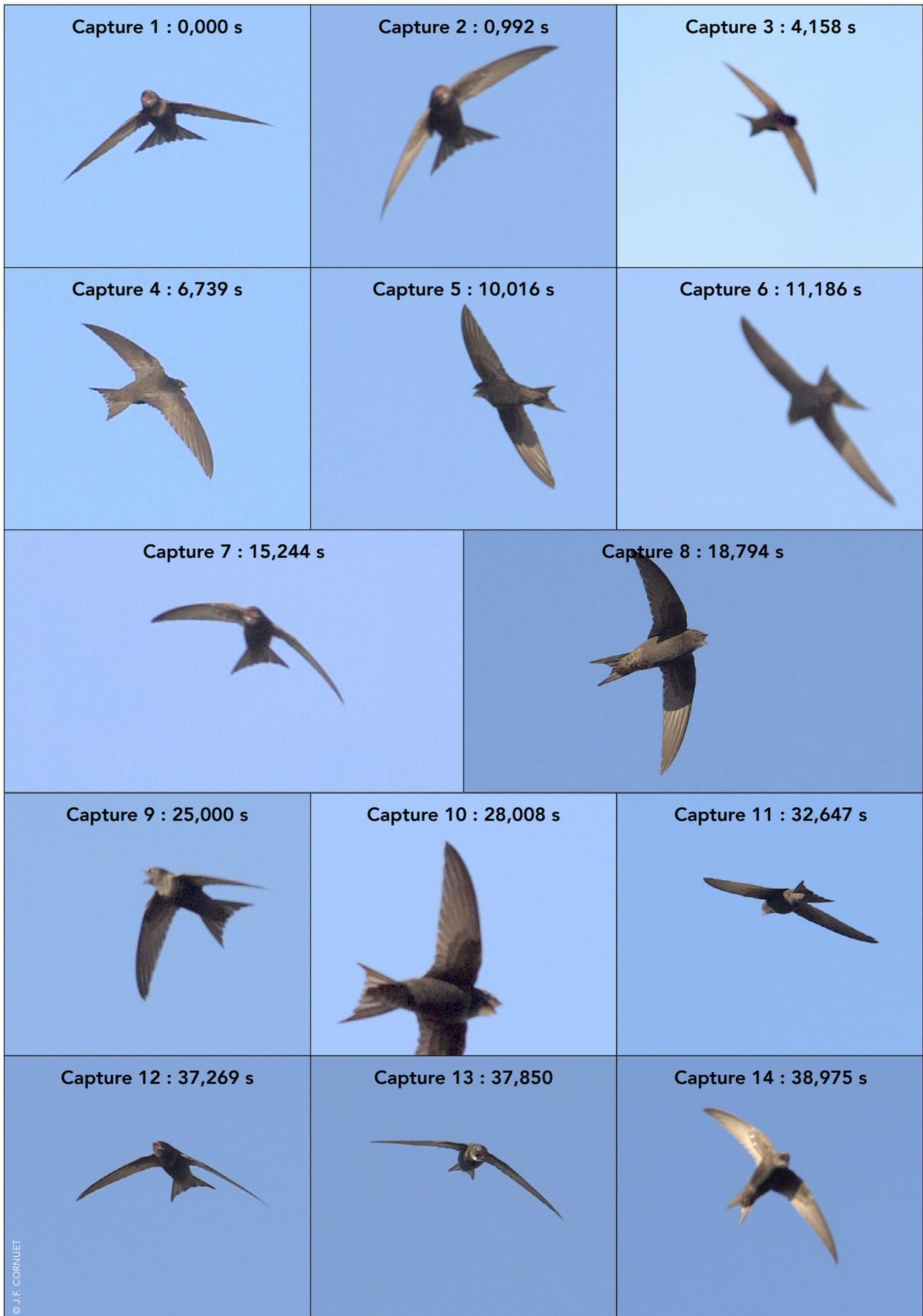


Figure 20.

14 captures en 39 s, soit une capture en moyenne toutes les 3,00 s

Vidéo



7. Le cas particulier des captures avec un bolus

7.A. Le bolus

Le bolus désigne la balle de nourriture de la taille d'une noisette (1 à 1,5 cm de diamètre) pesant 1 à 2 g en moyenne, constituée de proies pouvant être encore vivantes et collées entre elles par la salive gluante de l'oiseau. Observé uniquement chez les adultes au moment de la reproduction, il est le signe visible que l'éclosion a eu lieu et que l'alimentation des poussins a commencé. L'adulte en chasse n'avale pas les proies destinées aux poussins mais il les accumule dans sa cavité buccale dont le plancher élastique se distend et se déforme au fur et à mesure des captures (**Figure 21**).

Le Martinet noir ne possède pas d'organe particulier pour stocker les proies. Il vaut mieux éviter d'utiliser l'expression « poche sublinguale » (comme je l'ai fait dans la partie 1 de cet article). De véritables poches sublinguales existent chez certaines espèces d'oiseaux comme le Rosselin à tête grise (*Leucosticte tephrocotis*) (MILLER, 1941).

Chez le Martinet noir, c'est le plancher de la cavité buccale qui se dilate.

On peut émettre deux hypothèses.

Au moment de la reproduction, sous action hormonale :

- hypothèse 1 : la sécrétion de salive augmenterait pour coller les matériaux du nid et assembler les proies du bolus alimentaire ;
- hypothèse 2 : l'élasticité de la peau du plancher de la bouche s'accroîtrait lors de l'éclosion des poussins.

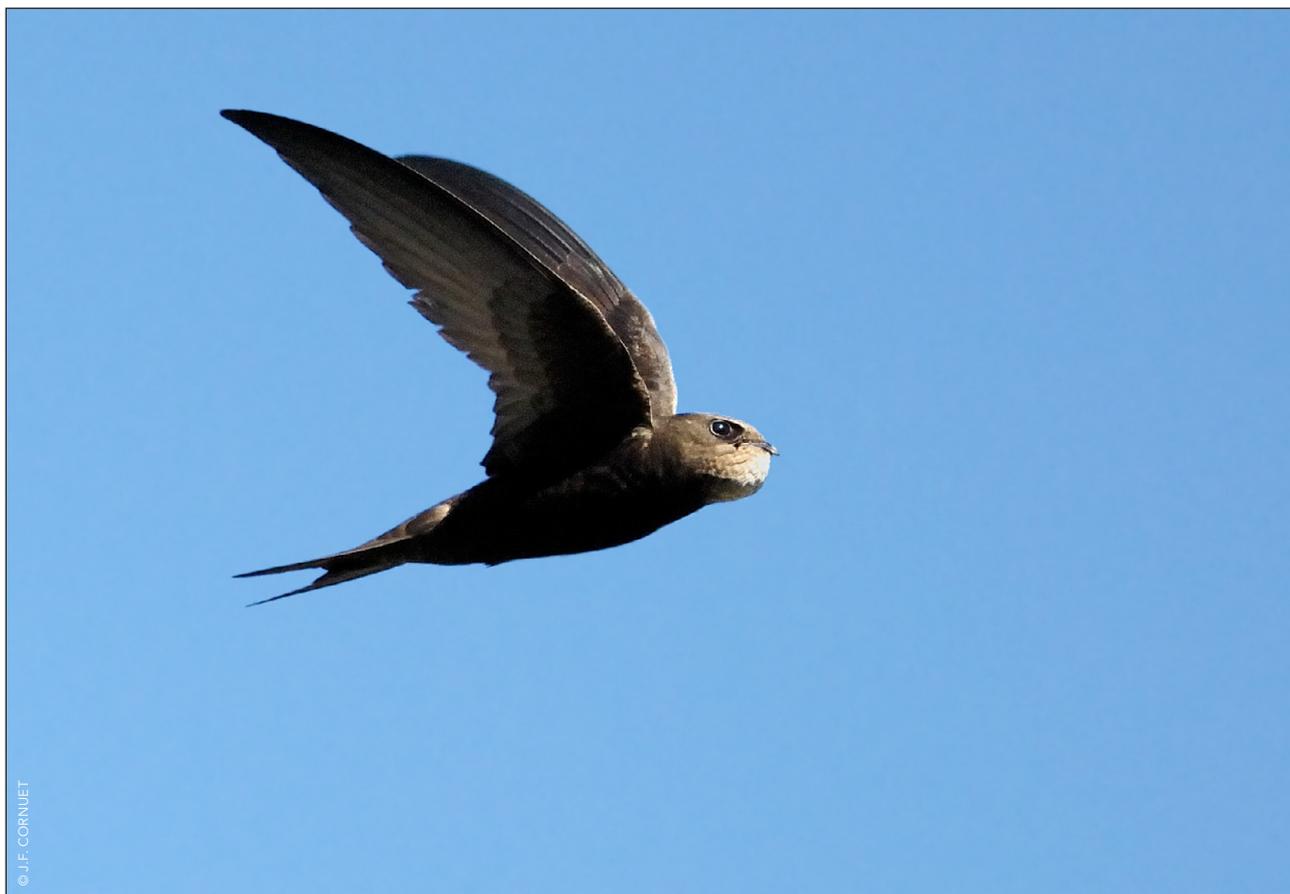


Figure 21.

Martinet noir avec la cavité buccale distendue par le bolus

La vitesse de croissance du bolus est dépendante de la disponibilité et de la taille des proies. Par beau temps chaud, avec une abondance « normale » de proies, le martinet met de 45 à 60 min pour constituer un bolus avec 300 à 1000 proies (LACK, 1956). Il met beaucoup plus de temps lorsque les conditions météorologiques sont défavorables (pluie, froid, vent...).

Le retour au nid de l'adulte doit être provoqué par un volume critique du bolus perçu par la distension de la peau du plancher de la cavité buccale.

Dans les premiers temps, l'adulte partage le bolus entre les poussins. Mais rapidement ceux-ci deviennent capables de l'ingérer en entier.

7.B. Le nombre de captures avec un bolus

Sur les 1200 captures, seules 34 sont effectuées par des individus présentant un bolus :

- année 2017 : 10 captures avec bolus du 10 juin au 22 juin ;
- année 2018 : 8 captures avec bolus du 22 juin au 19 juillet ;
- année 2019 : 16 captures avec bolus du 27 juin au 25 juillet.

Cette faible proportion (2,8 %) de captures

avec bolus peut avoir plusieurs explications :

- l'effectif faible des reproducteurs de la station a été estimé à seulement cinq couples nicheurs ;
- les reproducteurs ne présentent un bolus qu'après l'éclosion des poussins, soit au plus tôt à la fin de la première décade du mois de juin ;
- les adultes en charge de poussins peuvent choisir d'autres terrains de chasse plus riches en proies que les abords de la colonie où ils effectueraient les dernières captures avant de se rendre au nid.

Cette dernière hypothèse est en accord avec le constat que la majorité des adultes filmés portent un bolus proche de sa taille maximale.

7.C. Les postures de la capture avec un bolus

7.C.1. La comparaison des captures avec et sans un bolus

Sur ce faible échantillon de captures avec bolus (n = 34), il ne semble pas y avoir d'écart significatifs avec les autres captures (Tableaux 5 et 6).

Tableau 5.

Impact de la présence d'un bolus sur les types de vols et postures de la tête

		CAPTURE SANS BOLUS	CAPTURE AVEC BOLUS
Nombre de captures (n = 1200)		1 166	34
Vol avant la capture	Battu	82 %	71 %
	Plané	18 %	29 %
Posture de la tête	« Projetée »	78 %	74 %
	« Rentrée »	22 %	26 %
Vol après la capture	Battu	50 %	54 %
	Plané	50 %	46 %

Tableau 6.

Impact de la présence d'un bolus sur la répartition des 18 combinaisons des 8 types de vol et de postures avant, pendant et après la capture.

Vol avant capture - Tête Vol après capture	Nombre de captures sans bolus	Nombre de captures avec bolus
1. Vol battu ascendant - Tête « projetée » Vol plané avec virage	276 (23,7 %)	3 (8,6 %)
2. Vol battu « horizontal » - Tête « projetée » Vol battu	217 (18,6 %)	3 (8,6 %)
3. Vol battu ascendant - Tête « projetée » Vol battu	173 (14,8 %)	8 (22,9 %)
4. Vol battu « horizontal » - Tête « rentrée » Vol battu	120 (10,3 %)	3 (8,6 %)
5. Vol plané - Tête « projetée » Vol plané	82 (7,0 %)	5 (14,3 %)
6. Vol battu « horizontal » - Tête « projetée » Vol plané	40 (3,4 %)	2 (5,7 %)
7. Vol plané - Tête « rentrée » Vol plané	37 (3,2 %)	3 (8,6 %)
8. Vol plané - Tête « projetée » Vol plané avec virage	34 (2,9 %)	1 (2,8 %)
9. Vol plané - Tête « projetée » Vol battu	32 (2,7 %)	
10. Vol battu « horizontal » - Tête « projetée » Vol plané avec virage	32 (2,7 %)	
11. Vol battu ascendant - Tête « projetée » Vol plané	27 (2,3 %)	4 (11,4 %)
12. Vol battu ascendant - Tête « rentrée » Vol battu	20 (1,7 %)	1 (2,8 %)
13. Vol battu « horizontal » - Tête « rentrée » Vol plané avec virage	15 (1,3 %)	1 (2,8 %)
14. Vol battu « horizontal » - Tête « rentrée » Vol plané	16 (1,4 %)	
15. Vol plané - Tête « rentrée » Vol plané avec virage	15 (1,3 %)	
16. Vol plané - Tête « rentrée » Vol battu	14 (1,2 %)	1 (2,8 %)
17. Vol battu ascendant - Tête « rentrée » Vol plané avec virage	11 (0,9 %)	
18. Vol battu ascendant - Tête « rentrée » Vol plané	4 (0,3 %)	
Total	1 165	35

Les captures avec bolus montrent 3 légères tendances (**Tableau 5**) :

- avant capture : une fréquence plus élevée du vol plané par rapport celle du vol battu ;
- capture : une fréquence plus faible des projections de la tête ;

- après capture : une fréquence plus élevée du vol battu par rapport à celle du vol plané.

Dans le détail des combinaisons (**Tableau 6**) il est difficile d'établir des vraies tendances en raison du faible effectif des données.

On peut simplement remarquer que la

présence d'un bolus dans la cavité buccale, au bout de quelques dizaines de minutes, tend à alourdir l'oiseau de 1 à 2 g avec pour conséquences :

- le déplacement de son centre de gravité vers l'avant ;
- la réduction possible de l'amplitude de l'ouverture du bec.

On peut donc supposer que la présence d'un bolus avant le retour au nid peut progressivement, au cours de la collecte des proies, modifier la technique de capture par exemple en réduisant les postures acrobatiques avec extension du corps et projection forte de la tête.

7.C.2. La projection de la tête avec un bolus

On constate un maintien des proportions (Tableau 7). Dans le détail, la présence d'un bolus semble réduire un peu l'amplitude des projections en raison de l'augmentation de la masse de la tête quand le

bolus atteint sa taille quasi maximale.

7.C.3. L'ouverture et la fermeture du bec dans les captures avec un bolus

La présence d'un bolus (Tableau 8) augmente la durée moyenne de :

- l'ouverture du bec de 7 % ;
- la fermeture du bec de 30 % ;
- l'ouverture-fermeture du bec de 15 %.

La présence d'un bolus semble donc principalement ralentir la fermeture du bec. C'est un résultat conforme à ce qu'on pouvait attendre en raison de l'encombrement du bolus dans la cavité buccale.

Mais il faut relativiser ce résultat car les variations se font au niveau des millièmes de seconde et ne concernent que 34 captures sur 1200.

Tableau 7.

Impact de la présence d'un bolus sur les types de vols et postures de la tête

	CAPTURE SANS BOLUS	CAPTURE AVEC BOLUS
Nombre de captures	914	25
Projection de la tête vers l'AVANT	43,5 %	40,0 %
Projection de la tête vers le HAUT	29,6 %	32,0 %
Projection de la tête vers le CÔTÉ	26,1 %	24,0 %
Projection de la tête vers le BAS	0,8 %	4,0 %

Tableau 8.

Impact de la présence d'un bolus sur les durées moyennes d'ouverture et de fermeture du bec

	CAPTURE SANS BOLUS	CAPTURE AVEC BOLUS
Nombre de captures	1 166	34
Ouverture du bec	0,0213 s	0,0229 s
Fermeture du bec	0,0112 s	0,0146 s
Ouverture + fermeture du bec	0,0325 s	0,0375 s

Tableau 9.

Impact de la présence d'un bolus sur la vitesse du Martinet et sur la distance qui le sépare de la proie au moment il commence à ouvrir le bec (captures avec proie visible).

	CAPTURE SANS BOLUS	CAPTURE AVEC BOLUS
Nombre de captures	49	3
Vitesse moyenne du martinet	7,9 m/s	7,2 m/s
Distance moyenne ouverture du bec	17 cm	15,5 cm

7.C.4. Les captures avec bolus où la proie est visible

Sur les 1200 captures, la proie est visible sur 120 d'entre elles (10 %). Des calculs ont pu être faits sur un échantillon de 52 captures comportant seulement 3 captures avec un bolus.

La présence d'un bolus ne semble pas avoir d'incidence notable sur les 2 paramètres calculés (Tableau 9).

7.C.5. Les intervalles de temps séparant 2 captures successives avec bolus

Sur les 34 captures avec bolus, 16 font parties d'un enchaînement de captures successives :

- 5 enchaînement de 2 captures ;
- 2 enchaînements de 3 captures.

La durée moyenne des 9 intervalles entre 2 captures successives avec bolus est de 1,8 s.

Chasser avec un bolus ne réduit pas la capacité d'enchaîner des captures avec des intervalles de temps de 1 à 2 secondes.

Au contraire l'une des vidéos montre qu'un martinet avec bolus est capable d'effectuer 3 captures successives dans un intervalle de temps de 0,532 s avec des intervalles égaux de 0,266 s entre chaque capture (Figure 22).

Cette fréquence élevée des captures est nécessaire pour assurer l'alimentation des poussins sans oublier que les parents doivent aussi subvenir à leurs besoins alimentaires.

Bilan

Le transport dans la cavité buccale de la balle de nourriture (bolus) semble avoir un faible impact sur les capacités de capture des martinets.

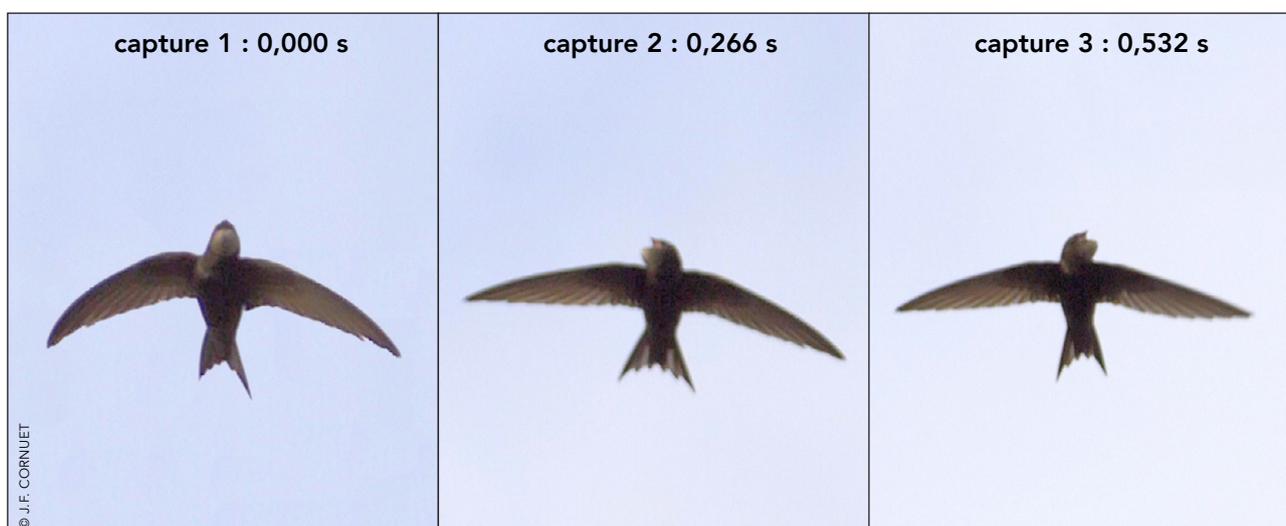


Figure 22.

Martinet noir avec un bolus effectuant 3 captures successives en 0,532 s

Vidéo



8. Comparaison entre 2 stations d'alimentation

Fin avril - début mai 2019, j'ai filmé des martinets noirs en halte migratoire au-dessus de marais côtiers bretons. Il m'a semblé intéressant de comparer les stratégies alimentaires de ces oiseaux sur les 2 stations qui seront nommées :

- station-migration ;
- station-reproduction.

8.A. Les conditions des prises de vue

Dans la station-reproduction, 111 jours de début mai à fin juillet en 2017, 2018 et 2019 ont été consacrés à la prise de vue au-dessus d'une zone pavillonnaire de la banlieue parisienne en Île-de-France (**Figure 23, à droite**). Environ 4 à 5 couples constituent une petite colonie urbaine d'oiseaux nichant sous des toits. À ces adultes reproducteurs viennent s'ajouter par vagues successives des jeunes nicheurs, des pré-nicheurs et des immatures de première année, selon un calendrier de départs et d'arrivées complexes (**GENTON, 2016**) de mai à juillet.

Tous ces individus chassent au-dessus de pavillons et d'immeubles avec jardins, principalement entre 6 h 00 et 11 h 00.

Les prises de vue sont réalisées depuis le toit de mon pavillon à 10 m de hauteur, les oiseaux filmés évoluant entre 10 et 30 m au-dessus du sol.

Les martinets ne sont visibles sur le site que par beau temps, avec ciel bleu ou brumeux et surtout sans vent.

Sur les 3 années, 1200 captures ont été repérées sur les milliers de vidéos enregistrées.

Dans la station-migration, 4 jours (28 avril, 2, 3 et 4 mai 2019) ont été consacrés à la prise de vue de martinets noirs au-dessus de marais côtiers sur la commune de Tréogat dans la baie d'Audierne en Bretagne (**Figure 23, à gauche**). Ce site, partiellement mis en réserve (Réserve biologique de Trunvel-Tréogat), est une halte migratoire importante pour de nombreuses espèces d'oiseaux comme le très rare Phragmite aquatique (*Acrocephalus paludicola*). Chaque année, depuis 31 ans, la station de baguage de Trunvel est ouverte de la mi-juillet à la mi-octobre pour baguer les oiseaux en migration postnuptiale qui stationnent dans les phragmitaies littorales en eau.

Ce site sert aussi de halte migratoire pour les martinets noirs en migration pré-nuptiale, fin avril - début mai, puisque chaque année plusieurs milliers d'individus y sont observés. Ce sont tous des adultes, d'âge égal ou supérieur à 3-4 ans qui viennent pour se reproduire dans les colonies urbaines du Finistère ou qui poursuivront leur migration plus au nord dans les Îles britanniques.

Peut-être viennent-ils directement du nord de l'Espagne après avoir traversé les 1000 km du golfe de Gascogne ?

Au cours de ce stationnement, ils chassent activement sur cette zone particulièrement riche en insectes aériens.

Les prises de vues ont été faites à partir du sol entre 12 h 00 et 16 h 00 sur des oiseaux volant entre 1 et 15 m d'altitude. Selon le jour et l'heure, le ciel était bleu ou couvert mais sans pluie.

Un élément météorologique important était le vent du nord qui soufflait de manière irrégulière et qui conditionnait les évolutions aériennes des martinets au-dessus des roselières.

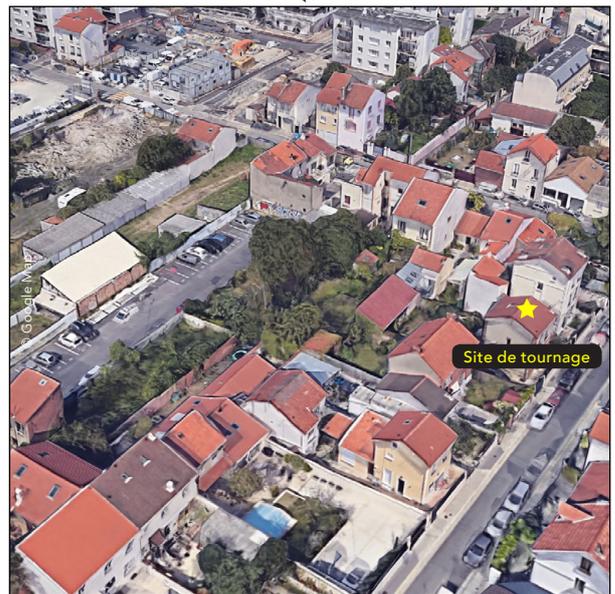
En 4 jours, 234 captures ont pu être filmées.



Golfe de Gascogne



STATION-MIGRATION
Baie d'Audierne
Bretagne



STATION-REPRODUCTION
Banlieue parisienne
Île-de-France



Martinets noirs en chasse au-dessus d'une des phragmitaies littorales



Martinets noirs en chasse au-dessus des toits des pavillons

Figure 23.
Localisation géographique et aperçus des zones de chasse sur les deux stations

8.B. Le vol de chasse

Dans la **station-reproduction**, le vol de chasse est un vol tortueux à la trajectoire sinueuse où l'oiseau enchaîne des captures en décrivant des boucles avec de nombreux virages.

La durée moyenne d'une période de vol battu est de 1,0 s. La durée moyenne d'une période de vol plané est de 1,4 s.

Par beau temps, chaud, sans vent, le Martinet noir chasse en passant en moyenne plus de temps en vol plané qu'en vol battu. Mais les proportions des deux types de vol peuvent varier de manière très importante en fonction notamment des conditions météorologiques.

Dans la **station-migration**, par beau temps avec un vent faible, le vol de chasse ressemble à celui de la station-reproduction. Mais quand le vent souffle régulièrement dans une direction, les martinets volent

plus bas, parfois au ras de la roselière où ils effectuent des sortes de circuits elliptiques (**Figure 24**).

Ils se laissent porter en vol plané avec le vent dans le dos en effectuant rarement des captures. Puis soudain ils virent pour se trouver face au vent. Ils volent alors d'un vol battu énergique face au vent. Ce retour vers le point de départ est entrecoupé de séquences de vols planés ascendants souvent utilisés pour des captures au-dessus de la végétation.

Puis le cycle se répète : vol plané avec le vent dans le dos, virage à 180°, vol battu face au vent avec des vols planés ascendants pour les captures...

La taille de ces circuits elliptiques est variable de quelques dizaines de mètres parfois plus quand l'oiseau s'éloigne de telle sorte qu'il ne peut plus être filmé.

La répétition de ces circuits doit dépendre probablement du régime des vents, de la fréquence des captures et de l'abondance locale des proies.



Figure 24.

Martinets noirs volant face au vent juste au-dessus de la roselière

8.C. Les vols, trajectoires et postures

8.C.1. Les captures après un vol plané ascendant

Sur la station-migration, un quatrième type de vol précédant la capture a été filmé : le vol plané ascendant.

8.C.1.1. Description

En chassant face au vent, lorsqu'une proie est détectée, l'oiseau s'élève en vol plané pour effectuer la capture (**Figure 25**).

Le vent de face augmente suffisamment la portance pour permettre à l'oiseau de s'élever en vol plané. C'est le même principe qu'utilisent les avions : se placer face au vent leur permet de décoller plus rapidement sur une plus faible distance.

8.C.1.2. Déclenchement

Le vol plané ascendant peut être déclenché par la détection de la proie. Mais ce n'est pas aussi clair que pour le vol battu ascendant dont les limites sont plus précises. En chassant face au vent, le

martinet peut s'élever en vol plané mais pas toujours pour réaliser une capture. Cela lui permet aussi d'explorer la couche d'air située au-dessus de la roselière.

8.C.1.3. Trajectoire

L'angle d'ascendance de ce vol plané produit par le vent de face a une amplitude variable faible à modérée que l'oiseau ajuste avec les ailes et la queue.

8.C.1.4. Durée moyenne

L'analyse de 24 vols planés ascendants donne une durée moyenne de 0,46 s de leur déclenchement jusqu'à la capture. C'est inférieur à la durée moyenne du vol battu ascendant (0,78 s).

Mais à la différence du vol battu ascendant, le déroulement du vol plané ascendant est directement dépendant des caractéristiques du vent (vitesse, direction...).

Aussi peut-on faire l'hypothèse que le vol battu ascendant, par temps calme sans vent, a un déroulement et une durée moyenne plus constants que le vol plané ascendant.

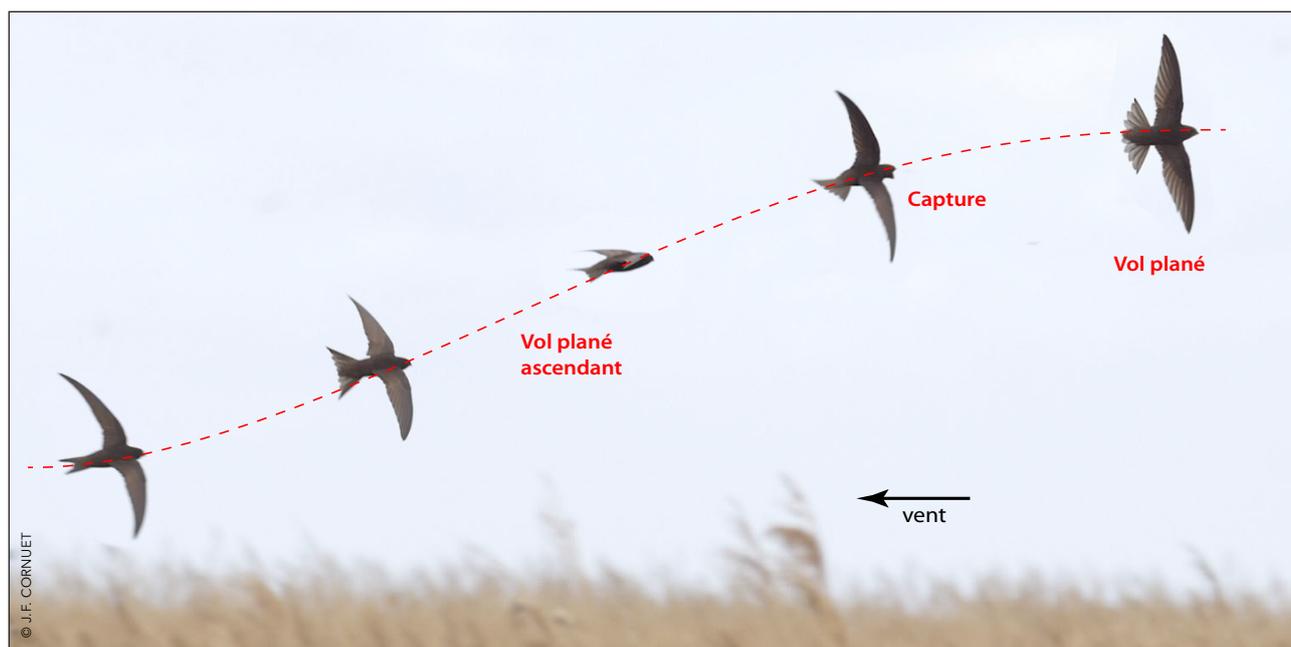


Figure 25.

Capture avec vol plané ascendant – tête « projetée » – vol plané

Vidéo



Le vol plané ascendant conduit à considérer maintenant 24 combinaisons. Mais certaines n'étant pas représentées dans les

deux stations, elles n'ont pas été intégrées au tableau comparatif (**Tableau 10**).

Tableau 10.

Comparaison de la répartition des vols, trajectoires et postures entre les 2 stations

Vol avant capture - Tête Vol après capture	STATION-REPRODUCTION	STATION-MIGRATION
Vol battu ascendant - Tête « projetée » Vol plané avec virage	279 (23,25 %)	15 (6,41 %)
Vol battu « horizontal » - Tête « projetée » Vol battu	220 (18,33 %)	60 (25,64 %)
Vol battu ascendant - Tête « projetée » Vol battu	181 (15,08 %)	10 (4,27 %)
Vol battu « horizontal » - Tête « rentrée » Vol battu	123 (10,25 %)	10 (4,27 %)
Vol plané - Tête « projetée » Vol plané	87 (7,25 %)	38 (16,24 %)
Vol battu « horizontal » - Tête « projetée » Vol plané	42 (3,50 %)	11 (4,70 %)
Vol plané - Tête « rentrée » Vol plané	40 (3,33 %)	1 (0,43 %)
Vol plané - Tête « projetée » Vol plané avec virage	35 (2,92 %)	11 (4,70 %)
Vol plané - Tête « projetée » Vol battu	32 (2,66 %)	13 (5,55 %)
Vol battu « horizontal » - Tête « projetée » Vol plané avec virage	32 (2,66 %)	16 (6,84 %)
Vol battu ascendant - Tête « projetée » Vol plané	31 (2,58 %)	11 (4,70 %)
Vol battu ascendant - Tête « rentrée » Vol battu	21 (1,75 %)	1 (0,43 %)
Vol battu « horizontal » - Tête « rentrée » Vol plané avec virage	16 (1,33 %)	1 (0,43 %)
Vol battu horizontal - Tête « rentrée » Vol plané	16 (1,33 %)	1 (0,43 %)
Vol plané - Tête « rentrée » Vol plané avec virage	15 (1,25 %)	
Vol plané - Tête « rentrée » Vol battu	15 (1,25 %)	7 (3,00 %)
Vol battu ascendant - Tête « rentrée » Vol plané avec virage	11 (0,92 %)	1 (0,43 %)
Vol battu ascendant - Tête « rentrée » Vol plané	4 (0,33 %)	
Vol plané ascendant - Tête « projetée » Vol battu		7 (3,00 %)
Vol plané ascendant - Tête « projetée » Vol plané		13 (5,55 %)
Vol plané ascendant - Tête « projetée » Vol plané avec virage		7 (3,00 %)
Total	1200	234

8.C.2. Comparaison des vols, postures et trajectoires entre les 2 stations (Tableau 10)

8.C.2.1. Avant la capture

Sur la station-reproduction :

- 81 % des oiseaux sont en vol battu ;
- 19 % sont en vol plané.

Sur la station-migration :

- 58 % des oiseaux sont en vol battu ;
- 42 % sont en vol plané.

Sur la station-migration, le vent permet aux martinets d'utiliser plus souvent le vol plané moins coûteux en dépenses énergétiques.

8.C.2.2. Les captures

Sur la station-reproduction :

- 78 % des captures se font avec une projection de la tête ;
- 22 % des captures se font sans projection de la tête.

Sur la station-migration :

- 91 % des captures se font avec une projection de la tête ;
- 9 % des captures se font sans projection de la tête.

La fréquence plus élevée des captures avec projection de la tête sur la station-migration peut s'expliquer par :

- l'air plus agité (vents) ;
- la vitesse de chasse plus rapide ;
- les proies plus grosses.

8.C.2.3. Après la capture

Sur la station-reproduction :

- 50 % des oiseaux sont en vol battu ;
- 50 % sont en vol plané.

Sur la station-migration :

- 46 % des oiseaux sont en vol battu ;
- 54 % sont en vol plané.

Dans les 2 stations, les 2 types de vol ont des fréquences sensiblement équilibrées. Dans le détail, en ne considérant que le vol plané, des différences apparaissent.

Sur la station-reproduction :

- 64 % des captures sont suivies d'un vol plané avec virage ;
- 36 % des captures sont suivies d'un vol plané sans virage.

Sur la station-migration :

- 42 % des captures sont suivies d'un vol plané avec virage ;
- 58 % des captures sont suivies d'un vol plané sans virage.

Dans la station-reproduction, par temps sans vent, les virages qui suivent les captures ont été interprétés comme des manœuvres de vol destinées à exploiter par un parcours sinueux un domaine de chasse avec des proies potentielles.

Dans la station-migration, au-dessus des roselières, les martinets font des circuits de chasse en fonction du régime des vents : chasse en volant avec le vent de face, puis retour rapide avec le vent dans le dos pour repartir à nouveau pour un vol de chasse avec le vent de face. Ces circuits expliquent la fréquence plus faible des captures suivies d'un vol plané avec virage.

Remarque : si aucun vol plané ascendant n' a été observé sur la station-reproduction c'est parce que les oiseaux ne chassaient sur le site que par temps calme sans vent.

8.C.3. Les postures de la tête

Dans les 2 stations, les projections de la tête au moment de la capture se font principalement vers l'avant, dans le sens du vol de l'oiseau (**Tableau 11**).

Le pourcentage élevé des projections de la tête vers le haut comparé au pourcentage très faible des projections de la tête vers le bas renforcent l'idée déjà développée que les martinets ne plongent pas sur leur proie mais préfèrent la capturer par le dessous.

8.C.4. Les captures en vol inversé

Dans la station-reproduction, sur les 1200 captures, 46 (3,8 %) d'entre elles montrent un vol inversé :

- 22 captures se font en vol inversé ;
- 24 captures sont suivies immédiatement par un vol inversé.

Dans la station-migration, sur les 234 captures, 11 (4,7 %) d'entre elles montrent un vol inversé (**Figure 26**) :

- 6 captures se font en vol inversé ;
- 5 captures sont suivies d'un vol inversé.

Tableau 11.

Les 4 directions de la « projection » de la tête dans les deux stations

	STATION-REPRODUCTION	STATION-MIGRATION
Projection de la tête vers l'AVANT	409 (43,5 %)	104 (49 %)
Projection de la tête vers le HAUT	278 (29,6 %)	74 (35 %)
Projection de la tête vers le CÔTÉ	245 (26,1 %)	28 (13 %)
Projection de la tête vers le BAS	7 (0,8 %)	6 (3%)
Captures avec projection	939	212



Figure 26.

Capture en vol inversé au-dessus de la roselière

Vidéo



8.D. L'ouverture et la fermeture du bec

Dans les 2 stations, les durées moyennes d'ouverture et de fermeture du bec sont très proches : les différences ne commencent qu'au millième de seconde (**Tableau 12**).

Les valeurs très légèrement supérieures dans la station-migration peuvent s'expliquer par la vitesse de vol et la taille

des proies légèrement plus élevées dans cette station.

Par exemple, la capture d'un Odonate Zygoptère (**Figure 27**) a nécessité quelques contorsions de la tête du martinet pour l'ingestion complète de cette proie fine mais longue [longueur moyenne : 30 mm chez l'Agrion élégant (*Ischnura elegans*) observé sur le site le jour même].

Tableau 12.

Les durées moyennes de l'ouverture et de la fermeture du bec dans les 2 stations

		STATION-REPRODUCTION	STATION-MIGRATION
Nombre de captures		1200	234
Ouverture du bec	Valeur minimale	0,0111 s	0,0166 s
	Durée moyenne	0,0214 s	0,0250 s
	Valeur maximale	0,0666 s	0,0555 s
Fermeture du bec	Valeur minimale	0,0055 s	0,0083 s
	Durée moyenne	0,0113 s	0,0111 s
	Valeur maximale	0,0277 s	0,0166 s
Ouverture + Fermeture	Valeur minimale	0,0166 s	0,0277 s
	Durée moyenne	0,0327 s	0,0400 s
	Valeur maximale	0,0833 s	0,0722 s

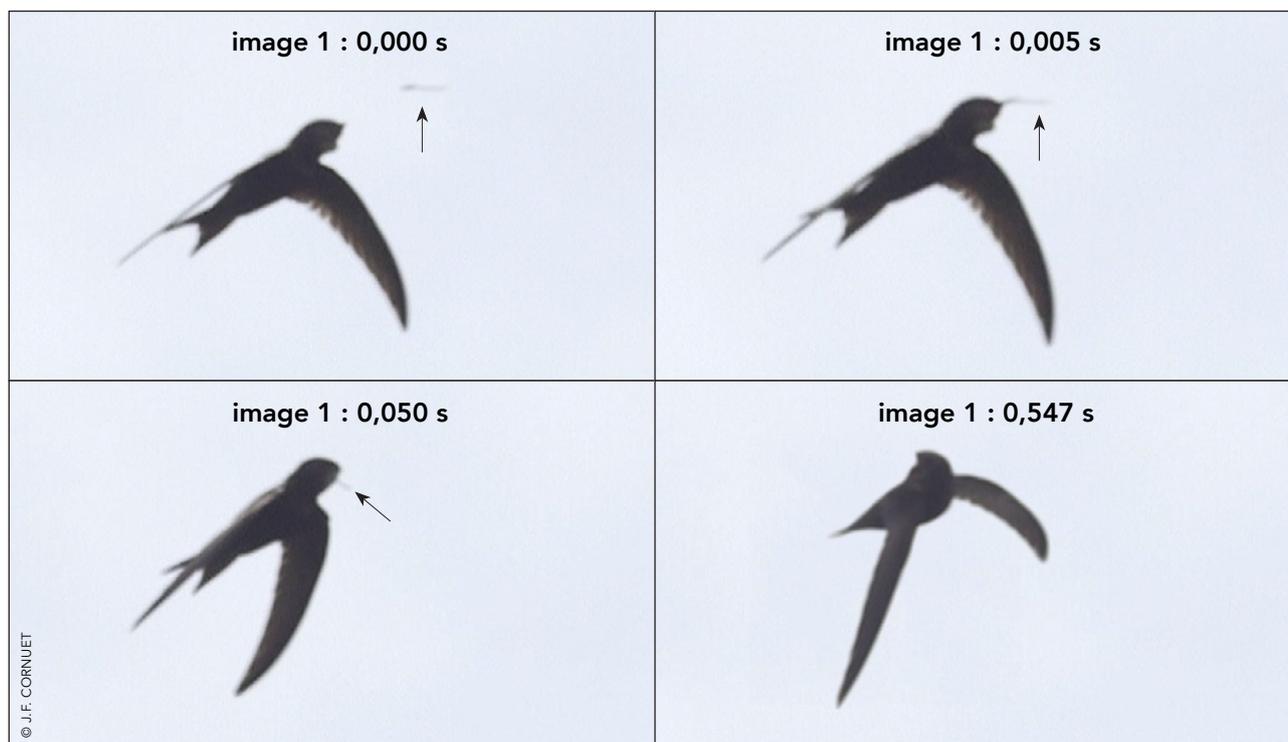


Figure 27.

L'ingestion « plus longue » d'un Odonate Zygoptère nécessitant des contorsions de la tête

8.E. Les captures où la proie est visible

8.E.1. Nombre de captures

Dans la station-reproduction, la proie est visible dans seulement 10 % des captures, alors que dans la station-migration ce pourcentage est de 73 % (**Tableau 13**). Les conditions différentes des prises de vue, notamment la distance à laquelle se trouve l'oiseau filmé, ne semblent pas être un facteur explicatif car la taille des martinets varie dans les mêmes proportions dans les vidéos filmées dans les deux stations.

L'explication la plus plausible est la taille moyenne supérieure des proies dans la station-migration. En simplifiant, on peut considérer que la majorité des proies de la station-reproduction devaient être de taille inférieure à 5 mm (valeur arbitraire) alors que celles de la station-migration devaient être de taille supérieure à 5 mm.

8.E.2. Réussite des captures

Comme cela avait déjà été noté dans la station-reproduction, les 172 captures avec la proie visible réalisées dans la station-migration sont toutes réussies : la proie finit bien sa trajectoire dans le bec du martinet. Ce résultat confirme ce que nous écrivions pour la station-reproduction : le Martinet noir est un chasseur très

efficace et il nous est permis de penser que la très grande majorité des autres captures où les proies ne sont pas visibles sont des captures réussies.

8.E.3. La vitesse du martinet au moment de la capture

Dans les deux stations, sur des échantillons respectivement de 52 et 57 captures, il a été possible de calculer la vitesse moyenne du martinet juste avant la capture (**Tableau 13**). Elle est de 9,8 m/s sur la station-migration. Cette valeur est supérieure de 24 % à celle trouvée dans la station-reproduction (7,9 m/s).

Ce vol de chasse plus rapide est à mettre en parallèle avec une altitude de vol plus faible au-dessus de la roselière, des proies plus grosses aux déplacements plus rapides, un air plus agité par le vent, des migrateurs adultes plus affamés...

8.E.4. La distance de la proie au bec quand l'oiseau commence à l'ouvrir

La distance moyenne de la proie au bec (**Tableau 13**) quand l'oiseau commence à l'ouvrir est supérieure de 47 % dans la station-migration (25 cm) à la valeur calculée dans la station-reproduction (17 cm).

Une vitesse de vol plus rapide dans la station-migration peut expliquer cette différence.

Tableau 13.

Les captures où la proie est visible dans les 2 stations

	STATION-REPRODUCTION	STATION-MIGRATION
Nombre total de captures	1 200	234
Nombre de captures avec la proie visible	120 (10 %)	172 (73 %)
Nombre de captures avec la proie visible permettant des calculs	52	57
Vitesse moyenne du martinet noir au moment de la capture	7,9 m/s	9,8 m/s
Distance moyenne de la proie au bec quand le bec commence à s'ouvrir	17 cm	25 cm

8.F. Les intervalles de temps séparant 2 captures successives

Dans les deux stations, un échantillon de vidéos avec chasse active comportant des captures multiples a été comparé (Tableau 14).

L'intervalle le plus court entre deux captures et la durée moyenne des intervalles présentent des valeurs proches.

Toutefois ces deux paramètres sont légèrement supérieurs dans la station-migration en corrélation avec un vol de chasse plus rapide pour capturer des proies plus grosses aux déplacements plus rapides dans un air plus agité par le vent.

La Figure 28 montre l'exemple d'un martinet noir réalisant 9 captures successives en 35,5 s dans la station-migration. L'intervalle de temps moyen entre 2 captures est de 4,4 s.

Tableau 14.

Les intervalles de temps entre les captures dans les 2 stations

	STATION-REPRODUCTION	STATION-MIGRATION
Nombre de vidéos avec captures multiples	21	15
Nombre de captures	190	73
Nombre d'intervalles entre 2 captures	169	58
Intervalle le plus court entre 2 captures	0,266 s	0,358 s
Durée moyenne des intervalles entre 2 captures	3,0 s	4,0 s

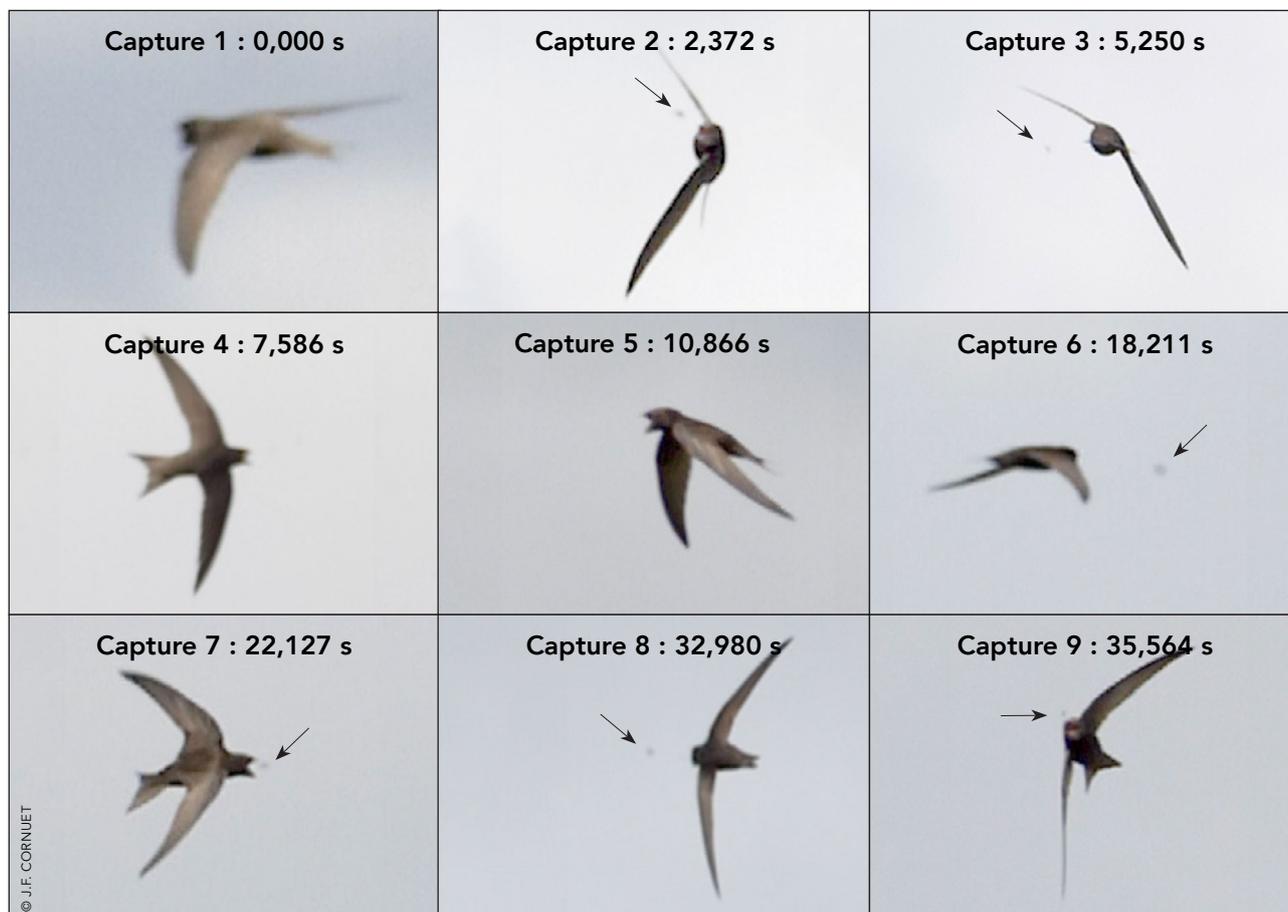


Figure 28.

9 captures successives en 35,5 secondes, soit un intervalle moyen de 4,4 s

Vidéo



8.G. Bilan de la comparaison

La comparaison entre la station-reproduction et la station-migration permet une certaine généralisation. En effet, les comportements trophiques sont très comparables, alors que le milieu de chasse, le statut et les besoins alimentaires des individus concernés sont différents.

Dans les 2 stations, les captures où la proie est visible ($n = 292$) sont toutes réussies : le Martinet noir est un chasseur très efficace !

Si une partie des captures se fait discrètement quand la trajectoire de l'oiseau coïncide avec celle de la proie, la plupart des autres se font après un court vol ascendant battu ou plané quand l'oiseau chasse face au vent.

La projection de la tête vers l'avant, le haut ou le côté accompagnée ou non d'un mouvement global de projection du corps, contribue souvent à la réussite de la capture. La posture adoptée au moment de la capture n'est pas nécessairement dépendante de la taille de la proie : l'oiseau peut projeter vigoureusement le corps et la tête,

avec le bec grand ouvert et yeux mi-clos pour capturer une proie minuscule !

Quelles que soient les circonstances, le Martinet noir chasse le bec fermé : il l'ouvre et le referme sur chaque proie en un temps très bref de l'ordre de quelques centièmes de seconde.

S'il le faut, le Martinet noir sait utiliser le vol inversé pour assurer la réussite de certaines captures.

En période de nourrissage, la présence d'un bolus chez les adultes reproducteurs ne semble pas affecter les capacités de la chasse et des captures.

Les intervalles de temps entre les captures se comptent en secondes, mais quand les proies abondent, ils peuvent être très courts de l'ordre de quelques dixièmes de seconde.

Toutefois la période de l'année, la configuration du terrain, la disponibilité et la taille des proies, ainsi que les mouvements des masses d'air sont susceptibles de modifier certaines des caractéristiques du vol de chasse comme la hauteur du vol, la vitesse de l'oiseau, le circuit de la chasse...



© J.F. CORNUET

9. Comparaison avec le Martinet à ventre blanc

Le 16 août 2018 et le 22 août 2019, près du sommet de la Bourgeoise (Samoëns, Haute-Savoie, France), à l'altitude de 1760 m, j'ai filmé des groupes de Martinets à ventre blanc (*Tachymarptis melba*) chassant au-dessus de crêtes herbeuses. Ce sont des oiseaux provenant des colonies locales installées dans les falaises calcaires du Haut-Giffre.

9.A. Les conditions des prises de vue

Leur passage en vol de chasse au-dessus du site n'a duré que quelques minutes à chaque fois :

- entre 10 h 00 et 10 h 15, le 16 août 2018 ;
- entre 13 h 00 et 13 h 15 le 22 août 2019.

Les deux jours, le temps était beau

et chaud avec un ciel voilé et un vent faible. Beaucoup d'insectes étaient présents et très actifs. Les conditions météorologiques étaient particulièrement favorables aux ascendances thermiques et orographiques.

Le 16 août 2018, 10 vidéos ont été tournées où 12 captures ont été identifiées. Le 22 août 2019, 8 vidéos ont été tournées où 16 captures ont été effectuées pour moitié par un ou des individus avec un bolus.

Les 28 captures ont été analysées avec les procédures utilisées pour le Martinet noir. Même avec ce faible échantillon, il a été possible de décrire et de caractériser des comportements communs aux deux espèces comme cela avait déjà été le cas avec les toilettes dans la partie 1.

Mais pour être plus rigoureux, il faudrait pouvoir filmer simultanément les deux espèces en chasse sur le site, ce qui est possible en juin et juillet (observations personnelles).



Martinets à ventre blanc en chasse au-dessus des crêtes herbeuses

9.B. Le vol de chasse

Le vol de chasse du Martinet à ventre blanc, comme celui du Martinet noir, est constitué de l'alternance de phases de vol battu et de phases de vol plané.

Les 18 vidéos représentent un temps total de 105 s en vol de chasse.

Le temps consacré :

- au vol plané est de 81 s (77 %) ;
- au vol battu est de 24 s (23 %).

Ce sont sensiblement les mêmes valeurs trouvées pour le Martinet noir dans des conditions météorologiques similaires (beau temps chaud, sans vent...).

La durée moyenne des phases :

- de vol plané est de 3,0 s ;
- de vol battu est de 1,5 s.

Ces valeurs sont supérieures à celles du Martinet noir (vol plané : 1,4 s ; vol battu 1,0 s) sur la station-reproduction. Comme pour les toilettes où les durées moyennes étaient elles aussi supérieures, ces différences peuvent s'expliquer en partie par les dimensions moyennes des deux espèces (**Tableau 15**).

Avec sa plus grande envergure, le Martinet à ventre blanc effectue de longues traversées en vol plané en profitant des ascendances thermiques et orographiques.

Tableau 15.

Comparaison des mensurations du Martinet noir et du Martinet à ventre blanc

	Poids	Longueur	Envergure
Martinet noir	42 à 48 g	16 à 17 cm	42 à 48 cm
Martinet à ventre blanc	80 à 120 g	20 à 22 cm	54 à 60 cm



9.C. Les vols, trajectoires et postures

Chez le Martinet à ventre blanc on retrouve 10 des 18 combinaisons décrites chez le Martinet noir (**Tableau 16**).

Sur les 28 captures, 71 % sont réalisées après d'un vol plané, 64 % d'entre elles

s'accompagnant d'une projection de la tête et 79 % sont suivies d'un vol plané (**Tableau 17**). Ceci montre l'importance du vol plané avant et après la capture chez le Martinet à ventre blanc.

Dans les deux espèces la projection de la tête est observée dans une majorité des captures.

Tableau 16.

Comparaison de la répartition des vols, trajectoires et postures entre les 2 martinets

Vol avant capture - Tête Vol après capture	MARTINET NOIR	MARTINET À VENTRE BLANC
1. Vol battu ascendant - Tête « projetée » Vol plané avec virage	279 (23,25 %)	
2. Vol battu « horizontal » - Tête « projetée » Vol battu	220 (18,33 %)	1 (3,57 %)
3. Vol battu ascendant - Tête « projetée » Vol battu	181 (15,08 %)	1 (3,57 %)
4. Vol battu « horizontal » - Tête « rentrée » Vol battu	123 (10,25 %)	2 (7,14 %)
5. Vol plané - Tête « projetée » Vol plané	87 (7,25 %)	11 (39,28 %)
6. Vol battu « horizontal » - Tête « projetée » Vol plané	42 (3,50 %)	1 (3,57 %)
7. Vol plané - Tête « rentrée » Vol plané	40 (3,33 %)	7 (25 %)
8. Vol plané - Tête « projetée » Vol plané avec virage	35 (2,92 %)	
9. Vol plané - Tête « projetée » Vol battu	32 (2,66 %)	1 (3,57 %)
10. Vol battu « horizontal » - Tête « projetée » Vol plané avec virage	32 (2,66 %)	1 (3,57 %)
11. Vol battu ascendant - Tête « projetée » Vol plané	31 (2,58 %)	2 (7,14 %)
12. Vol battu ascendant - Tête « rentrée » Vol battu	21 (1,75 %)	
13. Vol battu « horizontal » - Tête « rentrée » Vol plané avec virage	16 (1,33 %)	
14. Vol battu « horizontal » - Tête « rentrée » Vol plané	16 (1,33 %)	
15. Vol plané - Tête « rentrée » Vol plané avec virage	15 (1,25 %)	
16. Vol plané - Tête « rentrée » Vol battu	15 (1,25 %)	1 (3,57 %)
17. Vol battu ascendant - Tête « rentrée » Vol plané avec virage	11 (0,92 %)	
18. Vol battu ascendant - Tête « rentrée » Vol plané	4 (0,33 %)	
Total	1200	28

Tableau 17.

Comparaison de la répartition des vols, trajectoires et postures entre les 2 martinets

		MARTINET NOIR	MARTINET À VENTRE BLANC
Nombre de captures		1200	28
Vol avant la capture	Battu	81 %	29 %
	Plané	19 %	71 %
Posture de la tête	« Projetée »	78 %	64 %
	« Rentrée »	22 %	36 %
Vol après la capture	Battu	50 %	21 %
	Plané	50 %	79 %

9.C.1. Les captures après un vol battu ascendant

Le 16 août 2018, dans 3 vidéos sur 28, le Martinet à ventre blanc fait une capture après un vol battu ascendant (**Tableau 18**).

Points communs avec le Martinet noir :

- trajectoire ascendante en cloche ;
- vol battu avec les rectrices étalées.

Différences avec le Martinet noir :

- une durée moyenne un peu plus longue (1,02 s) que chez le Martinet noir (0,78 s) ;
- une fréquence moyenne des battements un peu plus faible (8,2 Hz) que chez le Martinet noir (9,4 Hz).

Ces différences, une nouvelle fois, peuvent être corrélées avec les différences de dimensions des deux espèces.

Tableau 18.

Trois captures précédées d'un vol battu ascendant chez le Martinet à ventre blanc

Vidéo



VIDÉOS	Vol de chasse	Vol battu ascendant	Capture	Vol après la capture
P110049	Vol battu Fréquence : 6,5 Hz	Durée : 0,833 s Fréquence : 8,4 Hz		Vol plané
P1100165	Vol plané	Durée : 0,719 s Fréquence : 8,3 Hz		Vol battu Fréquence : 5,7 Hz
P1100175	Vol plané	Durée : 1,511 s Fréquence : 7,9 Hz		Vol plané

9.C.2. La détection des proies

Comme chez le Martinet noir, le début du vol battu ascendant peut être considéré comme l'instant où le Martinet à ventre blanc a visuellement détecté une proie. Dans les 3 exemples précédents (Tableau 18), la durée du vol battu ascendant est calculée mais sans information sur la vitesse, il n'est pas possible d'en déduire la distance parcourue.

À la différence du Martinet noir, il me semble que le Martinet à ventre blanc montre davantage de signes d'un changement de comportement qui peuvent

être interprétés comme l'instant où la proie est détectée : bascule du corps, tension du regard dans la direction supposée de la proie...

Ces deux espèces de martinets ont une morphologie et une anatomie de la tête comparables (Figures 29 et 30). La faible mobilité des yeux est compensée par des mouvements très rapides de la tête (Figures 31 et 32).

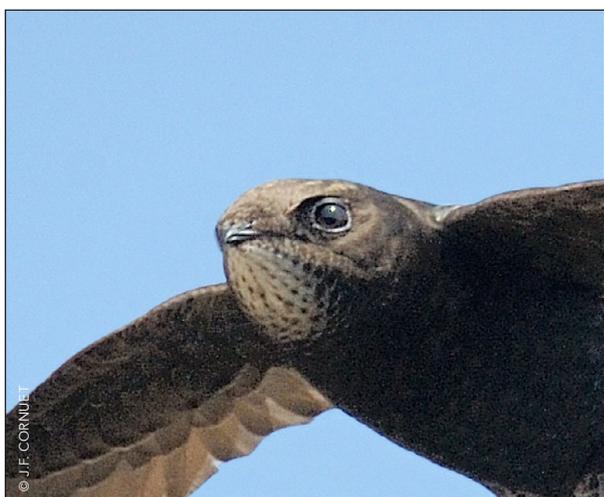


Figure 29.
La tête du Martinet noir

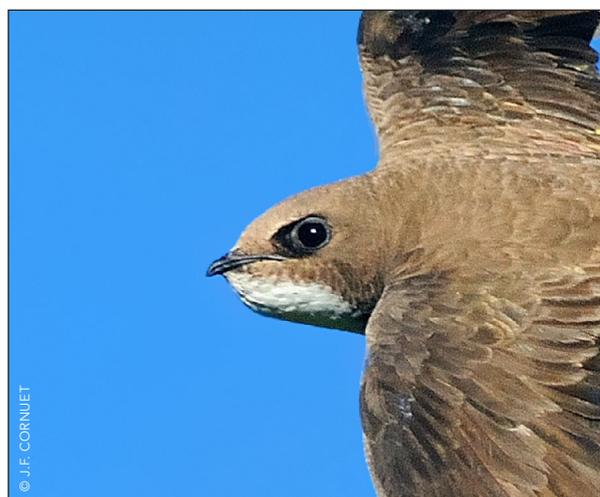


Figure 30.
La tête du Martinet à ventre blanc

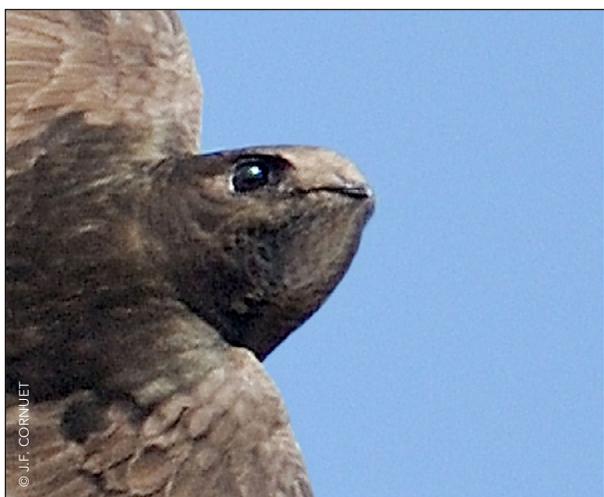


Figure 31.
Mobilité de la tête du Martinet noir



Figure 32.
Mobilité de la tête du Martinet à ventre blanc

9.C.3. Les postures de la tête

Les deux postures, tête « rentrée » et tête « projetée » s'observent chez le Martinet à ventre blanc. Dans les deux espèces, la projection de la tête vers l'avant dans le sens du vol est la plus fréquente (**Tableau 19**).

Elle s'accompagne souvent de la projection du corps avec les ailes abaissées, la queue étalée en éventail et le cou étiré vers le haut (**Figure 33**).

L'absence de projection de la tête sur le côté est certainement à mettre en rapport avec le faible nombre de données.

Les 3 captures avec la projection de la tête vers le bas pourraient être une particularité du Martinet à ventre blanc, le Martinet noir ne montrant que très rarement ce type de projection (0,8 %). Mais des données supplémentaires sont indispensables pour établir une éventuelle différence.

9.C.4. Le bec et la cavité buccale

Comme le Martinet noir, le Martinet à ventre blanc a un petit bec noirâtre triangulaire qui peut s'ouvrir très largement sous l'œil pour faire apparaître une grande cavité buccale.

L'amplitude de l'ouverture du bec est également variable et n'est pas directement liée à la taille de la proie puisqu'une amplitude maximale peut être observée pour de très petites proies non visibles (vignettes du **Tableau 18**).

9.C.5. Les paupières

Le Martinet noir et le Martinet à ventre blanc ont de grosses paupières pour protéger leurs yeux. Au moment d'une capture quand ils ouvrent le bec, très souvent les paupières se ferment en partie ou en totalité (**Figure 34**).

Tableau 19.

Les 4 directions de la « projection » de la tête chez les deux espèces

	MARTINET NOIR	MARTINET À VENTRE BLANC
Projection de la tête vers l'AVANT	409 (43,5 %)	9 (50 %)
Projection de la tête vers le HAUT	278 (29,6 %)	6 (33 %)
Projection de la tête vers le CÔTÉ	245 (26,1 %)	0
Projection de la tête vers le BAS	7 (0,8 %)	3 (17%)
Captures avec projection	939	18



Figure 33.

Capture avec projection du corps vers le haut



Figure 34.

Capture avec les paupières à demi-closes

9.C.6. Les captures en vol inversé

Comme le Martinet noir, le Martinet à ventre blanc est capable de passer en vol inversé (**Figure 35**) en faisant pivoter les ailes, la tête restant fixe. Sur cet exemple la rotation est plus rapide que dans le cas mesuré chez le Martinet noir (**Figure 9**).

De même, le Martinet à ventre blanc est capable de capturer des proies en vol inversé (**Figure 36**). Celui-ci assure un meilleur positionnement et un ralentissement efficace avant la capture.

Pour l'instant je n'ai aucun document sur un éventuel rôle social du vol inversé chez le Martinet à ventre blanc.

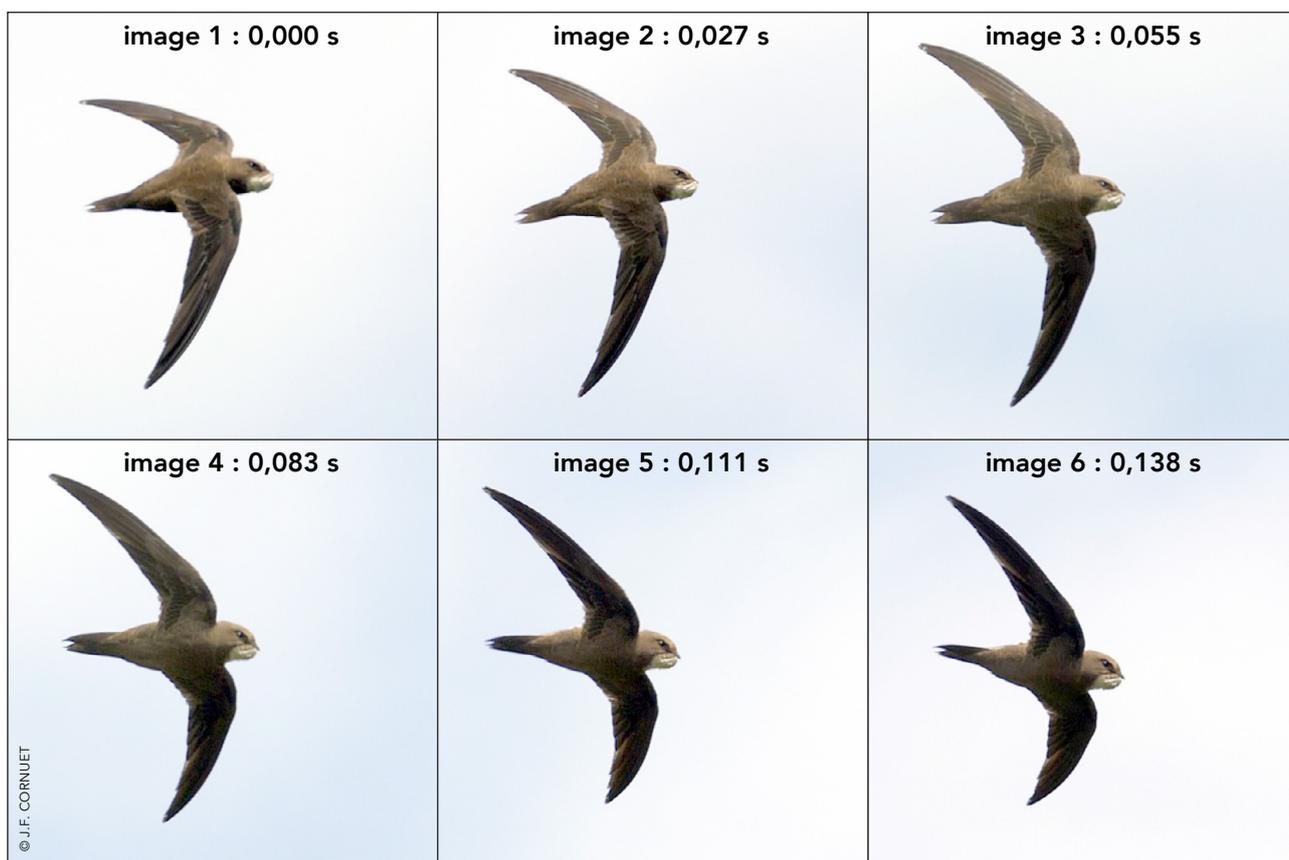


Figure 35.

Rotation du corps du Martinet à ventre blanc au cours du passage en vol inversé. La tête reste fixe.

Vidéo



Figure 36.

Martinet à ventre blanc, capture d'une proie en vol inversé

Vidéo



9.D. L'ouverture et la fermeture du bec

Comme le Martinet noir, le Martinet à ventre blanc chasse le bec fermé. Il ne l'ouvre qu'un très bref instant au moment de la capture.

Comparées à celles du Martinet noir, les durées moyennes de l'ouverture et de la fermeture du bec sont très proches (**Tableau 20**). Dans les 2 espèces, le cycle

ouverture-fermeture du bec ne dépasse pas le dixième de seconde (maximum 0,0944 s chez le Martinet à ventre blanc).

Les valeurs supérieures des millièmes de seconde chez le Martinet à ventre blanc sont une nouvelle fois à corréliser avec ses dimensions supérieures (**Tableau 15**).

Il serait intéressant de voir si la taille moyenne des proies, généralement plus élevée chez le Martinet à ventre blanc a une incidence sur la durée moyenne du cycle ouverture-fermeture du bec.

Tableau 20.

Comparaison des durées moyennes de l'ouverture et de la fermeture du bec

		MARTINET NOIR	MARTINET À VENTRE BLANC
Nombre de captures		1200	28
Ouverture du bec	Valeur minimale	0,0111 s	0,0111 s
	Durée moyenne	0,0214 s	0,0272 s
	Valeur maximale	0,0666 s	0,0777 s
Fermeture du bec	Valeur minimale	0,0055 s	0,0083 s
	Durée moyenne	0,0113 s	0,0153 s
	Valeur maximale	0,0277 s	0,0277 s
Ouverture + Fermeture	Valeur minimale	0,0166 s	0,0222 s
	Durée moyenne	0,0327 s	0,0425 s
	Valeur maximale	0,0833 s	0,0944 s



9.E. Les captures où la proie est visible

9.E.1. Les calculs

Comme pour le Martinet noir, certaines vidéos du Martinet à ventre blanc montrent une proie qui peut être suivie jusqu'à la capture. Elles fournissent des informations permettant les mêmes calculs que pour le Martinet noir.

Chez ce dernier, sur les 52 vidéos étudiées 2 résultats ont été obtenus sur la station-reproduction :

- la vitesse moyenne du Martinet noir est de 7,9 m/s ;
- la distance de la proie au bec quand celui-ci commence à s'ouvrir est de 17 cm.

Chez le Martinet à ventre blanc, il est difficile de faire des moyennes sur seulement 5 captures (Tableau 21). On peut néanmoins faire plusieurs remarques.

Tout d'abord la vitesse du Martinet à ventre blanc, au moment de la capture, présente des valeurs extrêmes qui varient du simple au triple (valeur minimale de

6,2 m/s ; valeur maximale de 19,7 m/s).

Ces vitesses sont majoritairement plus élevées que la vitesse moyenne calculée chez le Martinet noir (7,9 m/s). Le vol de chasse du Martinet à ventre blanc, dans les conditions étudiées, est donc un vol plus rapide que celui du Martinet noir dans la station reproduction.

La vitesse la plus faible (6,2 m/s) s'explique aisément : elle est mesurée sur une capture faite en vol inversé (Figure 36) dont l'une des fonctions est de freiner l'oiseau pour faciliter la capture.

De même que la vitesse, la distance de la proie au bec quand celui-ci commence à s'ouvrir présente des valeurs extrêmes qui varient du simple au quadruple (distance minimale de 11 cm ; distance maximale de 44 cm).

Comme pour le Martinet noir, ces valeurs confirment que le Martinet à ventre blanc ouvre le bec au tout dernier instant avant la capture ce qui est cohérent avec la brièveté du cycle ouverture-fermeture du bec (0,04 s) et illustre les capacités neuro-musculaires très performantes communes à ces deux espèces.

Tableau 21.

Les données de 5 captures du Martinet à ventre blanc où la proie est visible

VIDÉOS	Distance maximale où la proie devient visible	Vitesse du martinet sur cette distance	Distance de la proie au bec quand le bec commence à s'ouvrir
P1 100145	0,656 m	19,7 m/s	26 cm
P1 100147	1,482 m	13,0 m/s	31 cm
P1 100160	2,539 m	16,3 m/s	44 cm
P1 222605	1,610 m	8,9 m/s	22 cm
P1 222607	1,019 m	6,2 m/s	11 cm



9.E.2. Une capture en plusieurs étapes

Une capture avec une proie visible est intéressante à détailler car elle s'effectue en plusieurs étapes sur une durée de près de 4 secondes (**Figure 37**).

Étape 1

L'oiseau est en vol plané. Soudain il s'élève d'un vol battu ascendant énergique : une proie a été repérée mais elle n'est pas dans le champ filmé pour l'instant.

Étape 2

L'oiseau cesse de battre des ailes, plane les ailes tendues et la queue déployée en éventail tout en suivant la progression de la proie qui rentre dans le champ (elle n'est pas visible sur l'imagette).

Étape 3

La proie lui passe devant sans que l'oiseau ne se projette vers elle.

- Est-ce un échec de la capture en raison d'une mauvaise évaluation par l'oiseau de la trajectoire et de la distance de la proie ?
- Est-ce un renoncement après la détection d'une proie potentiellement à risque ?

Étape 4

La proie disparaît rapidement du champ filmé, mais soudain l'oiseau vire brutalement sur l'aile et plonge en vol battu semblant la prendre en chasse.

Étape 5

En suivant la trajectoire de l'oiseau la proie apparaît à nouveau dans le champ et cette fois-ci l'oiseau réussit la capture.

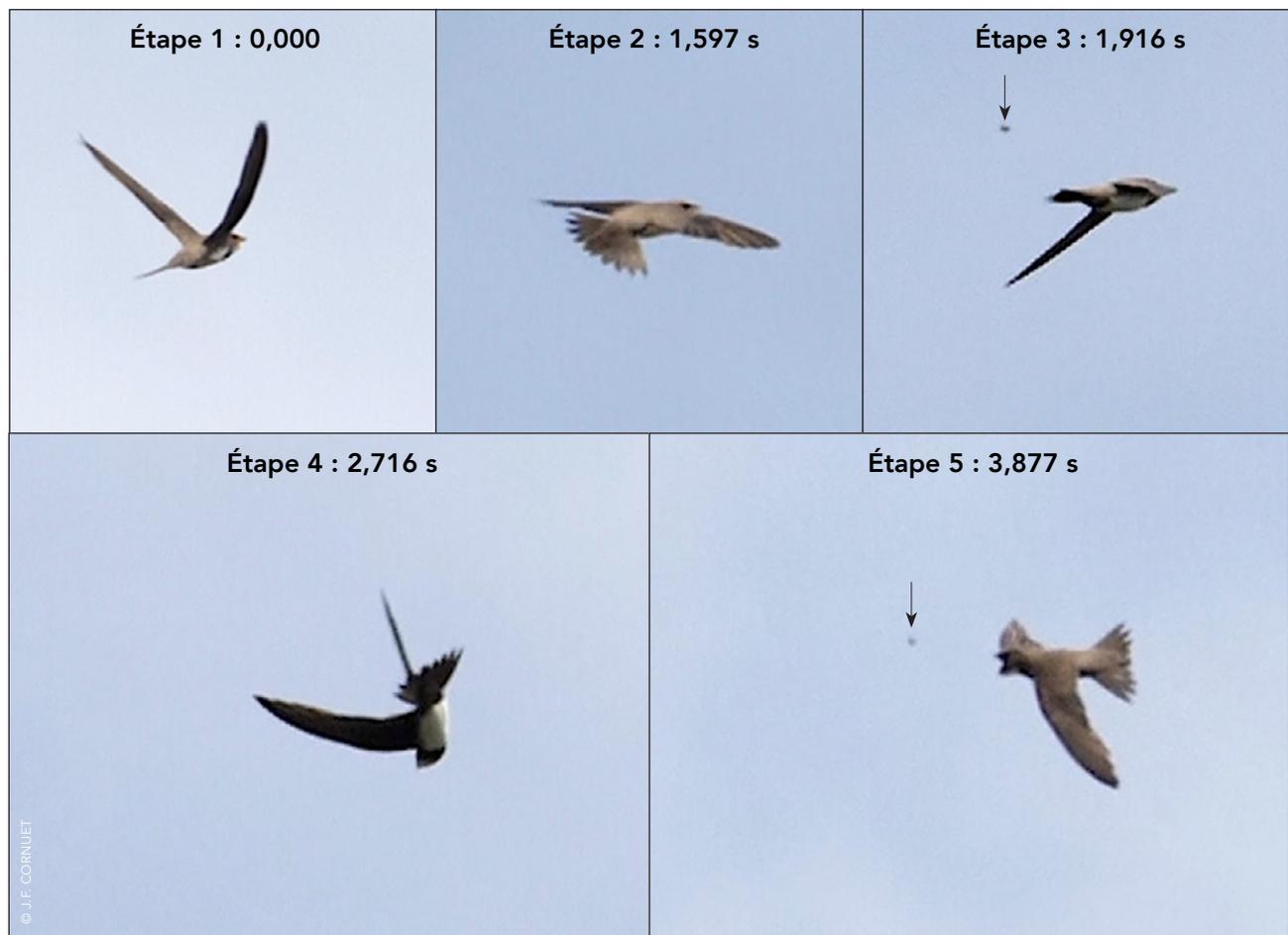


Figure 37.
Une capture en 5 étapes

Vidéo



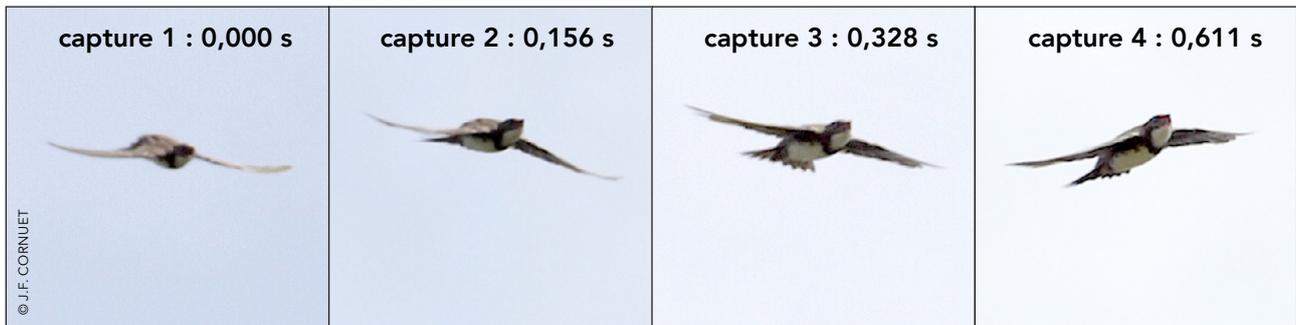


Figure 38.

Un enchaînement de 4 captures en seulement 0,611 s

Vidéo



9.F. Les intervalles de temps séparant 2 captures successives

Parmi les 28 vidéos du Martinet à ventre blanc, une se distingue par un enchaînement de 4 captures en seulement 0,611 s, soit un intervalle moyen entre chaque capture de 0,204 s (Figure 38). Il est possible que ces captures soient effectuées dans un essaim d'insectes car des colonnes d'insectes étaient visibles sur le site (fourmis volantes...).

La vidéo montre que l'oiseau enchaîne les 4 captures au cours d'un vol plané marqué à chaque capture par :

- un léger abaissement des 2 ailes ;
- un redressement de la tête vers le haut ;
- une ouverture puis fermeture du bec.

Chez le Martinet noir, nous avons vu qu'un oiseau avec un bolus pouvait enchaîner 3 captures en 0,532 s avec des intervalles égaux de 0,266 s entre chaque capture (Figure 22).

9.G. Les captures avec bolus

Comme le Martinet noir, le Martinet à ventre blanc alimente ses poussins avec des balles de proies collées entre elles avec de la salive (bolus). Sur les 28 captures, 8 sont effectuées par des adultes avec un bolus. Comme chez le Martinet

noir, le transport dans la cavité buccale de la balle de nourriture ne semble pas avoir un impact important sur les capacités de capture du Martinet à ventre blanc. On note juste chez les 2 espèces un très léger allongement du cycle d'ouverture-fermeture du bec. Mais la présence d'un bolus n'empêche pas l'oiseau de se projeter vers une proie (Figure 39).

9.H. Bilan de la comparaison

La comparaison avec la chasse du Martinet à ventre blanc confirme la proximité comportementale des deux espèces, déjà remarquée dans l'étude des toilettes.

Les petites différences quantitatives trouvent principalement leur origine dans la taille supérieure du Martinet à ventre blanc.



Figure 39.

Adulte avec bolus capturant une proie

10. Des questions en suspens

Cette étude des captures a donc permis de décrire les différents types de vols et de postures mis en œuvre dans le comportement alimentaire du Martinet noir. Mais des questions restent pour l'instant en suspens. En voici deux exemples.

10.A. Les comportements de chasse du Martinet noir sont-ils innés ?

Le jeune martinet à sa sortie du nid n'est pas pris en charge par les adultes comme c'est par exemple le cas chez les hirondelles de nos régions [Hirondelle rustique (*Hirundo rustica*), Hirondelle de rochers (*Ptyonoprogne rupestris*)...] qui restent quelque temps en groupes familiaux où les jeunes côtoient des adultes et peuvent apprendre à chasser par imitation tout en continuant d'être alimentés.

Ainsi les ravitaillements en vol, fréquents chez ces espèces, contribuent à développer les capacités motrices utiles pour le vol de chasse autonome des jeunes.

Le jeune martinet ne bénéficie pas de cette assistance des premiers jours. Il s'envole plutôt le soir, à la tombée de la nuit et quitte rapidement la colonie (GENTON, 2016) où il ne revient pas.

Si ce départ se fait dans la journée, il est alors possible de voir quelques comportements innés. Ainsi un jeune à peine sorti du nid a-t-il été observé en train de se toiletter 3 à 4 fois par contorsion avec frottements..., un autre a montré un comportement typique de capture d'une proie (B. GENTON, communication personnelle, 12 août 2019).

Il est donc hautement probable que les comportements basiques de chasse et de toilettage du Martinet noir soient innés avec une amélioration progressive de l'efficacité par mimétisme dans la phase d'apprentissage qui suit le premier vol (G. GORY, communication personnelle, 12 août 2019).

En milieu naturel proche des grands cours d'eau, des jeunes de l'année peuvent être observés hors colonie : par exemple on peut voir des comportements (boire, chasser, se toiletter...). Mais la difficulté reste quand même de savoir à coup sûr si l'on est en présence de jeunes de l'année ou d'individus plus âgés (G. GORY, communication personnelle, 9 juillet 2019).

Les jeunes martinets de l'année se distinguent visuellement par :

- leur grand menton blanc ;
- leur front blanc ;
- leur teinte générale plus claire ;
- les lisérés pâles des rémiges et des rectrices (Figure 40).

(B. GENTON, communication personnelle, 12 août 2019)

À l'aide de jumelles, un observateur, grand connaisseur des martinets, pourrait arriver à faire la distinction sur des jeunes volant au milieu d'un groupe d'individus de différentes classes d'âge.

Par contre le critère de la longueur des rémiges plus courtes de 5 % chez le jeune ne peut pas s'observer dans la nature.

La rareté des observations de jeunes de l'année dans la nature explique qu'à ce jour, malgré des recherches approfondies dans les médias (livres, revues, internet...), je n'ai jamais vu de photographies d'un jeune en vol.



Figure 40.
Portrait d'un jeune Martinet noir de profil

10.B. Quelles sont les capacités sensorielles du Martinet noir ?

C'est un problème très vaste qui dépasse le cadre de cet article. Je me limiterai à deux questions précises.

10.B.1. À quelle distance le Martinet noir est-il capable de détecter une proie ?

La question s'était posée à la page 86 : le déclenchement du vol battu ascendant semble correspondre à la détection de la proie. La durée moyenne de ce vol est de 0,780 s. Si nous pouvions mesurer la vitesse, nous pourrions connaître la distance parcourue et donc la distance de détection. Il est évident que cette distance dépend de la taille de la proie. Avec la distance de détection et la taille de la proie, l'acuité visuelle de l'oiseau pourrait

être évaluée.

Mais que sait-on de l'œil et des capacités visuelles du Martinet noir ?

Les yeux du Martinet noir sont bien protégés par une arcade sourcilière constituée de petites plumes raides (**Figure 40**).

L'histologie de la rétine a été étudiée : elle ne possède qu'une fovea latérale et elle renferme plus de cônes que de bâtonnets (**OEHME, 1962**).

Les cônes favorisent la vision diurne des couleurs et leur densité élevée notamment au niveau de la fovea est une condition essentielle de l'acuité visuelle.

Les bâtonnets sont utiles pour la vision nocturne. Avec une densité plus faible de bâtonnets, le Martinet noir voit mieux le jour qu'au crépuscule ou dans la pénombre.

Se basant sur les travaux d'Oehme, Brückner (**BRÜCKNER, 1990**) a fait de nombreuses mesures d'ophtalmologie sur des martinets vivants, jeunes et adultes. Les quelques éléments ci-dessous sont extraits de son

article très complet.

Les yeux des martinets ont des protections internes contre la forte luminosité du soleil.

L'accommodation (mise au point sur la rétine) se fait plus par la courbure de la cornée que par la déformation du cristallin.

Le Martinet noir a un champ de vision binoculaire de 24 ° vers l'avant...

Brückner pense que le Martinet noir peut avoir une véritable vision du relief (stéréopsie).

Le Martinet noir comme la majorité des oiseaux compense la faible mobilité des yeux par des mouvements saccadés de la tête (**Figure 41**).

À partir de toutes ses observations et mesures d'ophtalmologie, Brückner présente une théorie sur la détection visuelle des proies chez le Martinet noir.

10.B.2. Comment le Martinet noir détecte-t-il la dangerosité ou l'inocuité d'une proie ?

La question s'était posée dans l'étude d'exemples de sélection de proies (pages 99 à 102).

Comment le martinet distingue-t-il une abeille ouvrière muni d'un aiguillon d'un mâle faux-bourdon qui en est dépourvu ? Comment le martinet reconnaît un syrphe inoffensif ayant toute l'apparence d'une petite guêpe ?

Hypothèse 1 : la reconnaissance serait visuelle. Les oiseaux perçoivent, au niveau de la rétine, une partie du spectre des UV. Peut-être que l'abeille ouvrière et le faux-bourdon d'un part, le syrphe et la guêpe d'autre part réfléchissent différemment les UV ? (DALTON, 2005).

Hypothèse 2 : la reconnaissance serait auditive. Le martinet pourrait percevoir des différences dans les sons émis par le vol de ces insectes.

Hypothèse 3 : la reconnaissance serait à la fois visuelle et auditive.



Figure 41.

Martinete noir volant de face et tournant la tête inclinée vers sa droite

Conclusion

À la fin de cet article, il ressort que des études complémentaires sur la chasse du Martinet noir devraient être menées dans d'autres contextes environnementaux afin d'établir d'éventuelles variations en fonction des conditions météorologiques, de la taille et de la densité des proies disponibles, de la période de l'année...

L'univers sensoriel de cet oiseau reste également à explorer.

De même une étude plus approfondie de la chasse du Martinet à ventre blanc sur différents sites s'avère indispensable pour affiner ses comportements trophiques.

Il serait également très intéressant de se pencher sur le cas du Martinet pâle (*Apus pallidus*), troisième espèce de martinet nicheuse en France. Chasse-t-il comme le Martinet noir ou a-t-il des comportements qui lui sont propres ?

D'un point de vue méthodologique, les techniques de suivi en stéréo-vidéographie rotative et en vidéo au ralenti devraient être utilisées conjointement pour l'étude des comportements en vol de nombreuses espèces d'oiseaux.

Le matériel qui pourrait faire la synthèse entre les deux techniques est à inventer.

On peut rêver d'une paire de jumelles stabilisées avec :

- un système de mesure voisin de celui qui équipe les jumelles radars de la police pour enregistrer les paramètres physiques du vol et en reconstituer la trajectoire 3D ;
- et un système d'enregistrement vidéo au ralenti pour décrire en détail les comportements de l'oiseau.

Après les toilettages et les captures, un prochain article pourrait concerner les autres comportements aériens et plus particulièrement les comportements sociaux : vol en dièdre, poursuites criantes...



© J.F. CORNUET

Poursuite criante (screaming party) de martinets noirs au crépuscule

Bibliographie

BIRKHEAD, T., 2014. *L'oiseau et ses sens*. Buchet - Chastel, Paris, 2014.

BRÜCKNER, R. 1990 Das Auge und die Sehweise des Mauerseglers *Apus apus*, *Tätigkeitsbericht der naturforschenden Gesellschaft Baselland, Band 36*, Liestal, 167-196.

<http://doi.org/10.5169/seals-676530>

Consulté le 06/05/2020.

CORNUET, J.-F. 2019 Les apports de la vidéo au ralenti pour l'étude des comportements en vol du Martinet noir (*Apus apus*) en période de reproduction. Partie 1 Le toilettage. *Plume de Naturalistes 3* : 1-54.

[Télécharger le pdf](#)

CRAMP, S. (ed.) 1985 *The Birds of the Western Palearctic*, Vol. IV.

DALTON, R., 2004. True colours . *Nature* 2004, 428: 596-597.

<https://doi.org/10.1038/428596a>

Consulté le 06/05/2020.

GARINO, Y., 1998. Vie aérienne du Martinet noir *Apus apus* pendant son séjour estival. *Nos Oiseaux 45* : 19-28.

GENTON, B. et JACQUAT, M. S., 2016. *Martinets noirs : entre ciel et pierre*. Cahiers du MHNC n° 15, La Chaux-de-Fonds, CH : Édition de la Girafe, Musée d'histoire naturelle.

GÉROUDET, P., 1980. *Les Passereaux, tome 1, du Coucou aux Corvidés*. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel-Paris.

GLUTZ VON BLOTZEIM, U. N. & BAUER, K. M., 1980. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd 9, Columbiformes, Piciformes*. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.

GORY, G., 2008. Le régime alimentaire du Martinet noir *Apus apus* en région méditerranéenne. *Revue d'Écologie (Terre Vie)*, 63(3), 251-260.

GORY, G., 2019. Quel avenir pour le martinets noir ? *L'OISEAU magazine*, 134, 40-51.

DE MARGERIE, E., SIMONNEAU, M., CAUDAL, J.-P., HOUELIER, C. & LUMINEAU, S. 2015. 3D tracking of animals in the field using rotational stereo videography. *The Journal of Experimental Biology*, 218(16), 2496-2504.

<https://doi.org/10.1242/jeb.118422>

Consulté le 06/05/2020.

DE MARGERIE, E., PICHOT, C., & BENHAMOU, S. 2018. Volume-concentrated searching by an aerial insectivore, the common swift, *Apus apus*. *Anim. Behav.* 136, 159-172.

<http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.11.026>

Consulté le 06/05/2020.

ELKINS, N., 2010. *Weather and bird behaviour* (3rd ed.). London: T & A D Poyser.

HEDENSTRÖM, A., HOREVIK, G., WARFVINGE, K., ANDERSSON, A., BÄCKMAN, J. & ÅKESSON, S. 2016. Annual 10-Month Aerial Life Phase in the Common Swift *Apus apus*. *Current Biology*, 26(22), 3066-3070.

<https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.09.014>

Consulté le 06/05/2020.

HEDRICK, T. L., PICHOT, C., DE MARGERIE, E., 2018. Gliding for a free lunch: biomechanics of foraging flight in common swifts (*Apus apus*). *Journal of Experimental Biology* 2018 221: jeb186270.

<http://jeb.biologists.org/content/221/22/jeb186270>

Consulté le 06/05/2020.

HEINROTH, O., HEINROTH, M., 1926. *Die Vögel Mitteleuropas, Band 1*, Hugo Bermühler Verlag, Berlin-Lichterfelde, pp. 270.

HENNINGSSON, O., JOHANSSON, L. C. & HENDENSTRÖM, A. 2010. How swift are swifts *Apus apus*? *J. Avian Biol.* 41, 94-98.

<https://doi.org/10.1111/j.1600-048X.2009.04850.x>

Consulté le 06/05/2020.

LACK, D., 1956-2018. *Swifts in a tower*. London, UK : Unicorn publishing Group.

MAYAUD, N., 1936. Considérations sur l'Avifaune de l'île de Noirmoutier. *L'Oiseau et la Revue française d'ornithologie* Vol VI 1 : 64.

MILLER, A.H., 1941. The Buccal Food-carrying Pouches of the Rosy Finch. *THE CONDOR* Vol 43: 72-73.

<https://sora.unm.edu/sites/default/files/journals/condor/v043n01/p0072-p0073.pdf>

Consulté le 06/05/2020.

NEUMANN, C. 2016. Behavioural thermoregulation in the Common swift during flight. *British Birds* 109 : 286-292.

http://www.mauersegler.klausroggel.de/pdf-dat/2016_Neumann_BB_Swifts.pdf

Consulté le 06/05/2020.

NORBERG, U. M., 1996. Energetics of Flight. In C. Carey (Éd.), *Avian Energetics and Nutritional Ecology* (p. 199-249). Springer US.

OEHME, H., 1962. Das Auge von Mauersegler, Star und Amsel. *J. Ornith.* 103, 187-212.

OEHME, H., 1968. Über besondere Flugmanöver des Mauersegler (*Apus apus*). *Beiträge zur Vogelkunde* 13, 393-396.

PAVIS, C., 1987. Les sécrétions exocrines des hétéroptères (allomones et phéromones). Une mise au point bibliographique. *Agronomie, EDP Sciences, 1987, 7 (8), pp.547-561.* hal-00885026.

<https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00885026>

Consulté le 06/05/2020.

PICHOT, C., 2017. Trajectoire et comportement en vol, en contexte alimentaire, chez le Martinet noir (*Apus apus*). *Rapport de Recherche – Université de Rennes*.

SIMPSON, J.E., 1967. Aerial and radar observation of some sea-breeze fronts. *Weather* 22: 306-316.

TOBALSKE, B. W., 2007. Biomechanics of bird flight. *The Journal of Experimental Biology*, 210(18), 3135-3146.

<https://jeb.biologists.org/content/210/18/3135>

Consulté le 06/05/2020.

Vidéos



Comportements en vol
du Martinet noir (*Apus apus*)

Partie 2
Les captures



Comportements en vol
du Martinet à ventre blanc
(*Tachymarptis melba*)

Partie 2
Les captures



Remerciements

Merci à Ulrich TIGGES pour ses remarques pertinentes, sa disponibilité de tous les instants et le partage de ses ressources bibliographiques.

Merci à Bernard GENTON pour le partage de ses observations et pour la relecture attentive des textes.

Merci à Gérard GORY pour le partage de ses observations et ses remarques pertinentes.

Merci à Peter CUSH pour nos échanges très fructueux et pour l'amélioration de la version anglaise de cet article.

Merci à Emmanuel de MARGERIE pour ses conseils avisés pour le traitement de mes données.

Merci à Michel BARATAUD pour sa disponibilité et sa relecture attentive des textes.

Merci à mes amis Jean-François DESMET et Jacques BLONDEL pour leur soutien et leurs encouragements.

Merci à Valérie, ma femme, pour la relecture attentive des textes.



Pour citer cet article :

CORNUET, J.F. 2020.

Les apports de la vidéo au ralenti pour l'étude des comportements en vol du Martinet noir (*Apus apus*) en période de reproduction
Partie 2 Les captures
Plume de Naturalistes 4 : 71-138.

Pour télécharger tous les articles de *Plume de Naturalistes* :
www.plume-de-naturalistes.fr

ISSN 2607-0510

Contribution of slow motion video for an in flight behavioral study in the Common Swift (*Apus apus*) during the breeding period

Part 2 Foraging

By **Jean-François CORNUET**
(jfc@jfcornuet.info)

Abstract

In 2017, 2018 and 2019, 111 mornings were devoted to video recording in slow-motion the behavior of Common Swifts (*Apus apus*) flying over a small urban colony in the suburbs of Paris (breeding-station). After a dataset of in-flight grooming behaviors in Part 1, Part 2 presents data on aerial prey captures. Based on the very fast opening and closing of the beak on the prey, 1200 captures could be identified out of 721 videos.

The foraging flight, filmed between 10 and 30 m from the ground, has a sinuous path where short flapping flights with an average duration of 1 s alternate with short gliding flights with an average duration of 1.4 s.

In fine weather, hot and windless, the Common Swift is foraging by spending on average more time gliding than flapping. But the two types of flight ratios



can vary greatly depending on the weather conditions.

We arbitrarily defined:

- just before prey capture, 3 types of flight (gliding, "horizontal" flapping, ascending flapping);
- at the very moment of prey capture, 2 head positions ("retracted" and "projected");
- just after prey capture, 3 types of flight (flapping, gliding, gliding with turn).

These 8 possibilities provide 18 combinations which are all represented in varying ratios, the most common being: ascending flapping - capture with head "projected" - gliding with turn.

The features of ascending flapping flight have been studied: initiation, path, average duration, wingbeat frequency...

Prey capture itself was detailed: head postures, body postures, captures in inverted flight, average duration of beak opening (0.0214 s) and closing (0.0113 s)...

The 120 captures (10% of the total) where prey is visible allowed two calculations: the average speed of the bird at the capture time (7.9 m/s) and the average prey-to-bird distance (17 cm) when the bird begins to open its beak.

Five videos show that, in individuals at least 1 year old, prey selection can be done not only before capture by a last-minute renunciation but also after capture by an instant rejection of the prey.

After capture, the bird retains or adopts a gliding flight often marked by a turn keeping it in a foraging area potentially suitable for capture.

Videos with close sequences of prey captures were used to calculate the average length of the intervals between two successive catches (3.00 s).

From mid-June to the end of July, 34 videos show prey captures made by adults feeding chicks. The transport in the mouth cavity of the food ball (bolus) does not seem to have a significant impact on the prey capture abilities of swifts.

Data gathered in the spring of 2019 on a pre-nuptial migratory station (migration-station) of common swifts in Bretagne were compared with data from the urban breeding-station.

This comparison highlighted the impact of the study site, the size of prey available and local weather conditions on the qualitative and quantitative features of the prey captures.

Finally, as for grooming, a comparison could be made between Common Swift and Alpine Swift (*Tachymarptis melba*).

Despite a small sample size of 28 captures and a different context, it was possible to establish many similarities in the way the two species are foraging, as was already the case for in-flight grooming. Quantitative differences were regularly correlated with the difference between the two birds' average dimensions.

Introduction

In Part 1 conclusion on grooming, I had written: "A future paper will deal with the analysis of prey catches in flight as well as new data on some types of flights such as dihedral flight, inverted flight, duo-flight..." (CORNUET, 2019).

After the detailed description of various grooming behaviors, I thought that the study of captures would only be a few pages long. That's why I had considered adding the study of the various flight behaviors other than foraging flights.

In spring 2019, after the first part publication, I kept on shooting. At the end of April and beginning of May, I had the opportunity to film swifts in Bretagne during a migratory stopover. With the 234 captures filmed in this migration station, the idea of a comparison between the 2 stations seemed relevant to me.

In May, June and July, I resumed shooting in the breeding station. With the experience gained during the previous two years, I tried to increase the length of the videos by trying to film the same individual for longer. At the end of July, after the migration, I realized that I had more than doubled the number of capture clips (Table 2) with a nice sample of multiple captures.

At the end of August, as in 2018, I took some additional shots of the Alpine Swift (*Tachymarptis melba*) in the mountains. As for the grooming in flight, with 28 captures it became possible to compare the hunting of these two close species.

This is why Part 2 will be limited to the analysis of the 1200 captures from the

breeding station, compared to the 234 data from the migration station and the 28 from the Alpine Swift hunt.

Studying an animal's diet involves answering two main questions:

- what does it eat?
- how does it get its food?

The Common Swift spends most of its life in the air. After leaving the nest, it will fly without ever landing until its first breeding attempts at about 3 or 4 years. From this age it will only land to breed (in May, June, and July in our latitudes) and will spend the remain of the year in the air (HEDENSTRÖM, 2016).

How in these ways can we know the diet and eating habits of the Common Swift?

D. Lack was one of the first to study its eating habits in the mid-fifties (LACK, 1956).

To do so, he used the analysis of food balls or boluses brought to the nest by adults to feed their chicks.

He states that the Common Swift feeds exclusively in the air by hunting only Arthropods flying or carried away by air currents (aerial plankton).

Since this work, many authors have published results of bolus analysis in different locations of the breeding range. Sometimes analysis of the feces of breeding adults complements bolus analysis (GORY, 2008).

Today we know that the Common Swift feeds mainly on insects and spiders to a lesser extent. Prey is excessively varied since at least 500 species of insects have been identified (GLUTZ VON BLOTZHEIM, 1980). These prey items are on average small in size (between 2 and 10 mm, rarely more).

Prey caught can vary enormously depending on:

- where they are captured (over water, over forest, over garrigue...) (GORY, 2008);
- weather conditions;
- individual preferences...

Since the beginning of this research, it has been accepted that prey identified in the boluses brought to the chicks also formed the basis of the adults' diet.

This choice is easy to understand: due to their small size, the observation distance and the speed of swifts foraging, it is impossible, except in exceptional situations, to directly identify the prey captured in flight.

This work is continuing to refine the qualitative and quantitative composition of the Common Swift's diet and to discover, for example, the likely impacts of reduced biodiversity and declining insect populations in relation to climate change, the massive use of pesticides and pollution in cities where swifts nest.

On the other hand, the aerial feeding behavior of the Common Swift is still poorly known. It is a bird whose diet cannot be studied in captivity, except for chicks. After flight, all prey are captured in the air until the end of its life.

The first way to study swift foraging is by observation with naked eyes or with binoculars. The paths of the foraging flight, rapid upward or sideways swings can be followed... (LACK, 1956)

Some captures are suspected, but their progress is so rapid that it escapes precise description.

Advances in digital cameras have made it possible to obtain capture images but

never sequences of several images of the same capture. The reason is simple: since the act of capture is measured in hundredths of seconds, it is impossible to divide it into images with the frequency of 10 to 20 fps of the most sophisticated digital cameras.

In 2015, E. de Margerie and colleagues are developing a rotational stereo-videography monitoring device (DE MARGERIE, 2015). In 2016 and 2017, in Rennes, C. Pichot (PICHOT, 2017), led by E. de Margerie, uses this device to record the paths of common swifts foraging over a colony in the city of Rennes in Bretagne (France).

In her paper, C. Pichot describes the device (PICHOT, 2017).

This device involves a camera (Panasonic Lumix DMC-GH4, with a 200 mm focal length lens) in video mode, mounted on a tripod. The filmed image is divided in two by a system of mirrors, which gives a stereoscopic view of the filmed object and makes it possible to calculate its distance to the device. A head (Theodolite type) continuously records (frequency 50 Hz) the angles of azimuth and inclination of the camera in relation to the ground, using an electronic card (Arduino + DataLoggingShield). Exposure settings of the device are usually an aperture of f/11 to have a large depth of field, an exposure time of 1/1000 s to 1/1300 s to freeze animal movement, and a sensitivity of 800 to 1600 iso. The video format is 2K 30p 50M (1920 x 1080 px; 29.97 fps; 50 Mbps = 6 Megabytes/s). Focus is set at 150m (500ft) and is locked during recording.

From a qualitative point of view, video recordings allow them to establish a first behavioral dataset including:

- 6 types of flight: flapping, gliding...;
- 8 head positions: retracted, up, on the back...

These head positions are often assumed

to correspond to catching or grooming, but cannot be accurately described.

From a quantitative point of view, the device allows:

- to graphically draw the 3D path of the swift;
- to calculate continuously physical parameters (speed and acceleration) for each type of flight.

Following this research, two articles are published on the Common Swift's foraging flight.

A first paper (DE MARGERIE, 2018) describes the 3D paths of the foraging flight and clarifies the notion of the VCS (Volume-Concentrated Search) strategy in aerial insectivores.

A second paper (HEDRICH, 2018) explains, among other things, the ability of swifts to save their energy by making optimal use of air currents, such as thermal updrafts, so that gliding is used more often than flapping.

Drawing the 3D path and being able to know at any moment the speed and acceleration of a bird directly in the wild is

a very big step forward in the knowledge of bird flight. It is an essential complement to laboratory measurements in flight tunnels on dead or captive specimens.

But with small birds such as the Common Swift, this method, for the moment, does not allow a detailed description of the aerial capture behavior of the Common Swift for two main reasons.

The first reason is that size and definition of the bird's details in the videos are poor: at a distance of 100 - 150 m, even with a resulting focal length of 200 mm (equivalent to a focal length of about 400 mm in FHD with the GH4's 4/3 sensor), the bird is too small to identify all the captures.

The second reason is that the frame rate of the video (29.97 fps) is clearly not enough to analyze capture behavior measured in hundredths of second.

This is why my close-up shooting technique at 180 fps allowing the description of behaviors and the recording of some parameters seems to me complementary to the rotational stereo-videography monitoring device.



© J.F. CORNUET

Common Swift getting ready to catch a prey item

Methodology

Shooting periods and location

Observations and filming were made in Bois-Colombes (Hauts-de-Seine, France) from the roof of my pavilion by opening a Velux in the attic at a height of about 10 meters above the ground. Filming sessions occurred over 111 days in 2017, 2018 and 2019 (Tables 1 and 2), between 6:00 am and 11:00 am (four hours on average).

Four to five pairs of Common Swifts nest under the roofs of some of the surrounding pavilions and city buildings. The first individuals are regularly observed in the last week of April or the first week of May. These are breeding adults that settle quickly and discreetly in their usual nesting sites.

Numbers of birds increase from the last 10 days of May with the gradual arrival

of 1st, 2nd and 3rd year immatures. As non-breeding birds with few exceptions, they mingle with breeding adults and prospect for potential nesting sites for the next few years. The colony's numbers drop sharply between 15 and 25 July due to migration.

Shooting gear

I used the Panasonic Lumix GH5 with the Nikkor 4/300 AFS lens by means of a Novoflex adapter. With a coefficient of 2, the equivalent focal length in 35 mm is 600 mm. Some shots were also taken with the TC14 (x 1.4) associated with the 4/300; the equivalent focal length in 35 mm is then 840 mm.

The GH5 settings are as follows:

- Mode d'exposition: M
- Rec Format: MOV
- Rec Quality: FHD 8bits 100M 30p

Table 1. Calendar of the 111 days of shooting (in green) in 2017, 2018 and 2019

2017						2018						2019					
May		June		July		May		June		July		May		June		July	
1	M	1	T	1	S	1	T	1	F	1	S	1	W	1	S	1	M
2	T	2	F	2	S	2	W	2	S	2	M	2	T	2	S	2	T
3	W	3	S	3	M	3	T	3	S	3	T	3	F	3	M	3	W
4	T	4	S	4	T	4	F	4	M	4	W	4	S	4	T	4	T
5	F	5	M	5	W	5	S	5	T	5	T	5	S	5	W	5	F
6	S	6	T	6	T	6	S	6	W	6	F	6	M	6	T	6	S
7	S	7	W	7	F	7	M	7	T	7	S	7	T	7	F	7	S
8	M	8	T	8	S	8	T	8	F	8	S	8	W	8	S	8	M
9	T	9	F	9	S	9	W	9	S	9	M	9	T	9	S	9	T
10	W	10	S	10	M	10	T	10	S	10	T	10	F	10	M	10	W
11	T	11	S	11	T	11	F	11	M	11	W	11	S	11	T	11	T
12	F	12	M	12	W	12	S	12	T	12	T	12	S	12	W	12	F
13	S	13	T	13	T	13	S	13	W	13	F	13	M	13	T	13	S
14	S	14	W	14	F	14	M	14	T	14	S	14	T	14	F	14	S
15	M	15	T	15	S	15	S	15	F	15	S	15	W	15	S	15	M
16	T	16	F	16	S	16	W	16	S	16	M	16	T	16	S	16	T
17	W	17	S	17	M	17	T	17	S	17	T	17	F	17	M	17	W
18	T	18	S	18	T	18	F	18	M	18	W	18	S	18	T	18	T
19	F	19	M	19	W	19	S	19	T	19	T	19	S	19	W	19	F
20	S	20	T	20	T	20	S	20	W	20	F	20	M	20	T	20	S
21	S	21	W	21	F	21	M	21	T	21	S	21	T	21	F	21	S
22	M	22	T	22	S	22	T	22	F	22	S	22	W	22	S	22	M
23	T	23	F	23	S	23	W	23	S	23	M	23	T	23	S	23	T
24	W	24	S	24	M	24	T	24	S	24	T	24	F	24	M	24	W
25	T	25	S	25	T	25	F	25	M	25	W	25	S	25	T	25	T
26	F	26	M	26	W	26	S	26	T	26	T	26	S	26	W	26	F
27	S	27	T	27	T	27	S	27	W	27	F	27	M	27	T	27	S
28	S	28	W	28	F	28	M	28	T	28	S	28	T	28	F	28	S
29	M	29	T	29	S	29	T	29	F	29	S	29	W	29	S	29	M
30	T	30	F	30	S	30	W	30	S	30	M	30	T	30	S	30	T
31	W			31	M	31	T			31	T	31	F			31	W

Table 2. Distribution of capture videos in 2017, 2018 and 2019

	2017	2018	2019	TOTAL
Number of matinee shootings	33	32	46	111
Total number of clips processed and analyzed	540	845	1038	2433
Clips number showing one or more captures	177	169	375	721
Number of captures analysed	255	215	730	1200

- Variable Frame Rate: 180 fps
- In-Body Image Stabilizer: focal lens 300mm
- ISO sensitivity: 400
- Photo Style CNED:
 - Contrast: - 5
 - Sharpness: - 5
 - Noise Reduction: 0
 - Saturation: - 5
 - Hue: 0
- Lens is usually closed at f8
- Shutter speed from 1/400th to 1/2000th
- On clear sky, I overexpose to make the bird not just a black silhouette on a white sky.

Hybrid cameras have an electronic viewfinder. Manual focus is made easier by Focus Peaking, a function that displays a brightly colored border in the viewfinder on the contours of objects in the sharpness plane.

For manual focusing on blue sky, I chose a monochrome display with a golden yellow Focus Peaking. Thus I know that the bird will be in focus when, on the light grey background of the monochrome sky, the dark body of the flying Swift is delimited by a golden yellow border.

Is the variable rate of 180 fps enough for properly filming a Swift in flight ?

The maximum cadence on the GH5 is 180 fps. The video played at 30 fps shows a 6 times slow motion which is suitable for most birds in flight. However, this is hardly enough for swift because the bird is not very large (42 to 48 cm in wingspan), its flight is fast with sudden changes of direction and sharp accelerations. I get a better reading comfort and consequently a more accurate analysis of the videos by applying a software slowdown of 50%.

In the editing software, slow motion is produced by creating intermediate images by interpolation. For the swift, the best compromise would be to film at a variable rate of 360 fps. Specialized cameras (Photron, Phantom,...) are suitable for such performance and even well beyond. Apart from their costs that are disproportionate to those of a GH5, they would not be suitable for tracking a swift in flight because of their ergonomics: without an electronic viewfinder, they do not allow, for example, the tracking (framing and focusing) of a swift in flight.

What additional information does the 180 fps slow motion bring to the photography?

Let's take the example of the 3 photographs on pages 139, 143 and 146. We see a swift in flight with its beak open, preparing to capture an insect flying a few centimetres in front of it.

However, this type of image can lead to misinterpreting the hunting mode of swift. Indeed, I was very surprised to read on pages of reputable ornithological Websites that swifts were hunting with their beaks open! This is a false and surprising statement in 2018, knowing the problem had been solved since for decades by eminent ornithologists ([LACK, 1956](#); [GÉROUDET, 1980](#); [MAYAUD 1936](#)...). From the hundreds of shots I succeeded in filming in slow motion, it is clear that the time taken by the bird to open and close the beak is so short that it is measured as hundredths of second. The slow motion video therefore provides formal proof that swift keeps its beak closed between two catches while hunting.

Shooting technique

The Common Swift moves quickly through the sky, on average at 10 m/s in spring on its breeding site. It cannot be tracked with the camera attached to a tripod with a fluid head. Instead, working with freehand as in photo, standing and stable on your legs is necessary to be reactive and effective in the follow-up movements of the bird.

I practiced photographing the Common Swift in flight between 2007 and 2012 using always the same 4/300 AFS with an autofocus Nikon D2X and then a Nikon D3. When the autofocus system catches the bird, a burst at 5 or 10 fps usually produces sharp images.

From 180 fps video devices, no current autofocus system is able to continuously adjust the focus on a subject that moves as fast as swift. Moreover, the autofocus is automatically disabled on GH5 when it is

set to variable frame rate.

For good manual focusing, one needs a lens with a flexible and precise focusing ring. The most difficult situation to manage is when the bird arrives from the front towards the operator because it is necessary to both keep the bird in the frame and as the same time adjust the focus continuously as the bird approaches.

Video processing

Video processing (colorimetry, sharpness) as well as image analysis and counting were done using the Apple's Final Cut Pro X™ editing software, displaying time in images. From Apple's Compressor™ software, an export into a sequence of TIFF images made the production of the thumbnails sheets describing the behaviors easier.



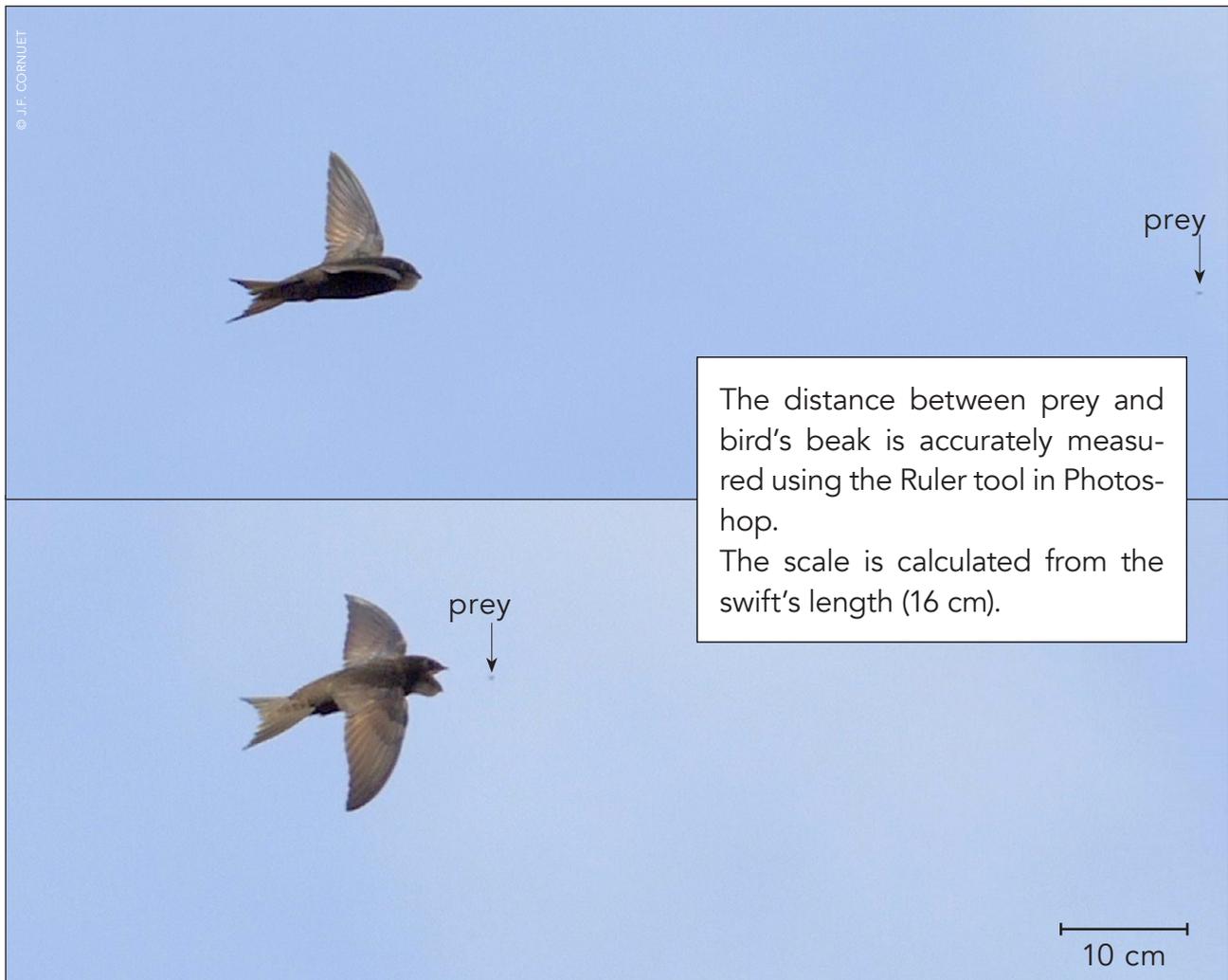
Video analysis

It was mainly done in the FCPX editing software where the markers were very useful for time calculations (opening-closing the beak, gliding-flapping...). On the original videos that were not slowed down in post-production, the duration of the behaviors and, for some flights, the wingbeat frequency were calculated, based on the frame duration (1/180 s): for example, a behavior that occurs over 240 images lasts $240/180 = 1.33$ s.

Adobe Photoshop™'s Ruler tool was used to measure distances on video screenshots where prey was visible in the time before capture.

In this way it was possible to calculate:

- the average speed at which swift travelled the last decimeters separating it from its prey;
- the prey-to-bird distance when swift begins to open its beak.



Comparison between 2 stations

At the end of April - beginning of May 2019, I filmed common swifts in migratory stopover foraging over coastal wetlands in the Bay of Audierne (Tréogat, Finistère, France).

It looked like a good idea to compare the foraging strategies of these birds on the two stations:

- migration-station in Bretagne;
- breeding-station in Île-de-France.

Comparison with the Alpine Swift

In August 2018 and 2019, near the summit of La Bourgeoise mountain (Samoëns, Haute-Savoie, France), at an altitude of 1760 m, I filmed groups of Alpine Swifts (*Tachymarptis melba*) hunting over grassy ridges. I was able to shoot 28 prey captures in slow motion with many similarities to those observed in Common Swift.



1. Foraging flight

Due to the small size of its prey, the Common Swift spends a large part of its daytime flying time foraging. This activity increases if it is an adult that has to feed chicks and at the same time must provide for its own food needs.

In the study site, being 10 m above the ground, I was able to shoot many foraging flights, i.e. with effective prey captures, in an aerial zone between 10 and 30 m of altitude.

Foraging flight near a colony has been described (DE MARGERIE, 2018). It is a tortuous flight with a sinuous path where the bird follows a series of prey captures by describing circles with many turns.

On my videos, the prey captures were identified by the beak's opening and closing, often in combination with:

- changes in flying patterns;
- particular postures of the bird's body;
- head projections.

Among the 1200 captures identified and studied by the above criteria, the prey is visible on 120 (10%) of them. These are all successful. The Common Swift is therefore a very efficient hunter and the above criteria seem to be valid for the identification of all captures.

To characterize the foraging flight, I have selected 52 videos with 4 to 15 successive captures. It is thus well about swifts in full active hunting.



These 52 videos represent a cumulative real time of 16 min and 20 s with 332 identified captures.

During all its aerial moves, the Common Swift switches between two flights: the flapping and the gliding flight.

1.A. Flapping flight

Flapping flight is an active flight with lift and propulsion involving a complete cycle of wing beats, with both wings flapping synchronously (PICHOT, 2017). The flapping amplitude and frequency are variable according to the bird's needs.

Of the 52 videos selected, 455 flapping flight bouts were identified. The average duration of a flapping flight bout is 1.0 s. Among these 455 bouts, only 14 (2.1%) are longer than 3 seconds with a maximum value of 10.2 seconds.

1.B. Gliding flight

Gliding is a passive flight without propulsion where both wings are stretched at body height in a more or less symmetrical way (PICHOT, 2017). Depending on the angle that the wings form with the transverse plane, the wingspan is more or less important.

Of the 52 videos selected, 402 gliding flight bouts were identified. The average duration of a gliding bout is 1.4 seconds. Among these 402 bouts, only 34 (8.5%)



are longer than 3 seconds with a maximum value of 12.5 seconds.

1.C. The gliding and flapping distribution

Taking the 52 videos as a single sequence of 16 min and 20 s, the swifts on foraging spend:

- 53 % of the time in gliding flight;
- 47 % of the time in flapping flight.

This apparent relative balance between the two types of flight is misleading.

If we compare the percentages of the two types of flight in each of the 52 videos:

- 1/3 of the videos show a dominance (60-90 %) of gliding over flapping flight;
- 1/3 of the videos approach the gliding to flapping balance (40-60 %);
- 1/3 of the videos show a dominance (60-90 %) of the flapping over the gliding.

One of the possible explanations for these differences must be sought in the weather conditions of the day and time of the shooting: air temperature, wind strength, sunshine and cloud cover conditioning the abundance and intensity of air currents and more particularly thermal updrafts.

Let's take the morning of June 9, 2019 as an example. It was particularly well suited for shooting since 12 of the 52 videos were shot that day, with 81 captures in total.

On 11 of these 12 videos the flapping flight largely exceeds the gliding flight. However, on 9 June 2019, the sky is overcast all morning and temperatures will remain cool for the month of June (between 12°C at 06:00 and 17°C at 11:00).

These conditions are not really good for the development of thermal updrafts that favour gliding.

Review

The foraging flight with prey captures of the Common Swift in good weather, with no wind, over a small urban colony between 6:00 and 11:00 a.m. consists of short flapping flights (average duration of 1.0 s) switching with short gliding flights (average duration of 1.4 s).

From one foraging flight to another, the respective proportions of gliding and flapping bouts can vary very significantly depending on:

- the temperature;
- the air masses movements;
- the prey availability;
- the food needs of the moment (feeding chicks or not)...

Discussion

The flight muscles involved in the wing movements of flapping flight consume more energy than the muscles involved in maintaining the spread wings of gliding flight (TOBALSKE, 2007; NORBERG, 1996).

If a bird wants to reduce its energy expenditure, it is therefore in its interest to favour gliding over flapping.

Using rotational stereo-videography monitoring device over a large breeding colony (HEDRICH, 2018), it was found that swifts:

- spent only 25% of their time in flapping flight;
- spent the majority of their time (71%) in gliding, during which they were able to extract enough environmental energy (thermal updrafts...) to pay for the cost of flying while foraging.

2. Flights, paths and postures

When the Common Swift explores a foraging area, two main situations occur:

- situation 1: the path of the prey coincides with that of the swift;
- situation 2: the path of the prey differs from that of the swift.

In situation 1, the bird can maintain its flight path and flight type (gliding or flapping). Only the opening and closing of the beak indicate capture. These are the most discreet captures and therefore the most difficult to detect on a video. Fortunately in a certain number of situations, the bird also makes a projecting movement of the head towards the prey when the beak is opened/closed.

In situation 2, the bird changes its flight path and often its flight type to reach the prey.

Each capture is thus a sequence of actions where 3 times are distinguished: before the capture, the capture itself and after the capture.

2.A. Flights and paths just prior to capture

Just prior to capture, the bird may be either in gliding or flapping flight with a nearly "horizontal" path.

But in 44 % of captures, the bird suddenly changes its behavior: it rises with an ascending flapping flight to capture a prey item.

Before capture, three types of flight can be defined arbitrarily:

- gliding flight;
- "horizontal" flapping flight;
- ascending flapping flight.

2.B. Postures at the catching time

Two postures can be distinguished at the catching time:

- posture 1: the bird keeps its head in its usual position ("retracted" head);
- posture 2: the bird makes a head extension movement by projecting the head towards the prey, with the beak wide open ("projected" head).

This head projection can be forward, up, down or sideways. It may or may not be accompanied by a contortion of the bird's entire body.

At the capture time, two head postures are considered:

- "retracted" head;
- "projected" head.

2.C. Flights and paths just after capture

Just after capture, the bird can stay or switch to gliding or flapping flight.

But in more than a third of captures, the bird changes path by making a gliding turn with a special look.

After capture, three types of flight can therefore be arbitrarily defined:

- flapping flight;
- gliding flight;
- gliding flight with a turn.

Table 3 shows the 18 possible combinations with these 8 options, ranked according to the decreasing number of catches.

Table 3.

The 18 combinations of the 8 types of flight and postures before, during and after capture

Flight before capture - Head Flight after capture	Number of captures	Percentage
1. Ascending flapping flight - "Projected" head Gliding flight with a turn	279	23,25 %
2. "Horizontal" flapping flight - "Projected" head Flapping flight	220	18,33 %
3. Ascending flapping flight - "Projected" head Flapping flight	181	15,08 %
4. "Horizontal" flapping flight - "Retracted" head Flapping flight	123	10,25 %
5. Gliding flight - "Projected" head Gliding flight	87	7,25 %
6. "Horizontal" flapping flight - "Projected" head Gliding flight	42	3,50 %
7. Gliding flight - "Retracted" head Gliding flight	40	3,33 %
8. Gliding flight - "Projected" head Gliding flight with a turn	35	2,92 %
9. Gliding flight - "Projected" head Flapping flight	32	2,66 %
10. "Horizontal" flapping flight - "Projected" head Gliding flight with a turn	32	2,66 %
11. Ascending flapping flight - "Projected" head Gliding flight	31	2,58 %
12. Ascending flapping flight - "Retracted" head Flapping flight	21	1,75 %
13. "Horizontal" flapping flight - "Retracted" head Gliding flight with a turn	16	1,33 %
14. "Horizontal" flapping flight - "Retracted" head Gliding flight	16	1,33 %
15. Gliding flight - "Retracted" head Gliding flight with a turn	15	1,25 %
16. Gliding flight - "Retracted" head Flapping flight	15	1,25 %
17. Ascending flapping flight - "Retracted" head Gliding flight with a turn	11	0,92 %
18. Ascending flapping flight - "Retracted" head Gliding flight	4	0,33 %
Total captures	1200	100 %

Just before capture:

- 81 % of the birds are in flapping flight, 54 % of which are in ascending flapping flight;
- 19 % are in gliding flight.

At the capture time:

- 78 % of the captures are made with a head projection;

- 22 % of captures are made without head projection.

Just after capture

- 50 % of the birds are in gliding flight, 64 % of which are in gliding flight with turns;
- 50 % are in flapping flight.

3. Flights, paths and postures just prior to capture

3.A. Capture after an ascending flapping flight

In 527 captures (43.9 %) the bird catches its prey after a particular flight: the ascending flapping flight. The aim of this flight is to reach a prey whose path is above that of the swift.

3.A.1. Ascending flapping flight triggering

If the bird is in gliding flight, the start of the ascending flapping flight is easily identified by the wings being set in motion.

If the bird is in flapping flight, the start of the ascending flapping flight is marked by more discrete features: ascending path, special flapping of the wings with different amplitude and frequency... The

spreading of the tail rectrices is usually visible from the beginning of the ascent. The ascending flapping flight is also marked by the visible tension of the bird, which does not seem to look away from the prey.

3.A.2. Path of the ascending flapping flight

The path is ascending with an altitude gain of a few meters. The capture marks the top of this path, which can decrease more or less depending on the efforts made by the bird and the type of flight that follows the capture (gliding or flapping). In a number of cases, therefore, a bell-shaped trajectory is possible (Figure 1).

3.A.3. Average duration of the ascending flapping flight

Out of the 527 captures preceded by an ascending flapping flight, a sample of 175 ascending flights was selected with a minimum number of 5 complete wing beating cycles as the main criterion.

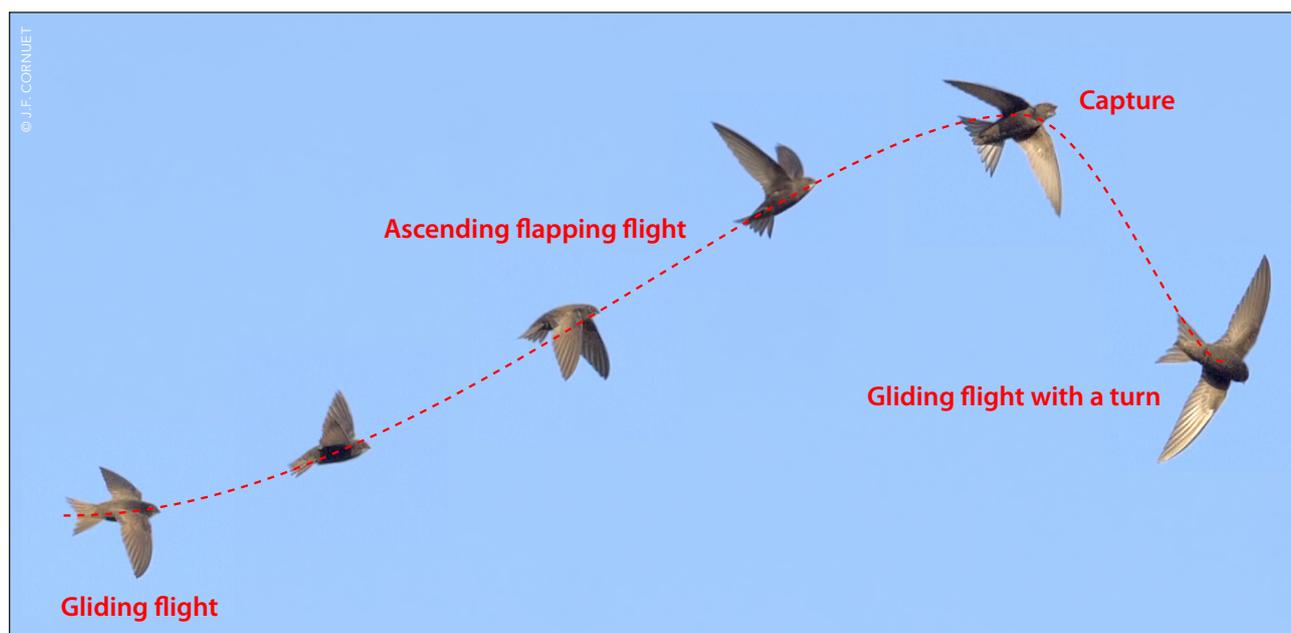


Figure 1. Ascending flapping flight – “Projected” head – Gliding flight with a turn Vidéo  

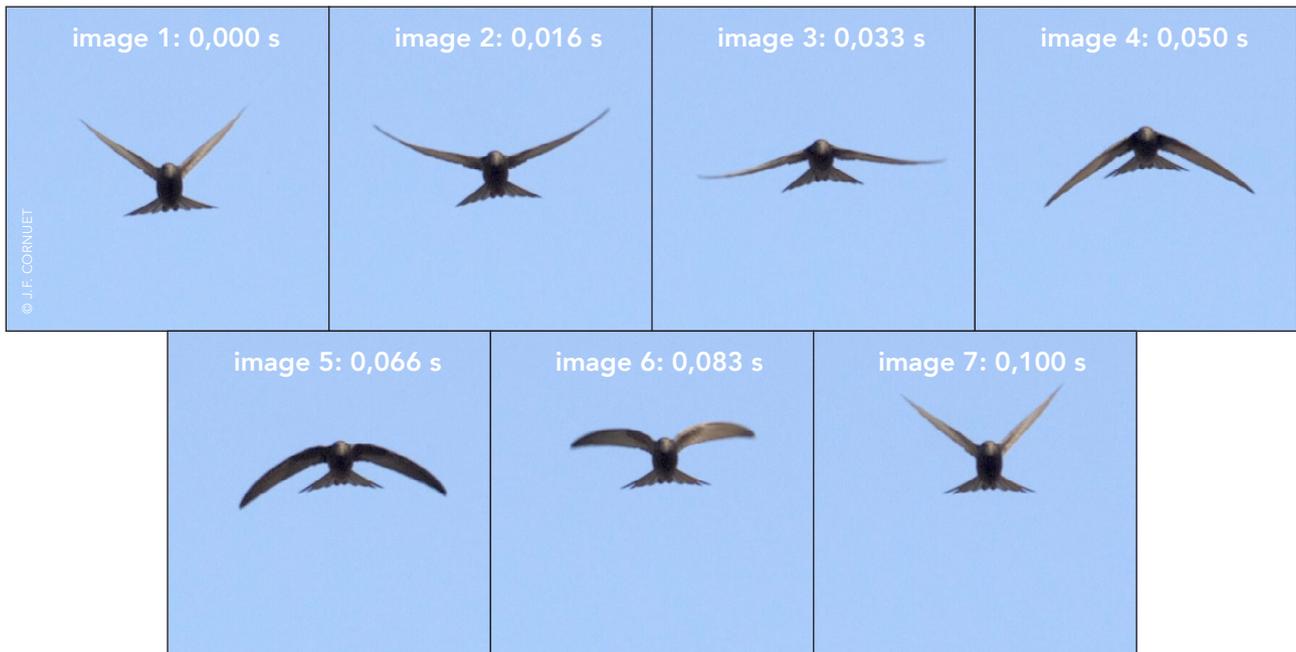


Figure 2.

Ascending flapping flight, frontview: a complete cycle is carried out in 0.100 s (frequency = 10 Hz)

Vidéo



With this sample of 175 ascending flapping flights:

- the minimum duration is 0.388 seconds;
- the average duration is 0.780 seconds;
- the maximum duration is 1.513 seconds.

3.A.4. Wingbeat frequency of the ascending flapping flight

The wings are beaten to rapidly raise the bird to reach the prey (Figure 2).

On the sample of 175 ascending flapping flights:

- the minimum wingbeat frequency is 6.0 Hz (6 complete cycles in 0.994 s);
- the average wingbeat frequency is 9.4 Hz;
- the maximum wingbeat frequency is 13.2 Hz (14 cycles in 1.061 s).

Depending on the circumstances, the beat amplitude is more or less strong. The tail is always well extended. However, the spreading of the tail rectrices usually serves to increase the lift and rather marks a slowing down and stabilization. We can therefore admit that during the ascending flapping flight, Swift seeks a compromise

between the speed and precision of its path in order to cross the prey's path at the right time and in the right place.

If we compare the average frequency of the ascending flapping flight (9.4 Hz) with the average frequency (7.8 Hz) of the exploratory flapping flight (n = 100), it is about 20% higher.

3.A.5. Prey detection

The beginning of the ascending flapping flight can be considered as the moment when swift detects the prey. Since the duration is known, in order to calculate the distance travelled during this ascending flapping flight, it should be possible to measure the swift speed.

This distance would be the prey detection distance. Depending on the size of the prey it would then be possible to discuss the vision skills of the Common Swift.

3.A.6. Comparison of ascending flights in grooming and catching

On page 65 of Part 1 of the grooming article (CORNUET, 2019), a bell flight has already been described. Let's compare the two behaviors (Figure 3).

Both paths have an asymmetrical bell shape with an ascending and a descending part, but the two flights are differing by:

- the aim and the triggering of the flight;
- the asymmetry of the paths;
- the flight type.

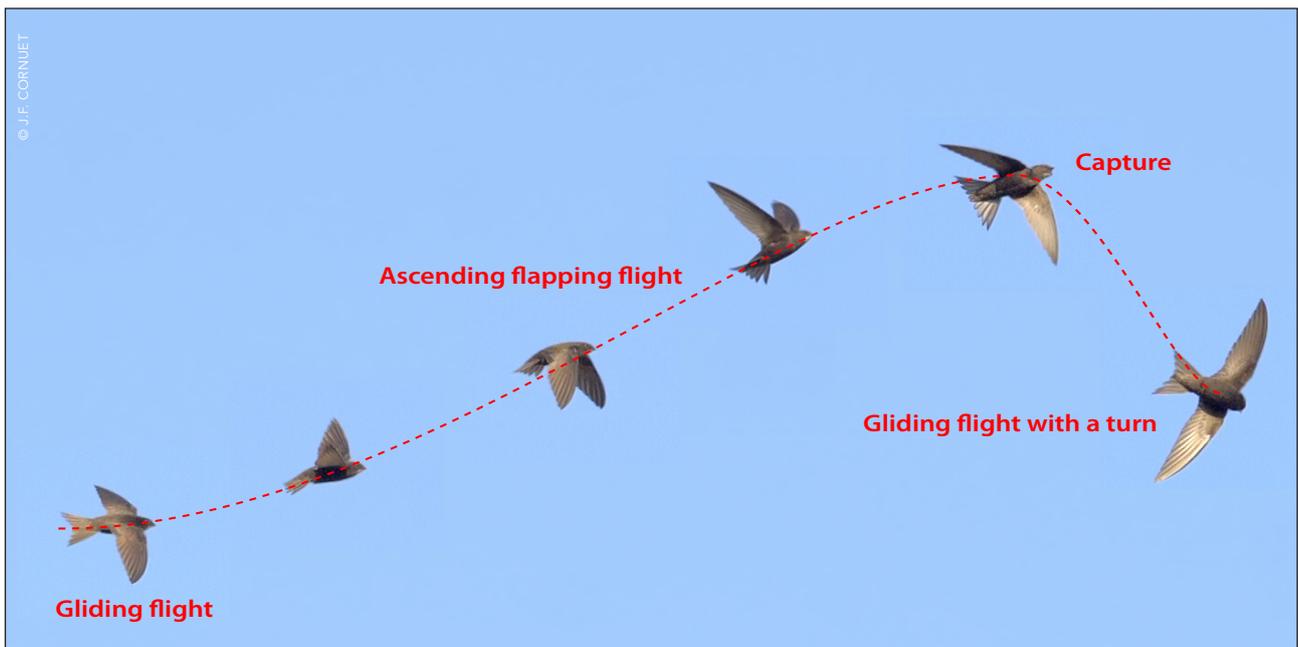
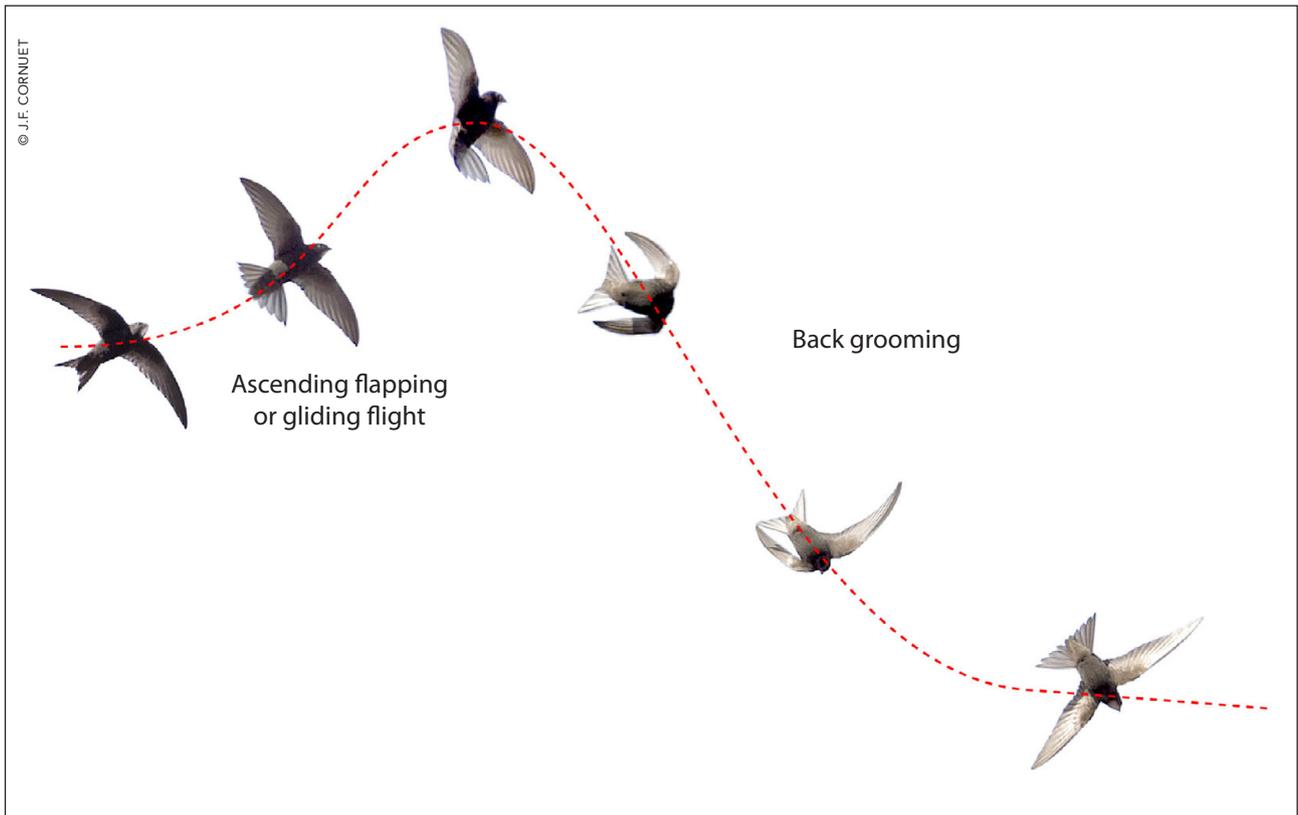


Figure 3.

Comparison between ascending flights in grooming (top) and in captures (bottom)

3.A.6.1. Aim and triggering of the behavior

Grooming: we have seen that in-flight grooming is always followed by a more or less important loss of altitude. The ascending part then appears as a forecast compensation intended to partially limit the loss of altitude.

The behavior is activated as follows:

- either internal and corresponding to a hygienic requirement to maintain the plumage in good condition;
- either external (parasites...).

In social contexts, it may be initiated by contagion/imitation of other individuals grooming (GARINO, 1998).

Catching: Ascending flapping flight is for capturing prey. Its triggering is both internal (hunger or need to feed chicks) and external (visual detection of the prey).

3.A.6.2. Path asymmetry

Grooming: the ascending phase with an average duration of 0.89 s ($n = 59$) is followed by a longer descending phase whose duration depends on the type of grooming (see Part 1) with a clearly visible loss of altitude.

Catching: the ascending phase with an average duration of 0.78 s ($n = 175$) is followed by a very short descending phase depending on the type of flight adopted after capture (gliding or flapping) with little to no loss of altitude.

3.A.6.3. Flight type

Grooming: the ascending phase can be done as much in gliding as in flapping flight with a frequency of 7.5 Hz ($n = 28$). In both cases, the bird may stop for a very short time at the very beginning of

its grooming. Note that in order to rise in gliding, the bird probably has to use lift (thermal or other) or headwind.

Catching: the ascending flapping flight with a frequency of 9.4 Hz ($n = 175$) is intended to converge swift's path with that of the higher prey. Just prior to capture, the bird may be gliding for a short time and stop briefly in order to best position itself to catch the prey by opening the beak wide.

After capture, the flight can be flapping or gliding with or without a turn.

Conclusion: with better defined characteristics the ascending flapping flight for a capture appears to be a more stereotypical behavior than the ascending flight before a grooming. It is also a much more frequent behavior in the daytime activities of the swift.

3.A.7. Ascending and diving flight

Can the Common Swift dive to capture a flying prey below it?

In this study, no such captures were recorded:

- either this result is related to the swift's environment (lodges, buildings and gardens);
- or it is an exceptional behavior;
- or it is a behavior that is not observed in the Common Swift regardless of the foraging environment.

When swift hunts between 1 and 30 m in altitude, it may be easier for it to detect prey measuring a few millimetres above it because they are more visible on the sky background than prey located below it on a heterogeneous background (tile roofs, vegetation...).

Diving on its prey also results in a loss of altitude increased by the bird's speed, which it then has to compensate by rising

again in flapping flight.

During the foraging flight, the Common Swift switches between:

- gliding phases during which it can lose some altitude depending on the movement of air masses
- flapping phases during which it has the possibility to gain altitude in order to maintain itself in the foraging area.

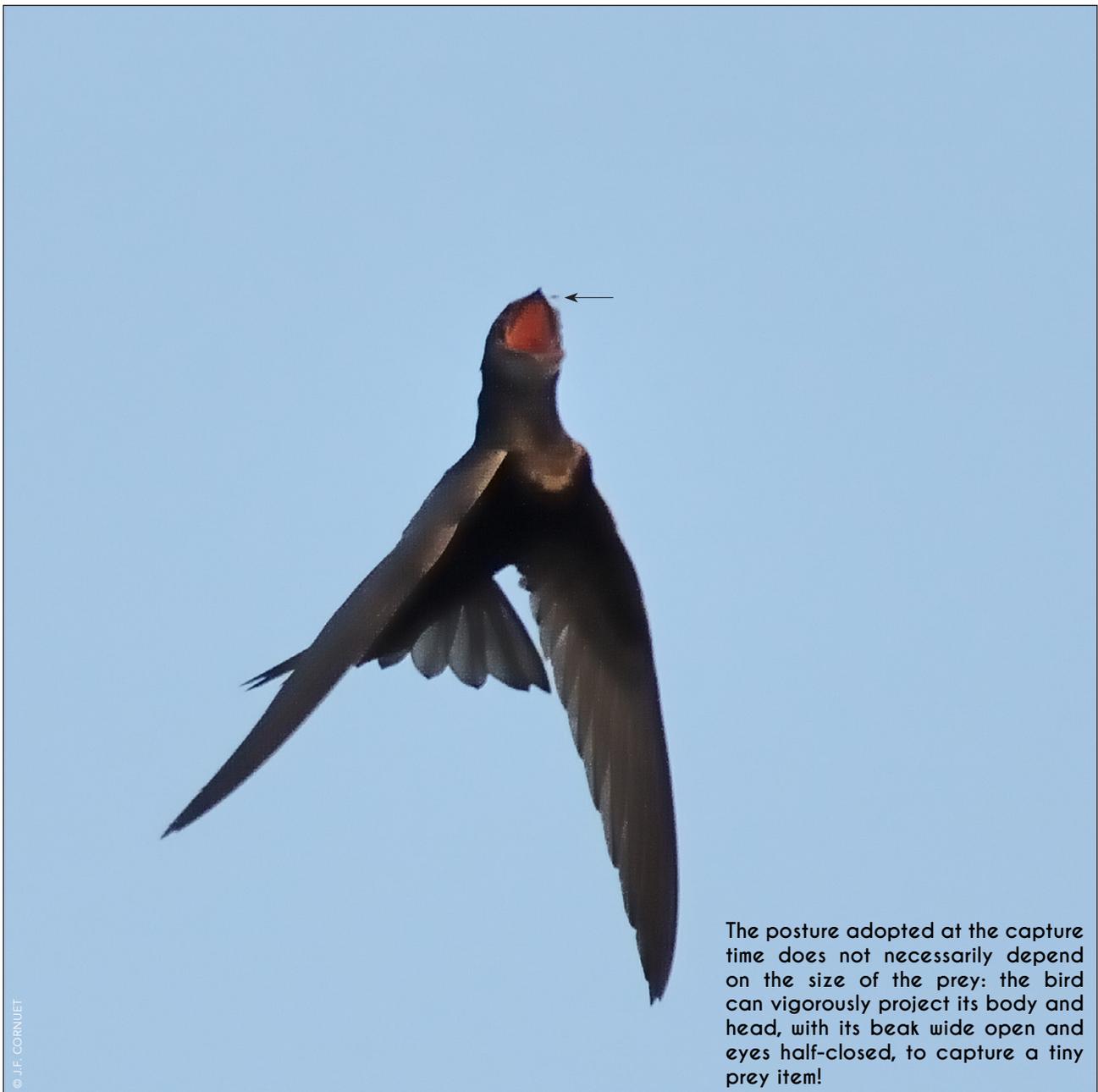
Captures preceded by an ascending flapping flight thus offer the double advantage of linking a capture and a rapid gain (0.78 s) in altitude of a few meters.

However, the Common Swift is well able to make diving flights followed by an as-

ending glide that can be almost vertical when returning to the nest located under a roof overhang. But I doubt that this type of diving flight is regularly used for catching, or in other foraging conditions: for example beyond 30 m when the loss of altitude is no longer a real problem.

The catching posture with the swift standing up to catch its prey is certainly easier to achieve than a downward extension of the head and body (**Table 4**).

It can also be noted that in flight clashes between swifts, the «aggressor» always attacks the «victim» from underneath and not from above.



3.B. Capture after an “horizontal” flapping flight

In 449 captures (37.4 % of the 1200) the bird catches its prey in a flapping flight that appears to be straight and more or less “horizontal”.

Either the bird’s path corresponds to that of the prey, or discreet wing and tail movements allow it to position itself on the prey’s path.

In 155 captures (35 % of 449) only the opening/closing of the beak signals capture (**Figure 4**).

In 294 captures (65 % of the 449) beak opening/closing is done with a head projection.

3.C. Capture after a gliding flight

In 224 captures (18.7 % of the 1200) the bird catches its prey during a glide.

Either the bird’s path corresponds to that of the prey, or discreet wing and tail movements allow it to position itself on the prey’s path.

In 70 captures (31 % of 224) only the opening/closing of the beak signals capture (**Figure 5**).

In 154 captures (69 % of the 224) beak opening/closing is done with a head projection.

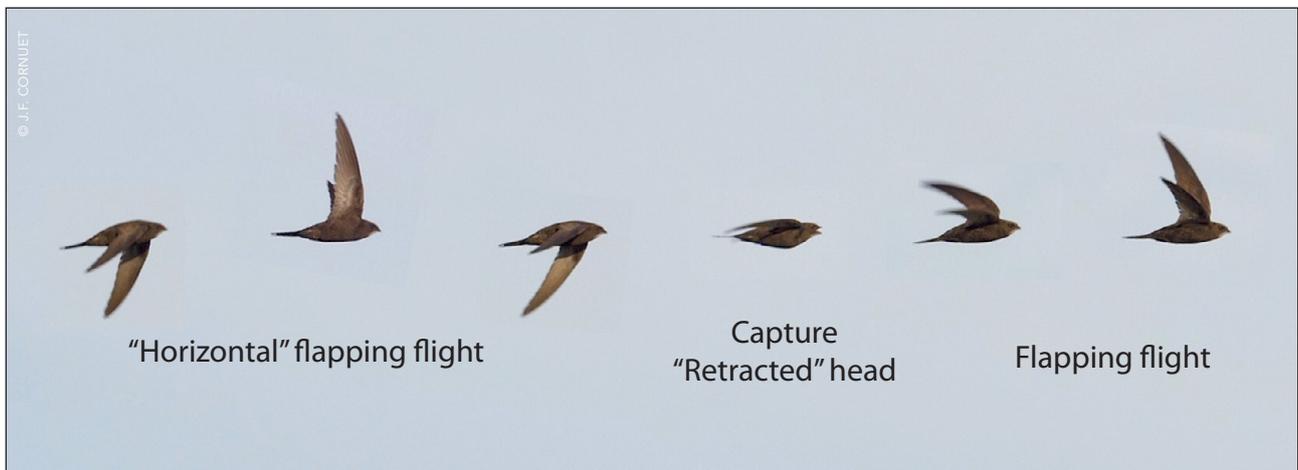


Figure 4.

“Horizontal” flapping flight - Capture with “Retracted” head - Flapping flight

Vidéo



Figure 5.

Gliding flight - Capture with “Retracted” head - Gliding flight

Vidéo



4. Capture

4.A. Head postures

4.A.1. Head « projection »

Two head postures can be defined:

- the head “retracted” posture: this is the usual position of the head out of catches; it is retained in 271 catches (21.7 % of the 1200);
- the head “projected” posture: it is observed in 939 catches (78.3 % of the 1200).

The head can be “projected” in 4 directions: front, top, side and bottom (Table 4 & Figure 6).

This ability to neck extension had already been observed in the Common Swift in flight in some types of grooming (back grooming, rectrices preening...).

It’s a common feature among birds. The Common Swift uses it here to increase the success rate of its captures.

It is not surprising that the “head forward projection” prevails since it is in the flight direction of the Common Swift.

The posture adopted at capture time is not necessarily related to the prey size: the bird can vigorously project body and head, with beak wide open and eyes half-closed, to capture a tiny prey item! (Figure 6-UPWARD).

Table 4.

Distribution of the 4 directions of the head’s “projection”

	CAPTURES NUMBER	PERCENTAGES
Head forward projection	409	43,5 %
Head upward projection	278	29,6 %
Head sideward projection	245	26,1 %
Head downward projection	7	0,8 %
TOTAL	939	100 %

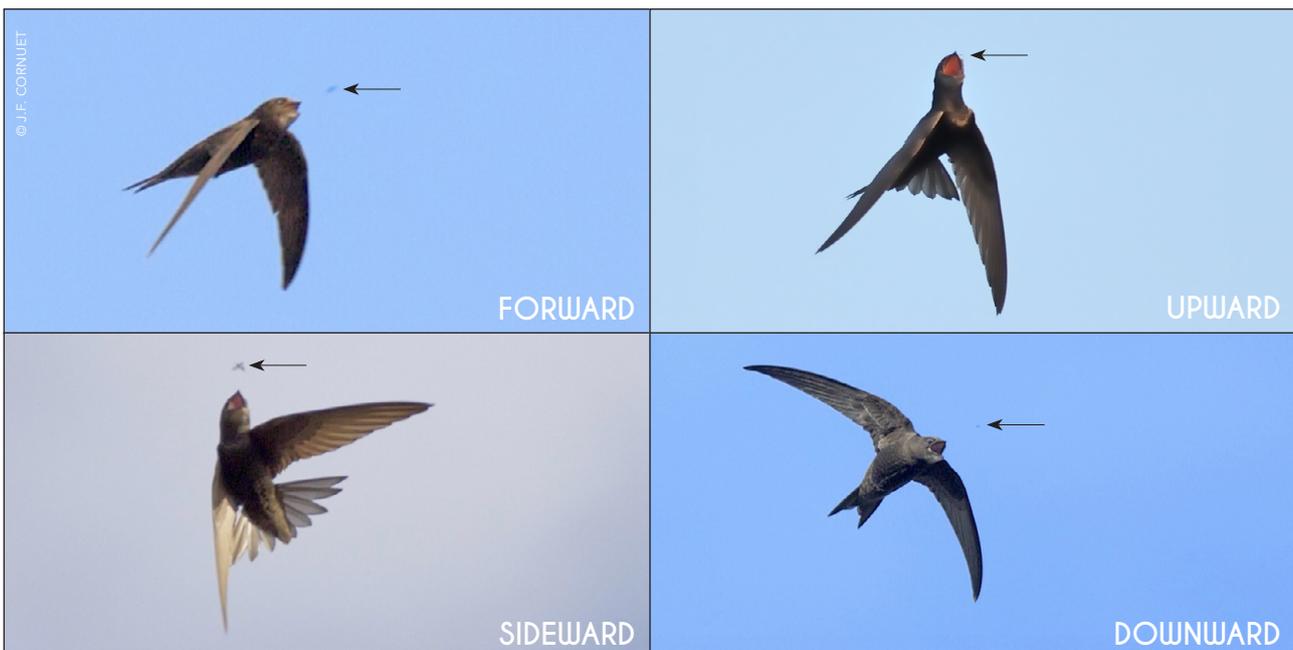


Figure 6.

The 4 types of head «projection» at the capture time (prey at the end of the arrow)

The very low head-down projection rate confirms what has been written about the scarcity of catches preceded by diving flight.

4.A.2. Beak and gap

The Common Swift has a small blackish triangular beak that can open wide under the eye to reveal a large, bright red gap.

The beak opening amplitude is variable and is not directly related to the size of the prey since a maximum amplitude can be observed for very small prey (**Figure 7 top**).

The prey sticks to the oral mucosa covered with sticky saliva and is then swallowed.

4.A.3. Eyelids

The Common Swift has eyelids to protect the eyes. At the capture time, when it opens its beak very wide, eyelids often close partially (**Figure 7 below**).

Heinroth observed that young swifts close their eyes while feeding and capture insects in the nest by groping with eyes closed. He suggested that swifts cannot adjust their eyes to « close-up vision » and that they close their eyes to avoid possible contact with the cornea (HEINROTH, 1926).

However when the Common Swift skims the water with its beak wide open to drink, it certainly keeps its eyes wide open for safety.



Figure 7.

Maximum opening of the gap (top) and partial closure of the eyelids (bottom)

4.B. Body postures

4.B.1. Whole body projection

The head projection is often followed by an extensional movement of the whole body with the wings lowered and the rectrices widely spread out in a fan shape (Figure 7).

4.B.2. Captures in inverted flight

A bird is in inverted flight when its body rotates and it finds itself flying on its back in flapping or gliding flight (Figure 8). The inclination of the frontal surface becomes more than 90° to the horizon (PICHOT, 2017). It returns to the initial position by a movement in the opposite direction without making a complete turn (OEHME, 1968).



Figure 8.

Inverted flight: 9 examples showing the diversity of wing and head positions

It is therefore limited to half a roll of 180° maximum.

Depending on the type of flight, two different procedures are used by the Common Swift to rotate:

- if the bird is in gliding flight, the half-turn can be done with the wings fixed and kept spread out;
- more frequently, if the bird is in flapping flight, the bird flips in reverse flight by rotating the wings (Figure 9) while keeping the head fixed or slightly tilted to the side.

The head is not upside down as Oehme drew it in 1968. But he could not see this detail in the images of his films because the swift shape was too small (OEHME, 1968).

In Common Swift, inverted flight is regularly observed in a social context. It seems to mark a mistrust of the individual who

displays it in relation to an individual whose trajectory is close to its own. During screaming parties, individuals may find themselves momentarily in inverted flight, as well as during banging and snagging in flight.

Inverted flight is a common practice among some bird species.

Depending on the species and situation, inverted flight can be used to:

- quickly losing speed before landing (Palmipeds...);
- capturing prey (Bee-eaters, Raptors...);
- escaping from a predator (Pigeons...);
- courtship (Raven, Lapwing, Raptors...);
- exchanging prey between partners or between adults and youngs (Raptors...).



Figure 9.

Body rotation of the Common Swift during the passage in inverted flight. The head remains fixed.

Since the air is a 3D environment, it is natural that the inverted flight is part of the flight options used by the birds.

Of the 1200 captures, 46 (3.8 %) show a inverted flight:

- 22 captures take place in a inverted flight (**Figure 10**);
- 24 captures are followed immediately by an inverted flight (**Figure 11**).

Inverted flights are equally clockwise and counterclockwise. The 46 captures are made during a flapping flight and each inverted flight is produced by a wings rotation.

In the Common Swift, the inverted flight is therefore used not only to communicate in a social context but also to ensure the success of certain captures: better positioning, slowing down...

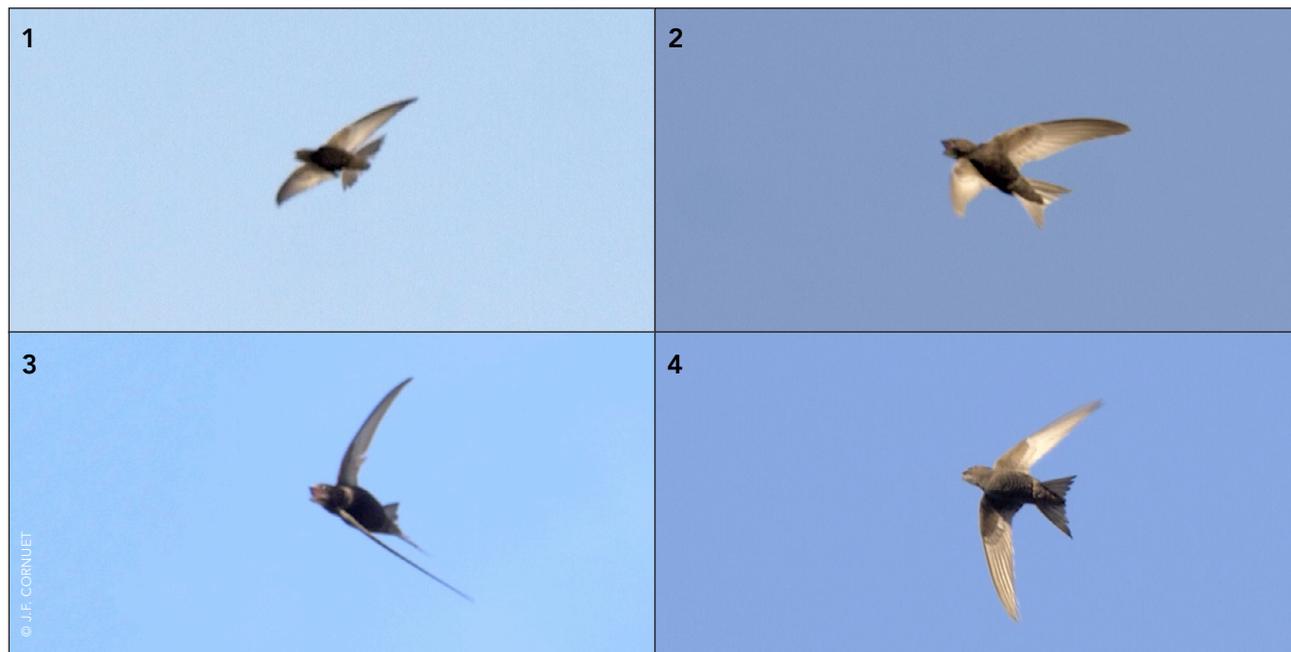


Figure 10.
Captures in inverted flight

Vidéo

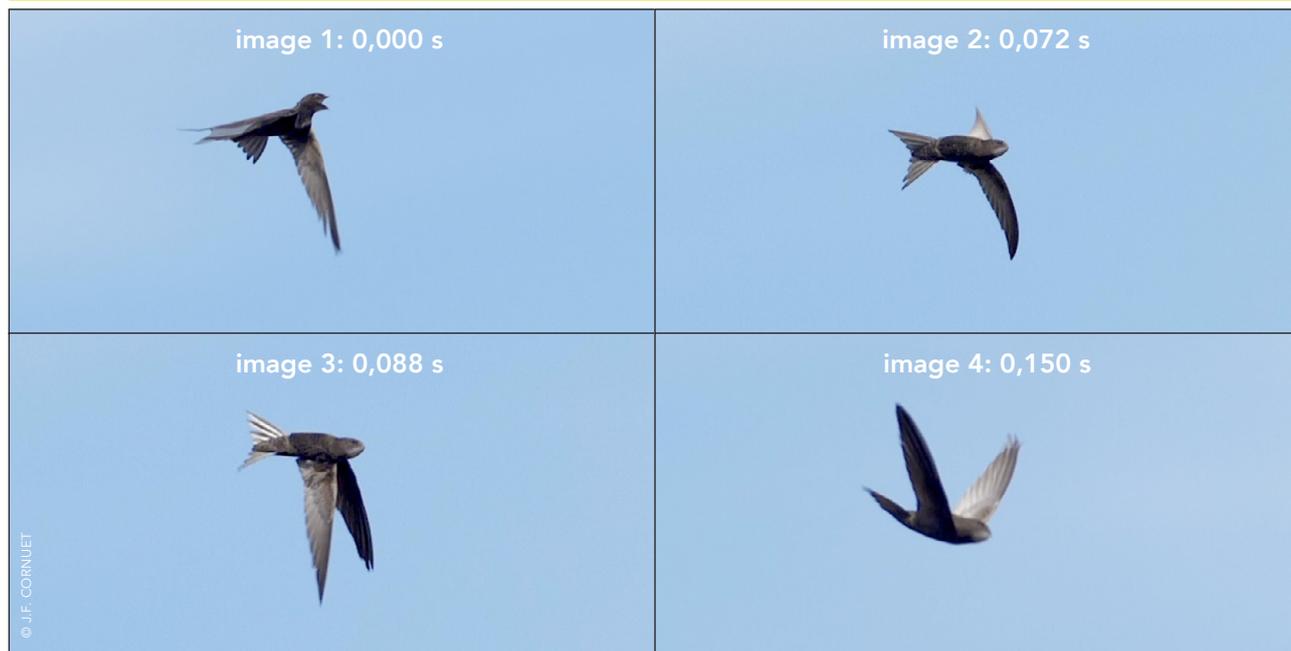


Figure 11.
Capture followed by inverted flight

Vidéo



4.C. Beak opening and closing

4.C.1. Foraging is done with closed beak

The 1200 videos clearly show that the Common Swift forages with its beak closed and opens it only for a very brief moment only at the capture time, even when the captures are made in very short sequences.

In flight the Common Swift opens its beak in at least six situations.

1. It half-opens its beak when it screams during its shrill calls: thus in screaming parties, one or more individuals can be observed with their beak half-opened. This is air exhaled to produce the sounds (**Figure 12-1**) and the beak opening time is variable.

2. Above 30°C, swifts ensure their ther-

moregulation by taking the legs out of the ventral plumage. They may in some cases open the beak to try to evacuate excess internal heat (**Figure 12-2**) (NEUMANN, 2016)

3. Exceptionally, the Common Swift may shake its head with its beak wide open to reject prey that has just been captured or to clean its gap (**Figure 12-3**).

4. The Common Swift opens and closes its beak for each capture (**Figure 12-4**).

5. The Common Swift can half-open its beak in flight for various grooming (preening the rectrices...).

6. **To drink, the Common Swift takes water, with its beak wide open, by skimming the surface of a pond, lake or marsh.**

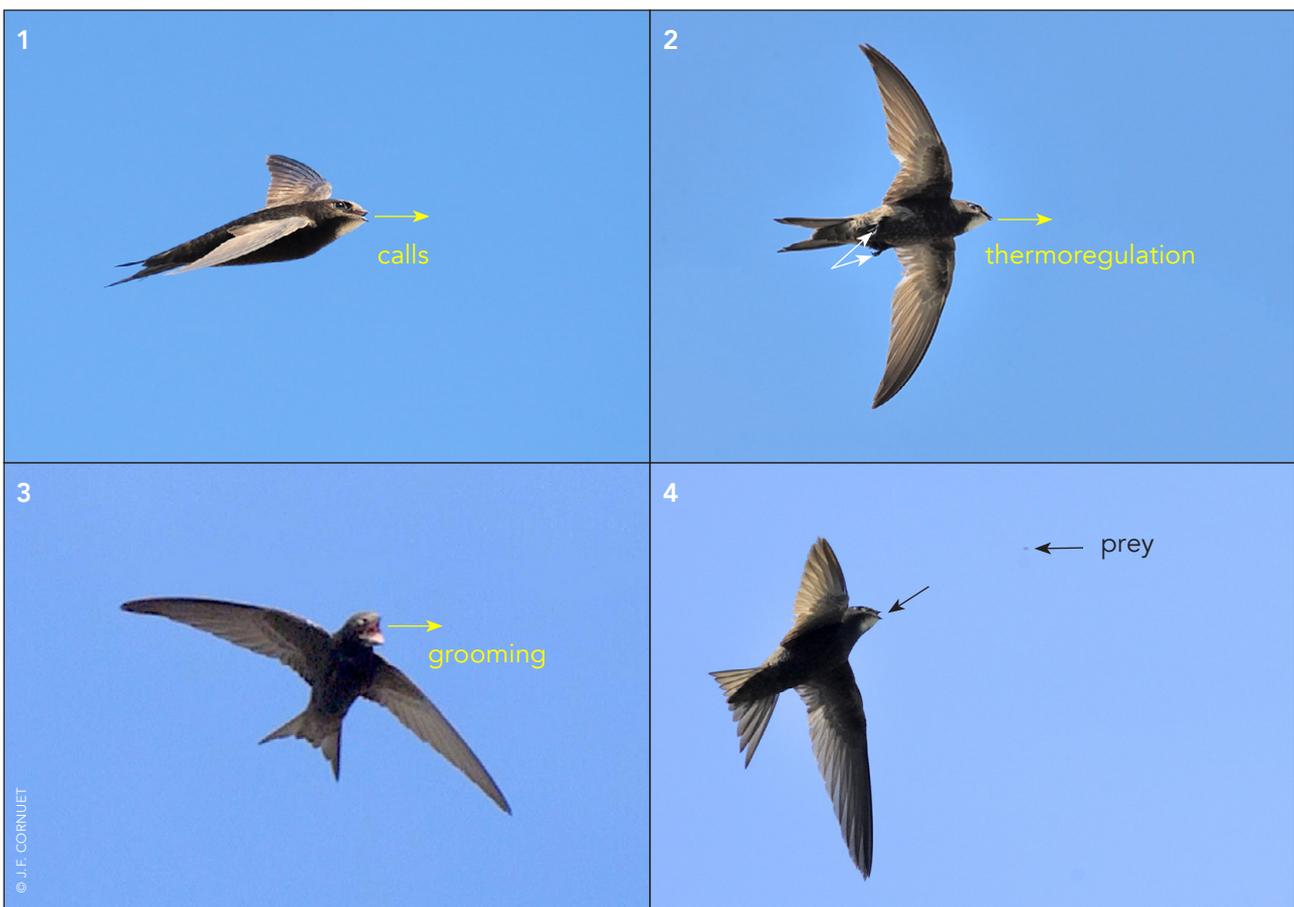


Figure 12.

Beak opening: 1. screaming, 2. thermoregulation, 3. grooming, 4. prey capture

If the Common Swift forages with its beak open, it would face too many problems that could not be solved:

- reduced aerodynamics;
- drying out of the mouth cavity;
- ingestion of hazardous airborne particles;
- visibility, because flying with the beak wide open would interfere with forward visibility.

These problems are common to all birds, so it is safe to say, until proven otherwise, that no bird hunts prey in flight with its beak wide open, neither Nightjars nor any species of Swifts and Swallows. These birds have nerve and muscle structures with very short latency and reaction times that allow them to open and close their beaks with each capture.

4.C.2. Average duration of the beak opening and closing

Out of 1200 captures:

- the average beak opening time is 0.0214 s, with a maximum of 0.0666 s and a minimum of 0.0111 s;
- the average duration of beak closure is 0.0113 s, with a maximum of 0.0277 s and a minimum of 0.0055 s.

The average duration of the opening-closing cycle of the beak is 0.0327 s.

This is an extremely short duration (**Figure 13**).

The gap opening is variable in size, but sometimes maximum to ensure capture (**Figure 7**).

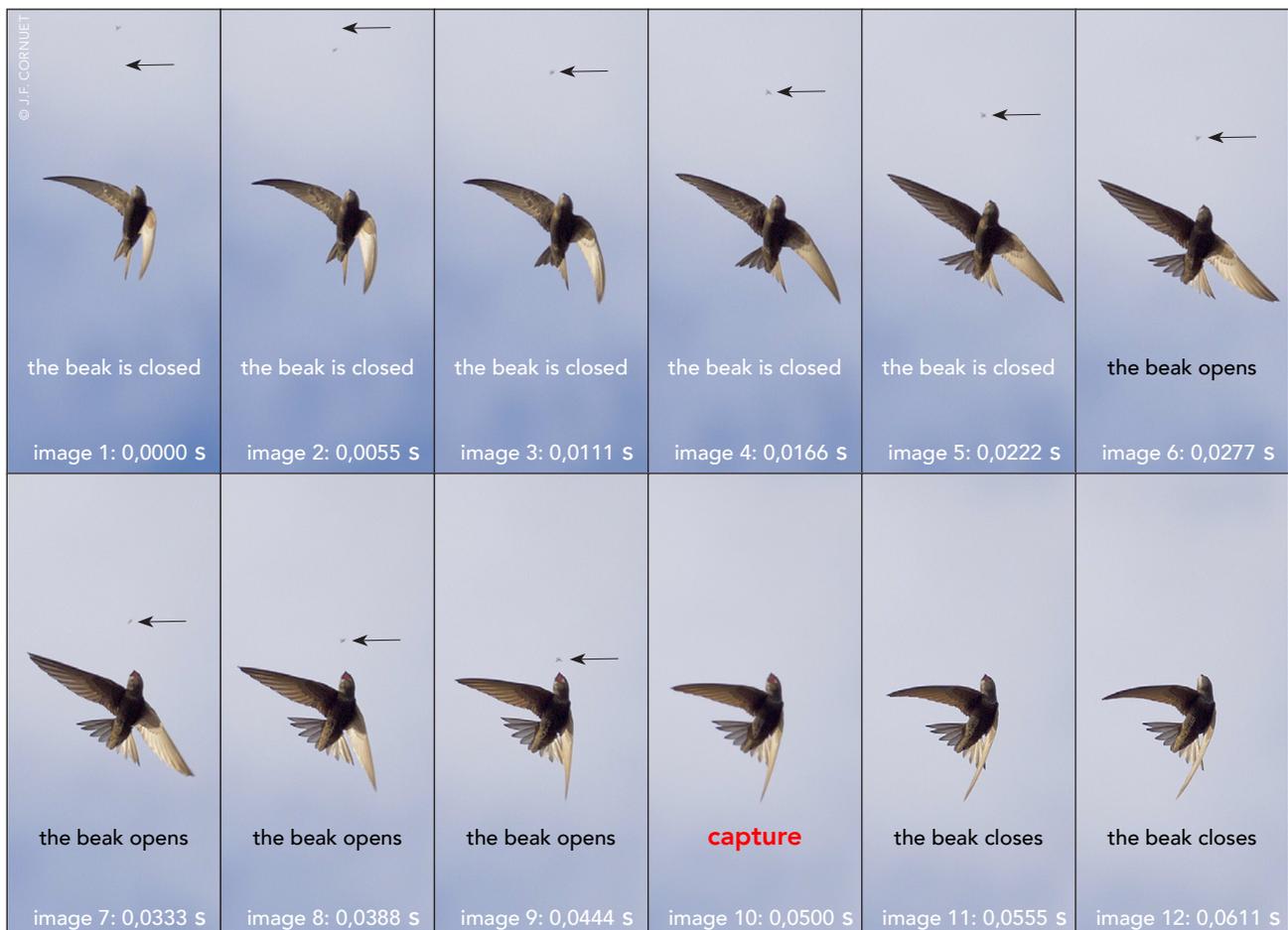


Figure 13.

Sequence of all images of a visible prey capture at 180 fps.

Vidéo



4.D. Captures with visible prey

Of the 1200 captures, 120 of them (10 %) show the prey in the time before it disappears in the swift's beak. This prey usually appears in the form of a small blurred spot, white or black, whose path can be followed frame by frame to the bird's beak. Sometimes, under good conditions, a winged insect can be recognized. The swift's prey average size is between 2 and 10 mm. It is therefore not very surprising that they are only seen in good conditions: "large" prey size, good sharpness adjustment of the video, shooting proximity, sky brightness and colour...

4.D.1. Capture success

These 120 captures are all successful: the

prey finishes its path well in the swift's beak. The Common Swift appears to be a very efficient hunter and we can assume that the very large majority of the other captures where the prey is not visible are successful.

4.D.2. Swift speed at capture time

Of these 120 captures, 52 allowed the speed to be calculated when the distance separating swift from its prey reduced. According to the videos, the initial or maximum distance between the bird and its prey is between 0.392 m and 1.743 m (Figure 14). Over these distances the average speed is 7.9 m/s ($n = 52$). Considering the speed of the prey insignificant compared to that of the bird, this value can be similar to the ave-

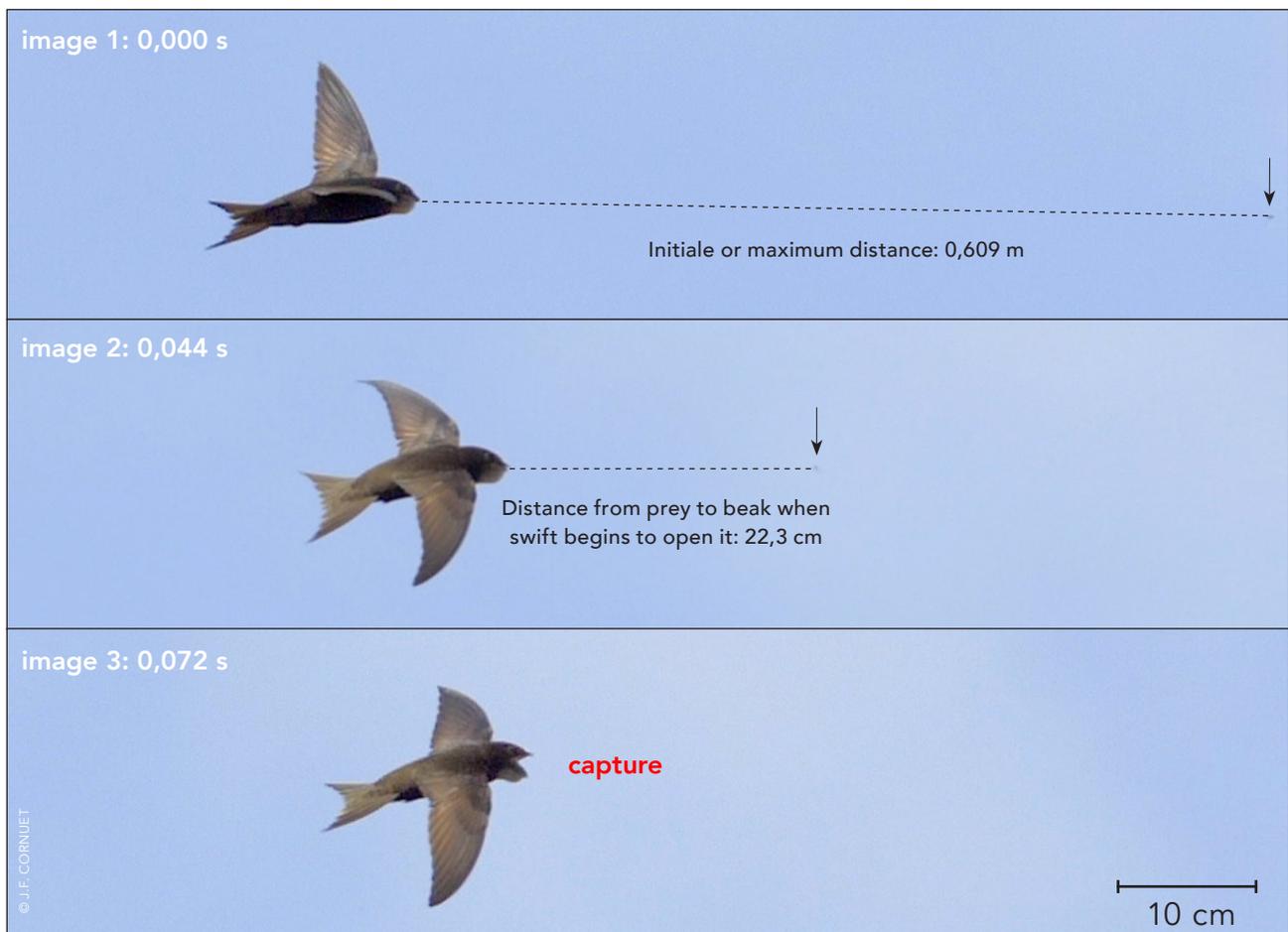


Figure 14.

Distance measurements for calculating the bird's speed (bird's length = 16 cm)

Vidéo



rage speed of the swift's flight. Tunnel and field measurements of the hunting flight give values between 8 and 10 m/s (HENNINGSSON *et al.* 2010). So the average speed of 7.9 m/s is quite consistent. Its value, slightly lower than the data in the literature, can be explained by a calculation made on the last decimetres before capture, which may be marked by a slight slowing of the flight.

4.D.3. Distance from prey to beak when swift begins to open it

Frame-by-frame analysis is used to calculate the distance from beak to prey at the exact moment the beak begins to open (Figure 14). Of the 52 captures selected, this distance averaged 17 cm. At a speed of 7.9 m/s, the 17 cm are travelled in 0.0215 s. So the Common Swift opens its beak at the very last moment, which is consistent with the short opening-closing cycle of the beak (0.03 s) and illustrates once again the very efficient neuromuscular abilities of this bird.

Note in passing that 17 cm is within one centimetre of the average length of the Common Swift from the point of the beak to the tip of the tail (16 cm).

4.D.4. Prey selection

Common Swift is considered as prey selector: in the case of bees, they would avoid capturing workers because of the risk of venom injected by their sting, but they would catch the drones that lack it (LACK, 1956). Similarly, it captures harmless hoverflies that look like more dangerous insects such as wasps (aposematism). Only five of my videos give some ideas on this problem of prey selection. They show two possibilities.

4.D.4.1. Selection by giving up at the last moment before capture

Two videos show the Common Swift can give up a capture at the last minute. The swift is about to capture a prey item that will pass within its range. But at the very last moment, it gives up the capture and lets the insect go (Figures 15 and 16). In both cases, the prey looks like a Hymenoptera that could be dangerous. The danger perception may be visual and/or auditive (sound emissions produced by the insect). It is noted that the giving up is done at the very last moment as if the proximity of the prey was necessary? Does the Common Swift trust the speed of its reactions or does it detect the prey's dangerousness only if it is very close?

Example 1 (Figure 15): the video was shot on May 12, the first day of shooting in 2019 with the arrival of the first local breeders. It is therefore most likely a breeding adult of at least 4 years old.

Example 2 (Figure 16): the video was shot on June 14, 2019. At this date the chicks are all still in the nest, so it can only be at least one year old experienced individual (yearling) who has captured well over one million prey since birth.

4.D.4.2. Prey selection by immediate discarding after capture

Two other videos nuance swifts' ability to detect potentially risky prey prior to capture. Both show a swift that has just captured a prey and immediately rejects it vigorously by shaking its head with its mouth wide open (Figures 17 and 18). What can trigger this rejection? Is it a sting? Could the captured prey have begun to sting the oral mucosa?

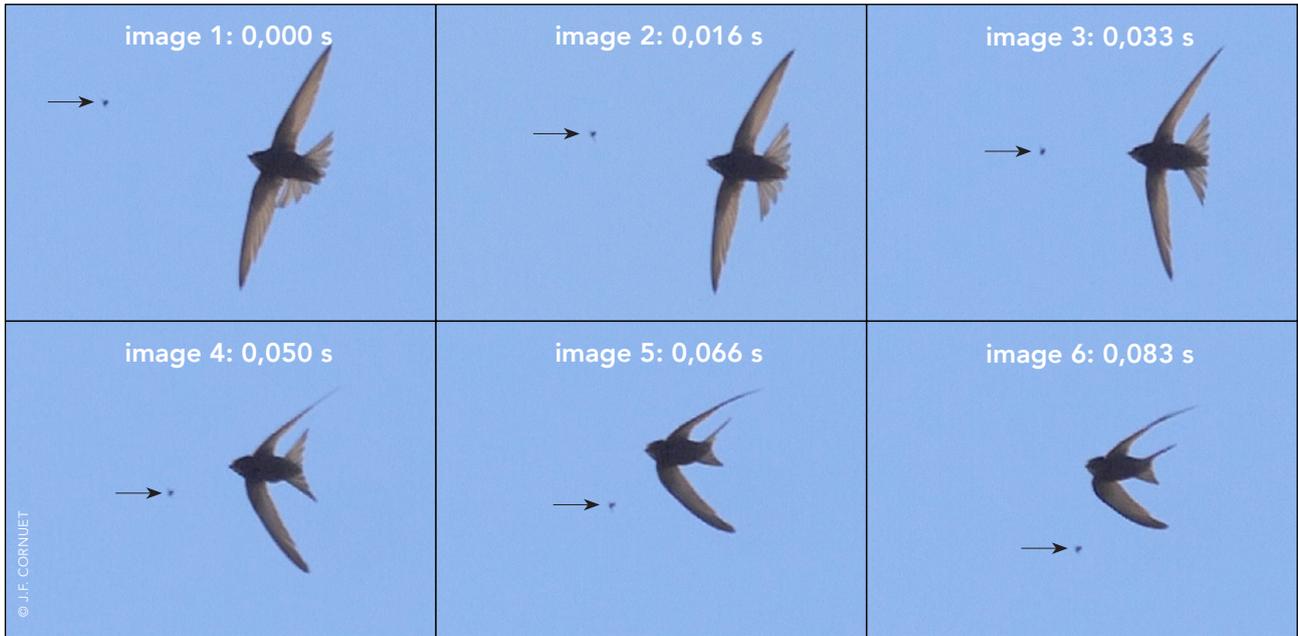


Figure 15.

Example 1: Prey passes within range of the bird. It half opens its beak (image 2), but closes it immediately and gives up the capture (images 4, 5 and 6).

Vidéo



Figure 16.

Example 2: Prey passes within range of the bird (image 4). It gives up the capture (image 5).

Vidéo



Is it a substance that is perceived as unpleasant or toxic? Does the captured prey have a natural bad taste or is it caused by an allomone-like defence secretion at capture time (PAVIS, 1987)

For a long time we thought that birds had no taste sense. But we now know that some species have taste buds that are sensitive to the same four flavours that we have (sweet, salty, bitter and sour) (BIRKHEAD, 2012).

Example 3 (Figure 17): the video was shot on June 3, 2018. On this date, it is too early to be a fledgling. It is at least one year old.

Example 4 (Figure 18): the video was shot on July 5, 2019. At this date juveniles may start to leave their nest, but the video does not show the typical features of this age (white chin and forehead, lighter overall hue, and pale rims of the feathers and rectrices). The bird also shows moulting feathers on both wings. Like the previous one, it is at least one year old.

An experienced Common Swift can therefore make "distant recognition errors".

The distinction of the most dangerous insects (worker bee...) is perhaps innate. But for other prey, there would be a kind of learning by error without risk (?) for the individual with a selection after capture. Let us note the scarcity of these observations (2 rejections out of 1200 captures) but which is perhaps also linked to a very low abundance of risk insects in the studied site.

4.D.4.3. Failed capture or late selection in extremis?

Example 5 (Figure 19): the video shot on 16 May 2019 is problematic to interpret. It is a long sequence of 48 s in real time where the same individual on foraging is filmed. It is an experienced breeding adult of at least 4 years old, returning from migration a few days earlier.

Initially, 12 successive captures are identified in this video. But the fine analysis of the 11th capture shows visible prey. The bird locates it, modifies its path, projects body and head, beak wide open almost in contact (Figure 19, image 2), but the prey is not captured and continues its flight (Figure 19, image 3) !

Hypothesis 1: the maximum extension movement is not enough to within a few millimetres, but then why doesn't this swift try a second time, since the prey remains within its reach?

Or does it consider it a failure that does not "deserve" a second attempt?

In fact, it will make a 12th capture of another prey less than 3 seconds later.

Hypothesis 2: did swift, in extremis, identify high-risk prey and therefore give up capturing it?

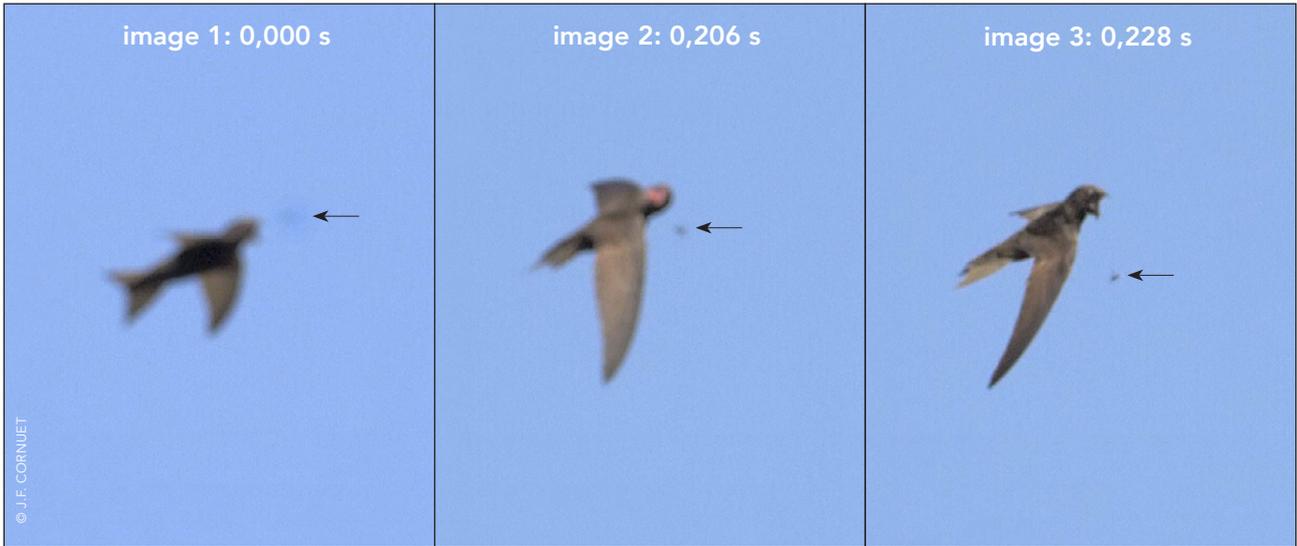


Figure 17. Example 3: the swift rejects the prey immediately after capture. Vidéo  



Figure 18. Example 4: the swift rejects the prey immediately after capture. Vidéo  

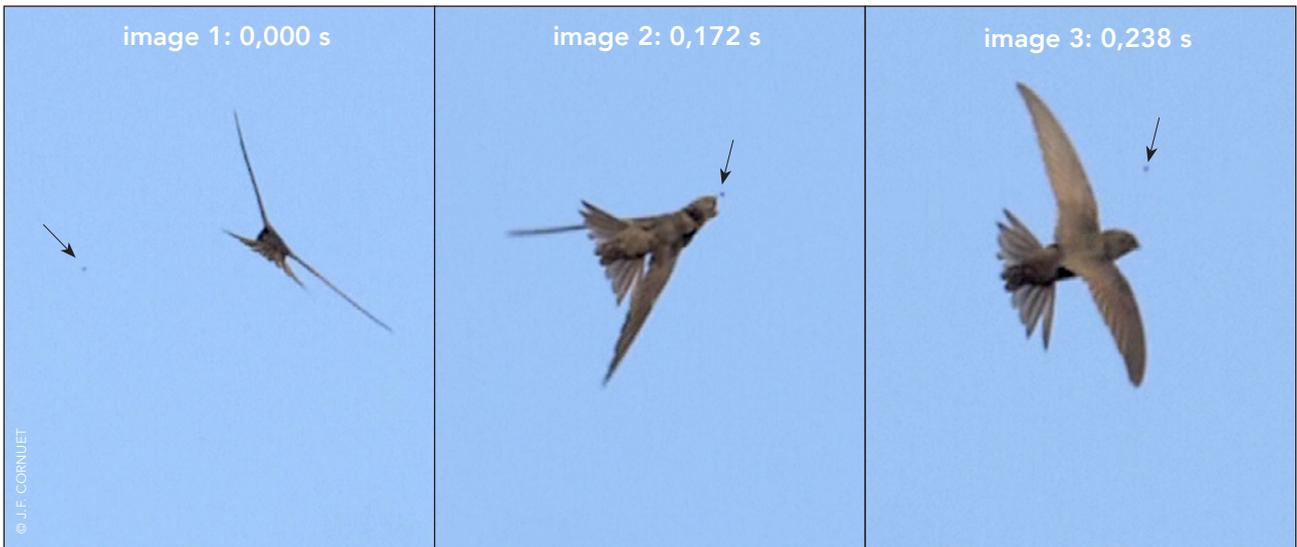


Figure 19. Example 5: the swift fails or gives up the capture. Vidéo  

5. Flights, paths and postures just after capture

Just prior to capture, swifts are mostly in «horizontal» or ascending flapping flight (81 %) than in gliding flight (19 %) (**Table 3**)

After capture, the percentages equalize: 50 % in flapping flight and 50 % in gliding flight.

Comparison between flights before and after capture shows that:

- 60 % of the individuals keep the same type of flight:
 - 45 % stay in flapping flight;
 - 15 % stay in gliding flight.
- 40 % of individuals change flight type:
 - 36 % switch from flapping to gliding;
 - 4 % switch from gliding to flapping.

Prey capture thus induces for 40 % of the captures a change in the flight type, with a strong tendency for switch from flapping to gliding.

Considering only gliding after capture (n = 608) 64 % of gliding is done with a turn as if the bird was trying not to go too far away from an area that may be good for other captures.

This turn following capture helps to keep the bird in an area with potential prey and explains the sinuous or tortuous path highlighted in the 3D representations (**DE MARGERIE, 2018**).

6. Time intervals between 2 consecutive captures

In a sample of 21 videos, with 6 to 15 captures (190 captures), there are 169 time intervals between 2 consecutive captures. The average duration of the time interval between two successive captures is 3.00 seconds.

For example, **Figure 20** shows 14 captures made in 39 s by a swift, that is one capture every 3.00 s.

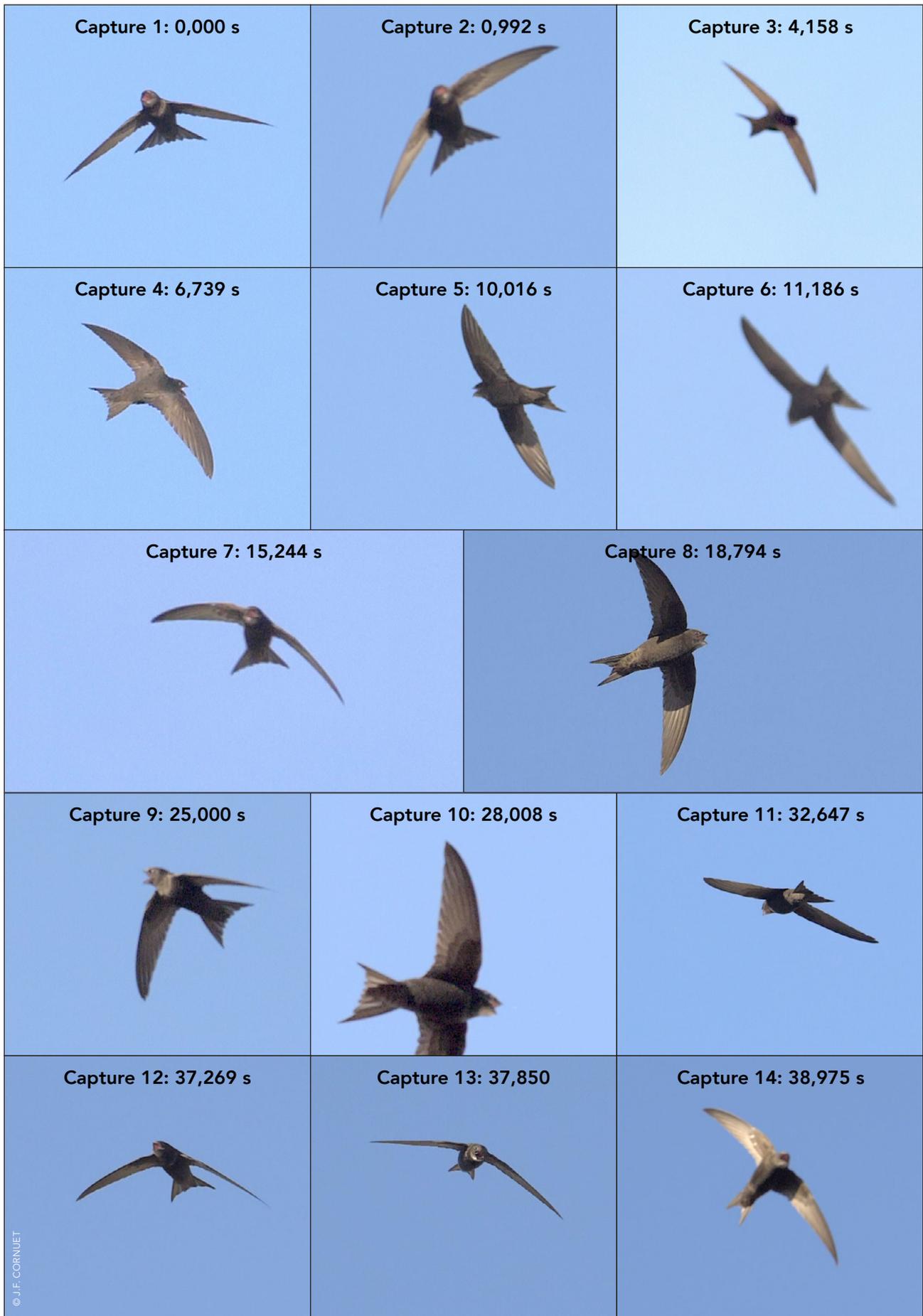
- The shortest interval is 0.581 s between captures 12 and 13.
- The longest interval is 6.206 s between captures 8 and 9.

In all my videos, the “shortest interval record” is held by an individual with a bolus that sequences 3 successive captures in 0.532 s with equal intervals of 0.266 s between each capture (**Figure 22**).

In the literature, the Common Swift is supposed to capture a prey item approximately every five seconds (**ELKINS, 2010**). This average value is based on an unspecified calculation (**SIMPSON, 1967**) that appears to be related to data on the number of prey found in boluses and the time taken to collect them (**LACK, 1956**).

Thus with a diet of small prey, the Common Swift is forced to devote most of its time to finding insects. During the breeding season, this requirement increases while the chicks are being fed.

So the values found in my calculations confirm the Common Swift’s amazing ability to collect prey very quickly.



© J.F. CORNUET

Figure 20. 14 captures in 39 seconds, i.e. an average of one capture every 3.00 seconds. Vidéo  

7. The special case of bolus captures

7.A. Bolus

A bolus is a hazelnut-sized food ball (1 to 1.5 cm in diameter) weighing 1 to 2 g on average, made up of prey that may still be alive and stuck together by the bird's slimy saliva. Observed only in adults at the breeding-time, it is the visible sign that hatching has taken place and that the chicks have started to be fed. The hunting adult does not swallow prey intended for chicks but accumulates it in its oral cavity, whose elastic floor distends and deforms as prey items are caught (**Figure 21**).

The swift has no particular organ for storing prey. It is best to avoid using the term "sublingual pouch" (as I did in Part 1 of this pa-

per). True sublingual pouches exist in some species of birds such as the Rosy Finch (*Leucosticte tephrocotis*) (MILLER, 1941).

In the swift, it's the floor of the mouth cavity that expands.

We can make two hypotheses.

At the breeding time, under hormonal action:

- hypothesis 1: saliva secretion would increase to stick the nest materials together and gather food ball (bolus);
- hypothesis 2: the skin elasticity of the mouth floor would increase as the chicks hatch.

The growth rate of the bolus depends on prey availability and size. In good warm weather, with a "normal" abundance of prey, a swift takes 45 to 60 min to build a bolus with 300 to 1000 prey (LACK, 1956). It takes much longer when the weather conditions are bad (rain, cold, wind...).



Figure 21.

Common Swift with mouth cavity distended by the bolus

The adult's return to the nest must be caused by a critical volume of the bolus perceived by the distension of the skin on the floor of the oral cavity.

In the early days, adults share the bolus between the chicks. But soon chicks are able to ingest the entire bolus.

7.B. Number of captures with bolus

Of the 1200 captures, only 34 are made by individuals with a bolus:

- 2017: 10 captures with bolus from 10 June to 22 June;
- 2018: 8 captures with bolus from 22 June to 19 July;
- 2019: 16 captures with bolus from 27 June to 25 July.

This low proportion (2.8%) of bolus captures may have several explanations.

- The low number of breeding pairs at the station was estimated at only 5 breeding pairs.
- Breeders do not present a bolus until after the chicks hatch at the earliest at the end of the first 10 days of June.
- Adults in charge of chicks may choose other foraging areas that are richer in prey than the vicinity of the colony where they would make their last captures before going to the nest.

This last hypothesis is in agreement with the observation that the majority of adults filmed carry a bolus close to its maximum size.

7.C. Capture postures with bolus

7.C.1. Comparison of captures with and without bolus

On this small sample of bolus captures (n = 34), there do not seem to be any significant differences with other captures (**Tables 5 and 6**).

Captures with bolus show 3 slight tendencies (**Table 5**):

- before capture: a higher frequency of gliding compared to flapping;
- capture: a lower frequency of head projections;
- after capture: a higher frequency of gliding compared to flapping.

In the detail of the combinations (**Table 6**) it is difficult to establish real tendencies because of the small size of the data.

The presence of a bolus in the oral cavity, after a few tens of minutes, tends to make the bird 1 to 2 g heavier, with the following consequences:

- the forward shift of its center of gravity;

Table 5.

Impact of the bolus on flight patterns and head postures

		CAPTURE WITHOUT BOLUS	CAPTURE WITH BOLUS
Captures number (n = 1200)		1 166	34
Flight before capture	Flapping	82 %	71 %
	Gliding	18 %	29 %
Head posture	"Projected"	78 %	74 %
	"Retracted"	22 %	26 %
Flight after capture	Flapping	50 %	54 %
	Gliding	50 %	46 %

Table 6.

Impact of bolus on the distribution of the 18 combinations of the 8 types of flight and postures before, during and after capture

Flight before capture - Head Flight after capture	Number of captures without bolus	Number of captures with bolus
1. Ascending flapping flight - "Projected" head Gliding flight with a turn	276 (23,7 %)	3 (8,6 %)
2. "Horizontal" flapping flight - "Projected" head Flapping flight	217 (18,6 %)	3 (8,6 %)
3. Ascending flapping flight - "Projected" head Flapping flight	173 (14,8 %)	8 (22,9 %)
4. "Horizontal" flapping flight - "Retracted" head Flapping flight	120 (10,3 %)	3 (8,6 %)
5. Gliding flight - "Projected" head Gliding flight	82 (7,0 %)	5 (14,3 %)
6. "Horizontal" flapping flight - "Projected" head Gliding flight	40 (3,4 %)	2 (5,7 %)
7. Gliding flight - "Retracted" head Gliding flight	37 (3,2 %)	3 (8,6 %)
8. Gliding flight - "Projected" head Gliding flight with a turn	34 (2,9 %)	1 (2,8 %)
9. Gliding flight - "Projected" head Flapping flight	32 (2,7 %)	
10. "Horizontal" flapping flight - "Projected" head Gliding flight with a turn	32 (2,7 %)	
11. Ascending flapping flight - "Projected" head Gliding flight	27 (2,3 %)	4 (11,4 %)
12. Ascending flapping flight - "Retracted" head Flapping flight	20 (1,7 %)	1 (2,8 %)
13. "Horizontal" flapping flight - "Retracted" head Gliding flight with a turn	15 (1,3 %)	1 (2,8 %)
14. "Horizontal" flapping flight - "Retracted" head Gliding flight	16 (1,4 %)	
15. Gliding flight - "Retracted" head Gliding flight with a turn	15 (1,3 %)	
16. Gliding flight - "Retracted" head Flapping flight	14 (1,2 %)	1 (2,8 %)
17. Ascending flapping flight - "Retracted" head Gliding flight with a turn	11 (0,9 %)	
18. Ascending flapping flight - "Retracted" head Gliding flight	4 (0,3 %)	
Total	1 165	35

- the possible reduction of the beak opening amplitude.

We can therefore assume that the presence of a bolus before returning to the nest can progressively modify the capture technique during the collection of prey, for example by reducing acrobatic postures

with body extension and strong head projection.

7.C.2. Head projection with bolus

The proportions have been maintained (Table 7). In detail, the presence of a bolus seems to reduce projection amplitude somewhat due to the increase in head mass when the bolus reaches its almost maximum size.

7.C.3. Beak opening and closing in captures with bolus

A bolus (Table 8) increases the average duration of:

- beak opening by 7 %;
- beak closure by 30 %;
- open-close beak by 15 %.

A bolus seems to slow down the beak closure most of all. This is what you would expect due to the bolus size in the mouth cavity.

But we must put this result into perspec-

tive because the variations are at the level of thousandths of a second and concern only 34 catches over 1200.

7.C.4. Captures with bolus where prey is visible

Of the 1200 catches, prey is visible on 120 of them (10 %). Calculations could be made on a sample of 52 captures with only 3 captures with a bolus.

A bolus does not seem to have a significant impact on the 2 calculated parameters (Table 9).

7.C.5. Time intervals between 2 consecutive catches with bolus

Of the 34 bolus captures, 16 are part of a chain of successive captures:

- 5 sequences of 2 captures;
- 2 sequences of 3 captures.

The average duration of the 9 intervals

Table 7.

Impact of a bolus on flight types and head postures

	CAPTURE WITHOUT BOLUS	CAPTURE WITH BOLUS
Captures number	914	25
Head forward projection	43,5 %	40,0 %
Head upward projection	29,6 %	32,0 %
Head sideward projection	26,1 %	24,0 %s
Head downward projection	0,8 %	4,0 %

Table 8.

Impact of a bolus on average beak opening and closing times

	CAPTURE WITHOUT BOLUS	CAPTURE WITH BOLUS
Captures number	1 166	34
Beak opening	0,0213 s	0,0229 s
Beak closing	0,0112 s	0,0146 s
Beak opening + closing	0,0325 s	0,0375 s

Table 9.

Impact of a bolus on a swift's speed and distance from the prey when it starts to open its beak (captures with visible prey).

	CAPTURE WITHOUT BOLUS	CAPTURE WITH BOLUS
Captures number	49	3
Average swift speed	7,9 m/s	7,2 m/s
Average distance beak opening	17 cm	15,5 cm

between 2 successive captures with boluses is 1.8 s.

Hunting with a bolus does not reduce the ability to chain captures with time intervals of 1 to 2 seconds.

On the opposite, one video shows that a swift with bolus is able to make 3 successive captures in a time interval of 0.532 s with equal intervals of 0.266 s between each capture (**Figure 22**).

This high frequency of captures is necessary to ensure the chicks' feeding without forgetting that parents also have to provide for their food needs.

Review

Carrying the food ball (bolus) in the mouth appears to have little impact on the swift's ability to catch prey.

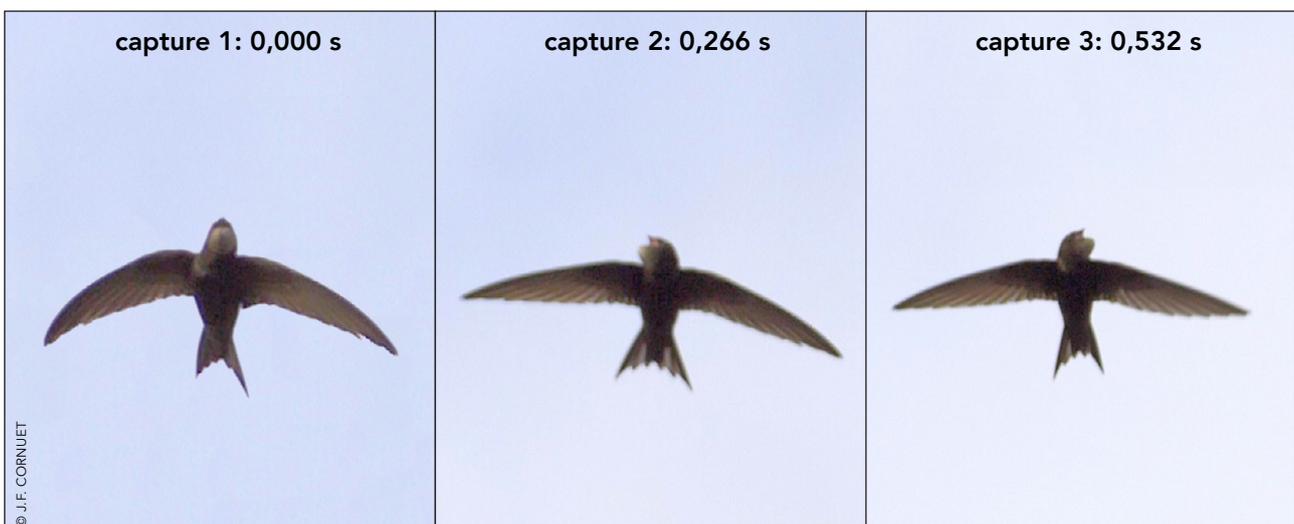


Figure 22.

Common Swift with a bolus making 3 successive captures in 0.532 s

Vidéo



8. Comparison between two foraging stations

At the end of April - beginning of May 2019, I filmed swifts migrating over coastal marshes in Bretagne (France). For me it seemed interesting to compare the feeding habits of these birds on the 2 stations that will be named:

- migration-station;
- breeding-station.

8.A. Shooting conditions

In the **breeding-station**, 111 days from the beginning of May to the end of July in 2017, 2018 and 2019 were devoted to shooting over suburban residential area in the suburbs of Paris in the Île-de-France (**Figure 23, right**). Approximately 4 to 5 pairs make up a small urban colony of birds nesting under rooftops. To these breeding adults are added in successive waves of young nesting, pre-nesting and first-year immature birds, according to a complex schedule of departures and arrivals (**GENTON, 2016**) from May to July.

All these individuals forage over pavilions and buildings with gardens, mainly between 6:00 and 11:00 am.

The shots are taken from the roof of my pavilion at a height of 10 m, with the filmed birds moving between 10 and 30 m above the ground.

Swifts are only visible on the site in good weather, with blue or foggy skies and especially without wind.

Over the 3 years, 1200 captures were identified out of the thousands of videos recorded.

In the **migration-station**, 4 days (28 April, 2,3 and 4 May 2019) were devoted to video recording swifts over coastal marshes in the commune of Tréogat in the Bay of Audierne in Bretagne (**Figure 23, left**). This site, partially set aside as a reserve (Trunvel-Tréogat Biological Reserve), is an important migratory stopover for many bird species such as the very scarce Aquatic Warbler (*Acrocephalus paludicola*). Each year for the past 31 years, the Trunvel ringing station has been open from mid-July to mid-October to ring birds on post-nuptial migration that are stationed in coastal wetland phragmit groves.

This site also serves as a migratory stopover for Common Swifts on their pre-breeding migration in late April - early May since several thousand individuals are observed there each year. They are all adults, 3-4 years old or more, who come to breed in the urban colonies of Finistère or who will continue their migration further north in the British Isles.

Perhaps they come directly from the north of Spain after crossing the 1000 km of the Bay of Biscay?

During this stopover, they actively forage in this area that is particularly rich in aerial insects.

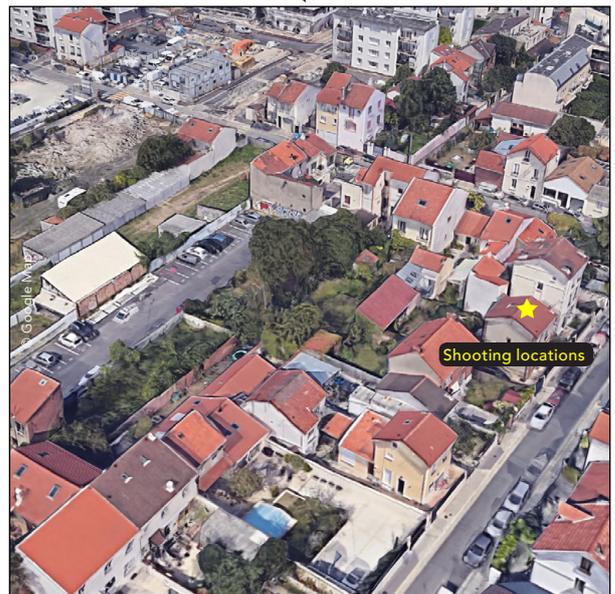
Shots were taken from the ground between noon and 4:00 pm on birds flying between 1 and 15 m in altitude. Depending on the day and time of day, the sky was blue or overcast but with no rain.

An important weather element was the erratic north wind, which conditioned the swift's aerial movements over the reed beds.

In 4 days, 234 captures could be filmed.



MIGRATION-STATION
Audierne bay
Bretagne



BREEDING-STATION
Paris suburb
Île-de-France



Common swifts foraging above coastal reedbeds



Common Swifts foraging over the roofs of pavilions

Figure 23.
Geographic location and foraging areas overviews at the two stations

8.B. Foraging flight

In the **breeding-station**, foraging flight is a tortuous flight with a sinuous path where the bird follows a series of captures by describing loops with many turns.

The average duration of flapping flight bouts is 1.0 s. The average duration of gliding bouts is 1.4 s.

In fine weather, hot, windless, Common Swift forages by spending on average more time gliding than flapping. But the proportions of the two types of flight can vary greatly depending on the weather conditions.

In the **migration-station**, in fine weather with a light wind, the foraging flight looks like the one at the breeding-station. But when the wind blows regularly in one direction, the swifts fly lower, sometimes

at the reedbed level where they fly in a sort of elliptical path (**Figure 24**).

They allow themselves to be carried in gliding tailwind flight, rarely making captures. Then suddenly they turn to face the wind. They then fly headwind with an energetic flapping flight. This return to the starting point is broken up by sequences of ascending glides that are often used for captures over vegetation.

Then the cycle repeats itself: tailwind gliding flight, 180° turn, headwind flapping flight with ascending glides for catching... The size of these elliptical circuits varies by a few tens of meters, sometimes more when the bird moves away so that it can no longer be filmed.

The timing of these circuits is likely to depend on the wind regime, catch frequency and local prey abundance.



Figure 24.
Common Swifts flying headwind just above the reedbed

8.C. Flights, paths and postures

8.C.1. Captures after an ascending gliding flight

On the migration-station, a fourth type of flight prior to capture was filmed: the ascending gliding flight.

8.C.1.1. Description

When hunting headwind, when prey is detected, the bird glides up to make the capture (**Figure 25**).

The headwind increases lift enough to allow the bird to glide upwards. This is the same principle used by airplanes: facing the wind allows them to take off faster over a shorter distance.

8.C.1.2. Triggering

The ascending gliding flight can be triggered by prey detection. But this is not as clear-cut as for ascending flapping flight, where the limits are more precise. When hunting headwind, swift may rise in glide,

but not always to make a capture. This also allows it to explore the air layer above the reedbed.

8.C.1.3. Path

The ascending angle of this glide produced by the headwind has a small to moderate variable amplitude that the bird adjusts with wings and tail.

8.C.1.4. Average duration

The analysis of 24 ascending glides gives an average duration of 0.46 s from trigger to capture.

This is less than the average duration of the ascending flapping flight (0.78 s).

But unlike the ascending flapping flight, the progress of the ascending glide is directly related to the characteristics of the wind (speed, direction...).

Therefore, it can be hypothesized that the ascending flapping flight, in calm, windless weather, has a more constant pattern and average duration than the ascending gliding flight.

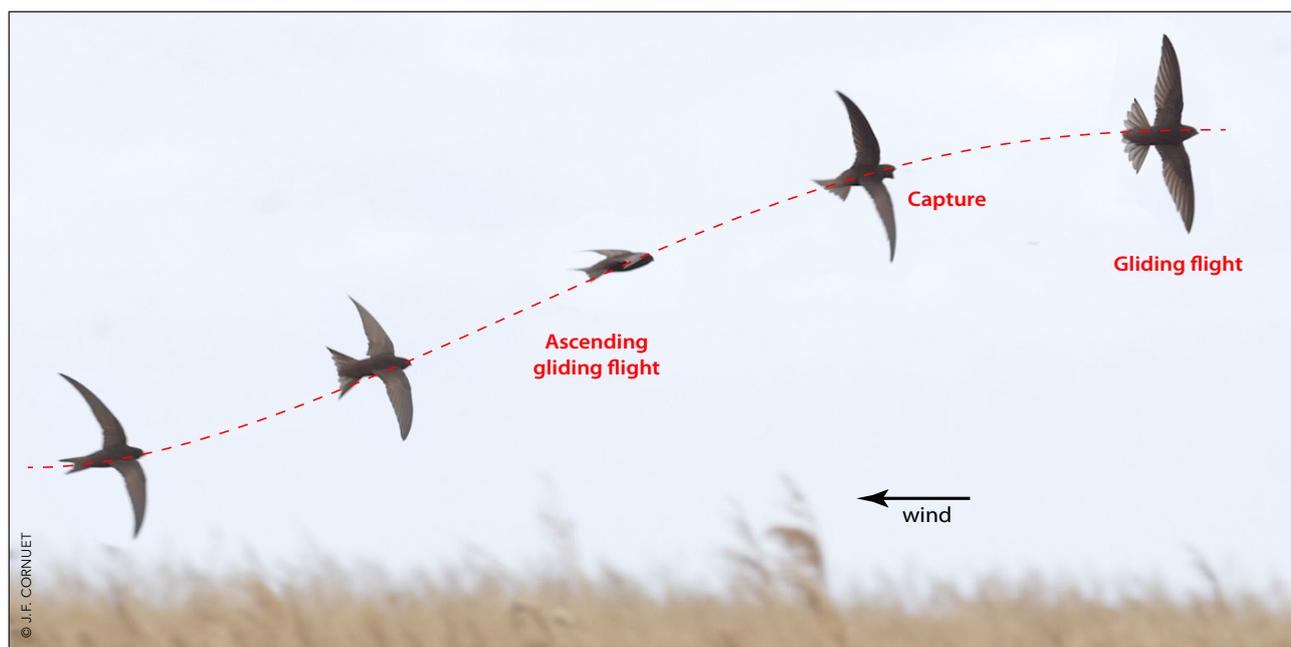


Figure 25.

Capture path with ascending gliding flight – “projected” head – gliding flight

Vidéo



The ascending glide now leads to consider 24 combinations. But some of them are not represented in the 2 stations, so

they have not been included in the comparative table (**Table 10**).

Table 10.
Comparison of flights, paths and postures distribution between both stations

Flight before capture - Head Flight after capture	BREEDING-STATION	MIGRATION-STATION
Ascending flapping flight - "Projected" head Gliding flight with a turn	279 (23,25 %)	15 (6,41 %)
"Horizontal" flapping flight - "Projected" head Flapping flight	220 (18,33 %)	60 (25,64 %)
Ascending flapping flight - "Projected" head Flapping flight	181 (15,08 %)	10 (4,27 %)
"Horizontal" flapping flight - "Retracted" head Flapping flight	123 (10,25 %)	10 (4,27 %)
Gliding flight - "Projected" head Gliding flight	87 (7,25 %)	38 (16,24 %)
"Horizontal" flapping flight - "Projected" head Gliding flight	42 (3,50 %)	11 (4,70 %)
Gliding flight - "Retracted" head Gliding flight	40 (3,33 %)	1 (0,43 %)
Gliding flight - "Projected" head Gliding flight with a turn	35 (2,92 %)	11 (4,70 %)
Gliding flight - "Projected" head Flapping flight	32 (2,66 %)	13 (5,55 %)
"Horizontal" flapping flight - "Projected" head Gliding flight with a turn	32 (2,66 %)	16 (6,84 %)
Ascending flapping flight - "Projected" head Gliding flight	31 (2,58 %)	11 (4,70 %)
Ascending flapping flight - "Retracted" head Flapping flight	21 (1,75 %)	1 (0,43 %)
"Horizontal" flapping flight - "Retracted" head Gliding flight with a turn	16 (1,33 %)	1 (0,43 %)
"Horizontal" flapping flight - "Retracted" head Gliding flight	16 (1,33 %)	1 (0,43 %)
Gliding flight - "Retracted" head Gliding flight with a turn	15 (1,25 %)	
Gliding flight - "Retracted" head Flapping flight	15 (1,25 %)	7 (3,00 %)
Ascending flapping flight - "Retracted" head Gliding flight with a turn	11 (0,92 %)	1 (0,43 %)
Ascending flapping flight - "Retracted" head Gliding flight	4 (0,33 %)	
Ascending gliding flight - "Projected" head Flapping flight		7 (3,00 %)
Ascending gliding flight - "Projected" head Gliding flight		13 (5,55 %)
Ascending gliding flight - "Projected" head Gliding flight with a turn		7 (3,00 %)
Total	1200	234

8.C.2. Comparison of flights, paths and postures distribution between the 2 stations (Table 10)

8.C.2.1. Prior to capture

On the breeding-station:

- 81 % of the birds are in flapping flight;
- 19 % are in gliding flight.

On the migration-station:

- 58 % of the birds are in flapping flight;
- 42 % are in gliding flight.

On the migration-station, the wind allows swifts to use gliding more often, which is less costly in terms of energy costs.

8.C.2.2. Captures

On the breeding-station:

- 78 % of captures are made with a head projection;
- 22 % of captures are made without head projection.

On the migration-station:

- 91 % of captures are made with a head projection;
- 9 % of captures are made without head projection.

The higher frequency of captures with head projection at the migration-station can be explained by:

- more turbulent air (winds);
- faster hunting speed;
- larger prey.

8.C.2.3. After capture

On the breeding-station:

- 50 % of the birds are in flapping flight;
- 50 % are in gliding flight.

On the migration-station:

- 46 % of the birds are in flapping flight;
- 54 % are in gliding flight.

In both stations, the two types of flight have roughly balanced frequencies. In detail, by considering only gliding, differences appear.

On the breeding-station:

- 64 % of the captures are followed by a glide with a turn;
- 36 % of the captures are followed by a glide without turn.

On the migration-station:

- 42 % of the captures are followed by a glide with a turn;
- 58 % of the captures are followed by a glide without turn.

In the breeding-station, in windless weather, the turns following the captures are interpreted as flight manoeuvres aimed at exploiting a hunting area with potential prey through a sinuous path.

In the migration-station, above the reedbeds, swifts make hunting tracks according to the wind regime: hunting by flying with the headwind, then fast return with tailwind to start again for a hunting flight with the headwind. These circuits explain the lower frequency of captures followed by a glide with a turn.

Note: If no ascending glides were observed at the breeding-station, it is because the birds only hunted on the site during calm, windless weather.

8.C.3. Head postures

At both stations, head projections at the capture time are mainly forward, in the direction of the bird's flight (Table 11).

The high percentage of head-up projections compared to the very low percentage of head-down projections strengthen the already developed idea that swifts do not dive on their prey but prefer to capture it from below.

8.C.4. Captures in inverted flight

In the breeding-station, out of the 1200 captures, 46 (3.8 %) of them show a inverted flight:

- 22 take place in an inverted flight;
- 24 captures are followed immediately by an inverted flight.

In the migration-station, out of the 234 catches, 11 (4,7 %) of them show a inverted flight (Figure 26):

- 6 captures take place in an inverted flight;
- 5 captures are followed by an inverted flight.

Table 11.

Distribution of the 4 directions of the head's "projection" in both stations

	BREEDING-STATION	MIGRATION-STATION
Head forward projection	409 (43,5 %)	104 (49 %)
Head upward projection	278 (29,6 %)	74 (35 %)
Head sideward projection	245 (26,1 %)	28 (13 %)
Head downward projection	7 (0,8 %)	6 (3%)
Captures with projection	939	212



Figure 26.
Inverted flight capture over the reedbed

Vidéo



8.D. Beak opening and closing

In the both stations, the average beak opening and closing durations are very similar: the differences start only to the thousandth of a second (Table 12).

The very slightly higher values at the migration-station can be explained by the slightly higher flight speed and prey size at this station.

For example, the capture of a Zygoptera Odonata (Figure 27) required some head contortions to fully ingest this fine but long prey [average length: 30 mm in the blue-tailed Damselfly (*Ischnura elegans*) observed at the site on the same day].

Table 12.

Average beak opening and closing durations in both stations

		BREEDING-STATION	MIGRATION-STATION
Captures number		1200	234
Beak opening	Minimum value	0,0111 s	0,0166 s
	Average duration	0,0214 s	0,0250 s
	Maximum value	0,0666 s	0,0555 s
Beak closing	Minimum value	0,0055 s	0,0083 s
	Average duration	0,0113 s	0,0111 s
	Maximum value	0,0277 s	0,0166 s
Opening + Closing	Minimum value	0,0166 s	0,0277 s
	Average duration	0,0327 s	0,0400 s
	Maximum value	0,0833 s	0,0722 s

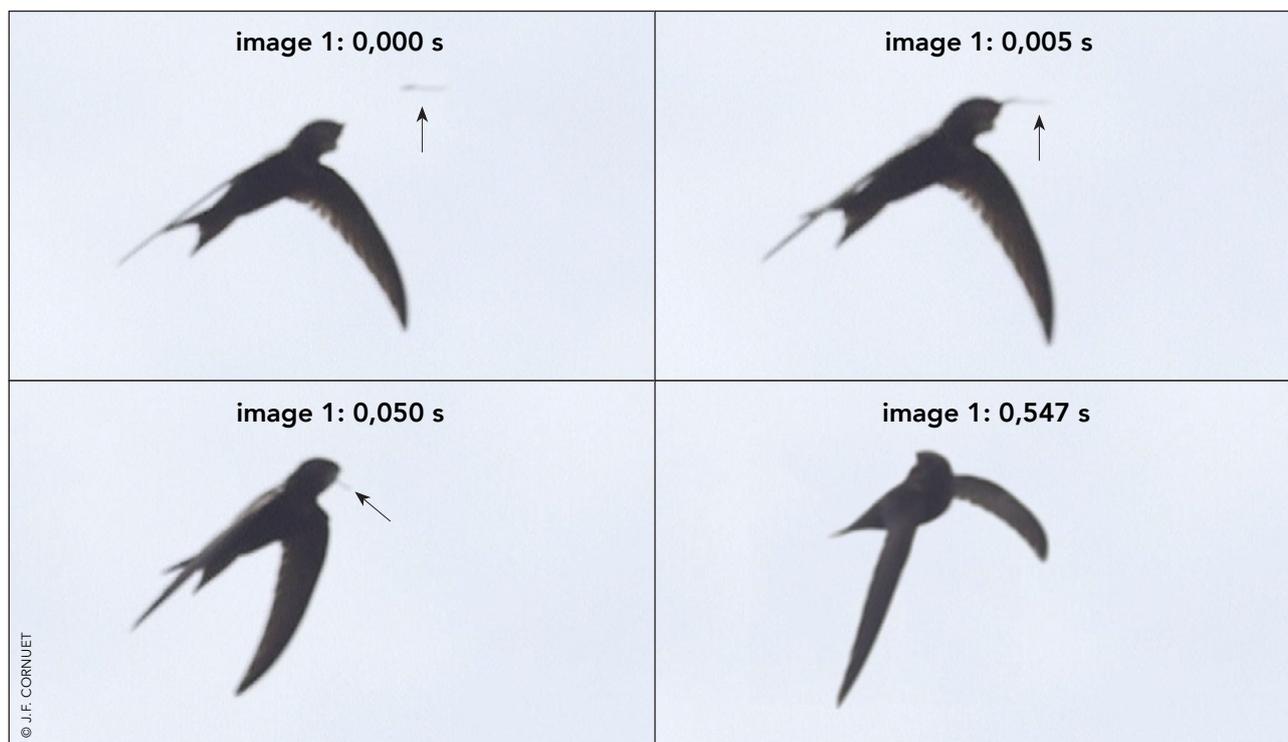


Figure 27.

“Longer” swallowing of a Zygoptera Odonata requiring head contortions

8.E. Captures with visible prey

8.E.1. Captures number

In the breeding-station, prey is visible in only 10 % of the captures, whereas in the migration-station this percentage is 73 % (Table 13). The different shooting conditions, especially the distance to the filmed bird, do not seem to be an explanatory factor because the swifts size varies in the same proportions in the videos filmed at the both stations.

The most likely explanation is the higher average prey size at the migration-station. To simplify, it can be considered that the majority of prey at the breeding-station had to be smaller than 5 mm (arbitrary value) while those at the migration-station had to be larger than 5 mm.

8.E.2. Capture success

As already noted in the breeding-station, the 172 captures with visible prey made in the migration-station were all successful: the prey finishes its path well in the swift's beak. This result confirms what we wrote for the breeding-station: the Common Swift is a very efficient hunter and we can assume that the vast majority of the other captures where the prey is not visible are successful.

8.E.3. Swift's speed at capture time

At both stations, on samples of 52 and 57 captures respectively, it was possible to calculate the mean swift speed just prior to capture (Table 13). It was 9.8 m/s at the migration-station. This value is 24% higher than that found at the breeding-station (7.9 m/s).

This faster foraging flight has to be related to a lower flight altitude over the reed bed, larger prey with faster movements, more wind-swept air and hungrier adult migrants.

8.E.4. Distance from prey to beak when swift begins to open it

The mean distance from prey to beak (Table 13) when it begins to open is 47% greater in the migration-station (25 cm) than in the breeding -station (17 cm). Faster flying speed at the migration-station may account for this difference.

Table 13.
Captures where prey is visible in both stations

	BREEDING-STATION	MIGRATION-STATION
Total number of captures	1 200	234
Number of captures with visible prey	120 (10 %)	172 (73 %)
Number of captures with visible prey allowing calculations	52	57
Average speed of swift at the capture time	7,9 m/s	9,8 m/s
Average distance from prey to beak when beak begins to open	17 cm	25 cm

8.F. Time intervals between 2 consecutive captures

At both stations, a sample of active-hunting videos with multiple captures was compared (Table 14).

The shortest interval between two captures and the average length of the intervals have close values.

However, these two parameters are

slightly higher at the migration-station in correlation with a faster foraging flight to capture larger prey with faster movements in more windy air.

Figure 28 shows the example of swift making 9 successive captures in 35,5 s at the migration-station. The average time interval between 2 captures is 4,4 s.

Table 14.

Time intervals between captures in the both stations

	BREEDING-STATION	MIGRATION-STATION
Number of videos with multiple captures	21	15
Captures number	190	73
Intervals number between 2 captures	169	58
Shortest interval between 2 captures	0,266 s	0,358 s
Average duration of the intervals between 2 captures	3,0 s	4,0 s

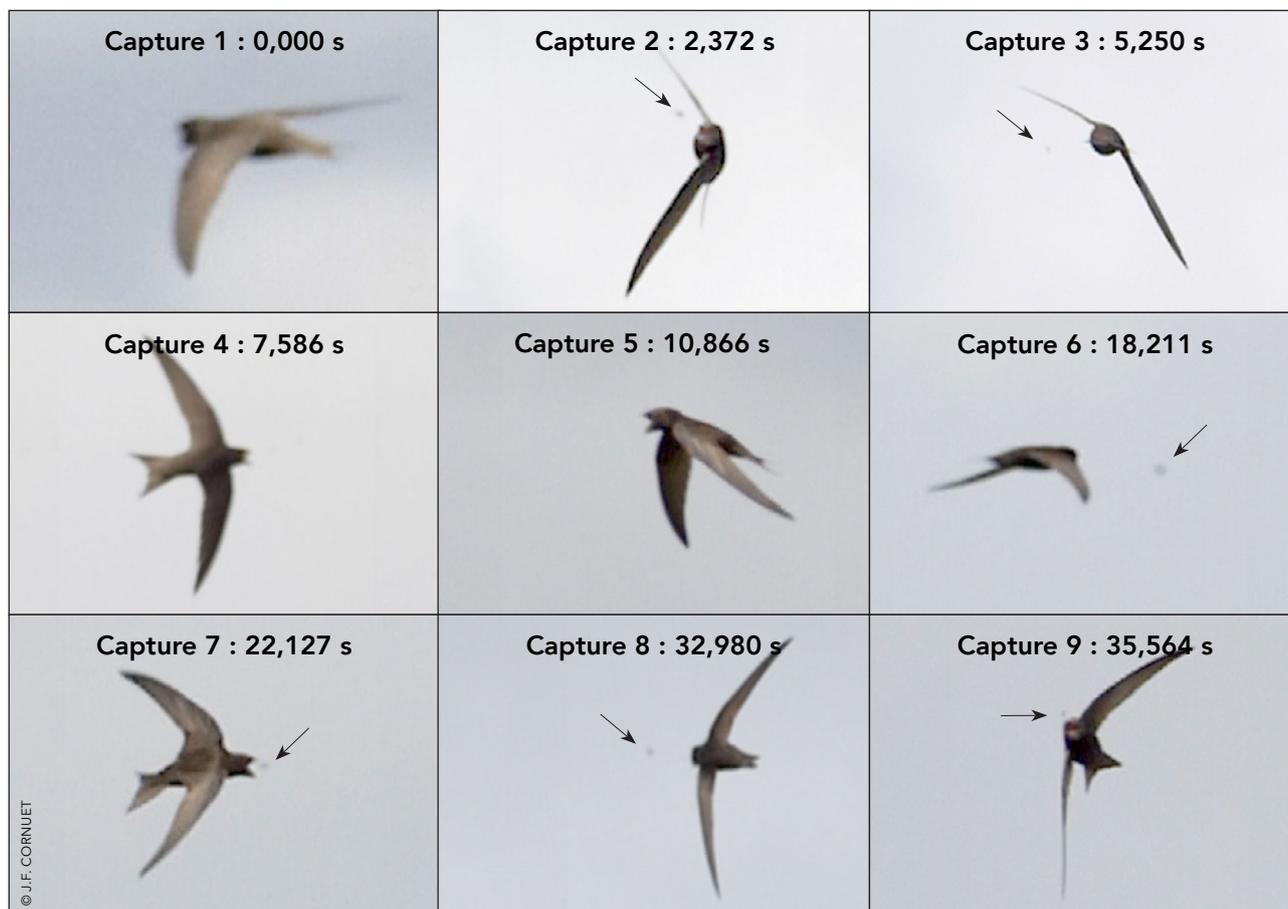


Figure 28.

9 successive captures in 35.5 seconds, i.e. an average interval of 4,4 sec.

Vidéo



8.G. Comparison results

Comparison between breeding-station and migration-station allows a kind of generalization. Indeed, trophic behaviors are very similar, while hunting environment, status and food needs of individuals concerned are different.

In both stations, captures with visible prey (n = 292) are all successful: the Common Swift is a very efficient hunter!

While some of the captures are made discreetly when the bird's path matches that of the prey, most of others are made after a short ascending flapping flight or gliding when the bird hunts headwind.

The head's projection forward, upward or sideways, with or without an overall body projection movement, often contributes to successful capture. The posture adopted at capture time does not necessarily depend on the size of the prey: the bird can vigorously project the body and head, with the beak wide open and eyes half-

closed, to capture a tiny prey item!

Whatever the circumstances, swift hunts with closed beak: it opens and closes it on each prey in a very short time of a few hundredths of a second.

If necessary, swift knows how to use inverted flight to ensure the success of certain captures.

During the feeding period, the presence of a bolus in breeding adults does not seem to affect hunting and catching abilities.

The time intervals between captures are counted in seconds, but when prey abundance is high, they can be very short in the order of a few tenths of a second.

However, time of year, land configuration, availability and size of prey, as well as air mass movements are likely to modify some of the hunting flight features, such as flight height, bird speed, hunting circuit, etc.



9. Comparison with the Alpine Swift

August 16, 2018 and August 22, 2019, near the summit of La Bourgeoise mountain (Samoëns, Haute-Savoie, France), at an altitude of 1760 m, I filmed groups of Alpine Swifts (*Tachymarptis melba*) hunting over grassy ridges. They are birds from local colonies settled in the limestone cliffs of the Haut-Giffre.

9.A. Shooting conditions

Their foraging flight over the site lasted only a few minutes each time:

- between 10:00 and 10:15 am, on August 16, 2018;
- between 01:00 and 01:15 pm on August 22, 2019.

Both days the weather was fine and warm with cloudy sky and light wind.

Many insects were present and very active. The weather conditions were particularly good for thermal and orographic updrafts.

On August 16, 2018, 10 videos were shot where 12 captures were identified. On August 22, 2019, 8 videos were filmed where 16 captures were made, half of them by one or more individuals with a bolus.

The 28 captures were analysed with the same methodology used for the Common Swift. Even with this small sample size, it was possible to describe and characterize behaviors common to both species, as was already the case with grooming in Part 1.

However, to be more rigorous, it should be possible to film the two species hunting on the site together in June and July (personal observations).



9.B. Foraging flight

The foraging flight of the Alpine Swift, like that of the Common Swift, is made up of alternating flapping and gliding flight bouts.

The 18 videos represent a total time of 105 s in hunting flight.

Time spent:

- in gliding flight is 81 s (77 %)
- in flapping flight is 24 s (23 %).

These are more or less the same values found for the Common Swift in similar weather conditions (nice warm weather, no wind...).

The average duration of the bouts:

- of gliding flight is 3.0 seconds;
- of flapping flight is 1.5 seconds.

These values are higher than those of Common Swifts (gliding flight: 1.4 s; flapping flight 1.0 s) on the breeding-station. As with grooming, where the mean durations were also higher, these differences can be explained in part by the average dimensions of the two species (**Table 15**).

With its larger wingspan, the Alpine Swift makes long gliding crossings taking advantage of thermal and orographic updrafts.

Table 15.

Comparison of body measurements between Common Swift and Alpine Swift

	Weight	Length	Wingspan
Common Swift	42 à 48 g	16 à 17 cm	42 à 48 cm
Alpine Swift	80 à 120 g	20 à 22 cm	54 à 60 cm



9.C. Flights, paths and postures

In Alpine Swift, there are 10 of the 18 combinations described for Common Swift (**Table 16**).

Of the 28 captures, 71 % are made after a glide, 64 % are accompanied by a head projection and 79 % are followed by a glide

(**Table 17**). This shows the importance of gliding flight before and after capture in Alpine Swift.

In both species, head projection is observed in a large part of the captures.

Table 16.

Comparison of flights, paths and postures distribution between both species

Flight before capture - Head Flight after capture	COMMON SWIFT	ALPINE SWIFT
1. Ascending flapping flight - "Projected" head Gliding flight with a turn	279 (23,25 %)	
2. "Horizontal" flapping flight - "Projected" head Flapping flight	220 (18,33 %)	1 (3,57 %)
3. Ascending flapping flight - "Projected head" Flapping flight	181 (15,08 %)	1 (3,57 %)
4. "Horizontal" flapping flight - "Retracted head" Flapping flight	123 (10,25 %)	2 (7,14 %)
5. Gliding flight - "Projected" head Gliding flight	87 (7,25 %)	11 (39,28 %)
6. "Horizontal" flapping flight - "Projected" head Gliding flight	42 (3,50 %)	1 (3,57 %)
7. Gliding flight - "Retracted head" Gliding flight	40 (3,33 %)	7 (25 %)
8. Gliding flight - "Projected" head Gliding flight with a turn	35 (2,92 %)	
9. Gliding flight - "Projected" head Flapping flight	32 (2,66 %)	1 (3,57 %)
10. "Horizontal" flapping flight - "Projected" head Gliding flight with a turn	32 (2,66 %)	1 (3,57 %)
11. Ascending flapping flight - "Projected" head Gliding flight	31 (2,58 %)	2 (7,14 %)
12. Ascending flapping flight - "Retracted head" Flapping flight	21 (1,75 %)	
13. "Horizontal" flapping flight - "Retracted head" Gliding flight with a turn	16 (1,33 %)	
14. "Horizontal" flapping flight- "Retracted head" Gliding flight	16 (1,33 %)	
15. Gliding flight - "Retracted head" Gliding flight with a turn	15 (1,25 %)	
16. Gliding flight - "Retracted head" Flapping flight	15 (1,25 %)	1 (3,57 %)
17. Ascending flapping flight - "Retracted head" Gliding flight with a turn	11 (0,92 %)	
18. Ascending flapping flight - "Retracted head" Gliding flight	4 (0,33 %)	
Total	1200	28

Table 17.

Comparison of flights, paths and postures distribution between both species

		COMMON SWIFT	ALPINE SWIFT
Captures number		1200	28
Flight before capture	Flapping	81 %	29 %
	Gliding	19 %	71 %
Head posture	“Projected”	78 %	64 %
	“Retracted”	22 %	36 %
Flight after capture	Flapping	50 %	21 %
	Gliding	50 %	79 %

9.C.1. Captures after an ascending flapping flight

On 16 August 2018, in 3 out of 28 videos, the Alpine Swift made a capture after an ascending flapping flight (**Table 18**).

Common features with Common Swift:

- bell-shaped ascending path;
- flapping flight with rectrices spread out.

Different features with Common Swift:

- a slightly longer average duration (1.02 s) than in Common Swift (0.78 s);
- a slightly lower average wingbeat frequency (8.2 Hz) than in Common Swift (9.4 Hz).

One more time, these differences can be correlated with the sizes differences between both species.

Table 18.

Three captures preceded by an ascending flapping flight in the Alpine Swift

Vidéo



VIDEOS	Hunting flight	Ascending flapping	Capture	Flight after capture
P110049	Flapping flight Fréquence: 6,5 Hz	Duration: 0,833 s Fréquence: 8,4 Hz		Gliding flight
P1100165	Gliding flight	Duration: 0,719 s Fréquence: 8,3 Hz		Flapping flight Fréquence: 5,7 Hz
P1100175	Gliding flight	Duration: 1,511 s Fréquence: 7,9 Hz		Gliding flight

9.C.2. Prey detection

As in the Common Swift, the beginning of the ascending flapping flight can be considered as the moment when the Alpine Swift has visually detected a prey item. In the 3 previous examples (Table 18), the duration of the ascending flapping flight is calculated but without information on speed, it is not possible to deduce the distance travelled.

Unlike the Common Swift, it seems to me that the Alpine Swifts show more signs of a change in behavior that can be interpreted as when the prey is de-

tected: tilting of the body, steady gaze in the supposed prey direction...

Both species of swifts have similar head morphology and anatomy (Figures 29 and 30). The low mobility of the eyes is compensated by very rapid head movements (Figures 31 and 32).

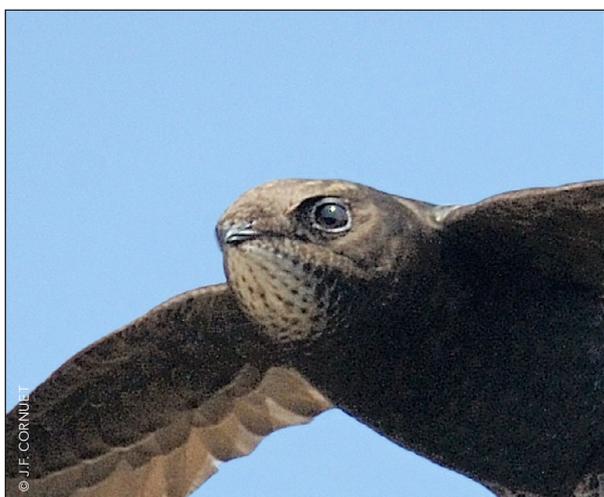


Figure 29.
Common swift

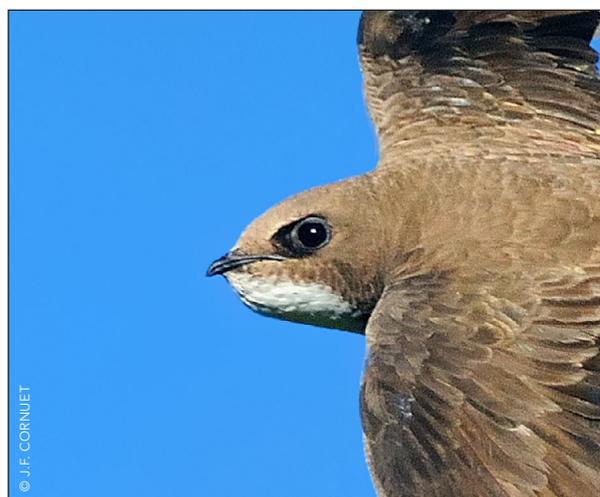


Figure 30.
Alpine Swift

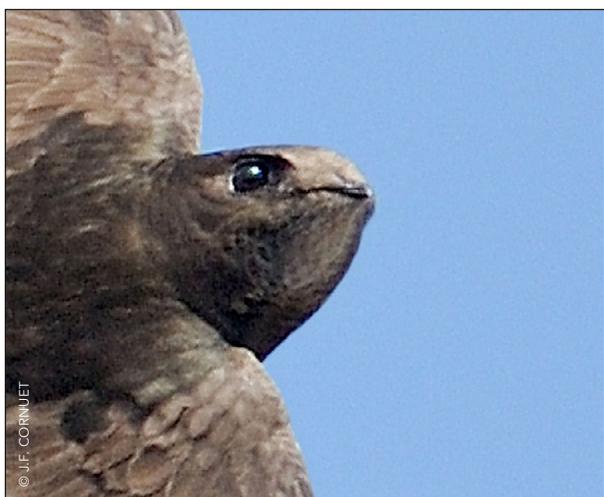


Figure 31.
Head mobility of the Common Swift



Figure 32.
Head mobility of the Alpine Swift

9.C.3. Head postures

The two postures, head “retracted” and head “projected” can be observed in Alpine Swifts. In both species, head forward projection in the direction of flight is the most common (**Table 19**).

It is often associated with the body projection with the lowered wings, spreading tail in a fan shape and neck stretched upwards (**Figure 33**).

The absence of head projection sideways is certainly related to the low number of data.

The 3 captures with a head downward projection could be a feature of the Alpine Swift, as the Common Swift only rarely shows this type of projection (0.8 %). However, additional data are needed to establish a possible difference.

9.C.4. Beak and mouth cavity

Like the Common Swift, the Alpine Swift has a small blackish triangular beak that can open wide under the eye to reveal a large gap.

Beak opening amplitude is also variable and is not directly related to prey size since a maximum amplitude can be observed for very small, non-visible prey (thumbnails in **Table 18**).

9.C.5. Eyelids

Common Swifts and Alpine Swifts have large eyelids to protect their eyes. When capturing while opening their beaks, very frequently the eyelids close partially or completely (**Figure 34**).

Table 19.

Distribution of the 4 directions of the head’s “projection” in both species

	COMMON SWIFT	ALPINE SWIFT
Head forward projection	409 (43,5 %)	9 (50 %)
Head upward projection	278 (29,6 %)	6 (33 %)
Head sideward projection	245 (26,1 %)	0
Head downward projection	7 (0,8 %)	3 (17%)
Captures with projection	939	18



Figure 33.

Capture with body upward projection



Figure 34.

Capture with half-closed eyelids

9.C.6. Capture in inverted flight

Like Common Swifts, Alpine Swifts are able to switch to inverted flight (Figure 35) by rotating the wings, while the head remains fixed. In this example, the rotation is faster than in the case of the Common Swift (Figure 9).

Similarly, Alpine Swifts are able to capture prey in inverted flight (Figure 36). This ensures better positioning and effective slowing before capture.

For the moment I have no documents on a possible social function of inverted flight in the Alpine Swift.

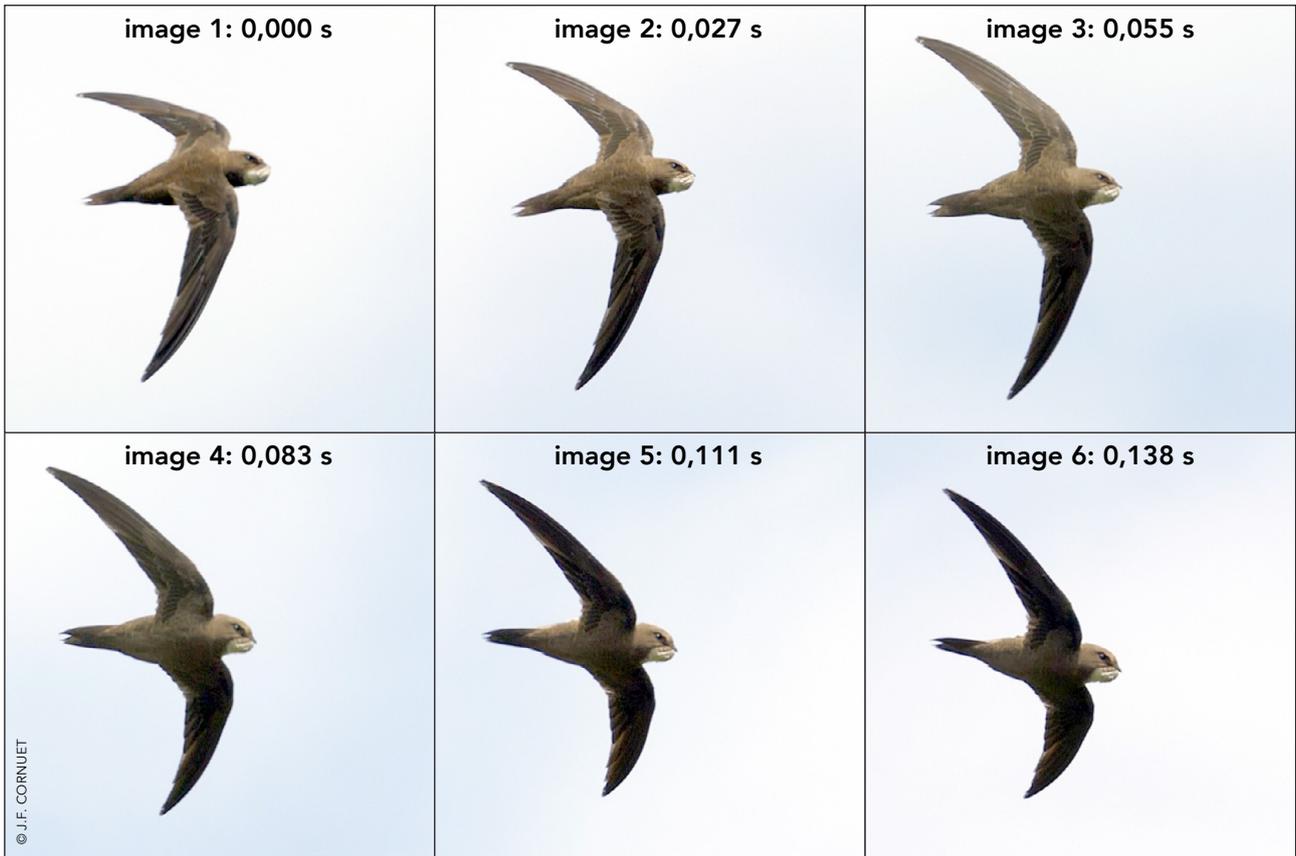


Figure 35. Body rotation of the Alpine Swift during the passage in inverted flight. The head remains fixed.

Vidéo



Figure 36. Alpine Swift, prey capture by an inverted flight

Vidéo



9.D. Beak opening and closing

Like Common Swifts, Alpine Swifts forage with their beak closed. They open it only for a very brief moment upon capture.

Compared with the Common Swift, the average duration of beak opening and closing is very similar (Table 20). In both species, the beak opening-closing cycle does not exceed one-tenth of a second

(maximum 0.0944 s in Alpine Swifts).

The upper thousandths of a second values in Alpine Swift are again correlated with its upper dimensions (Table 15).

It would be interesting to see if the average prey size, which is generally higher in Alpine Swift, has an impact on the average length of the beak opening-closing cycle.

Table 20.

Average beak opening and closing durations in both species

		COMMON SWIFT	ALPINE SWIFT
Captures number		1200	28
Beak opening	Minimum value	0,0111 s	0,0111 s
	Average duration	0,0214 s	0,0272 s
	Maximum value	0,0666 s	0,0777 s
Beak closing	Minimum value	0,0055 s	0,0083 s
	Average duration	0,0113 s	0,0153 s
	Maximum value	0,0277 s	0,0277 s
Opening + Closing	Minimum value	0,0166 s	0,0222 s
	Average duration	0,0327 s	0,0425 s
	Maximum value	0,0833 s	0,0944 s



Alpine Swift getting ready to catch a prey item

© J.F. CORNUET

9.E. Captures with visible prey

9.E.1. Calculations

As with the Common Swifts, some videos of the Alpine Swift show prey that can be followed until capture. They provide information that allows the same calculations to be made as for the Common Swift.

For the latter, out of the 52 videos studied, 2 results were obtained on the breeding-station:

- the average speed of Common Swifts is 7.9 m/s;
- the distance from the prey to the beak when the beak begins to open is 17 cm.
-

In the Alpine Swift, it is difficult to average with only 5 captures (**Table 21**). However, several remarks can be made.

First of all, the Alpine Swift's speed at capture time shows extreme values that vary from single to triple (minimum value

of 6.2 m/s; maximum value of 19.7 m/s). These speeds are mostly higher than the average speed calculated for Common Swifts (7.9 m/s). The hunting flight of the Alpine Swift, under the conditions studied, is therefore faster than that of the Common Swift in the breeding-station.

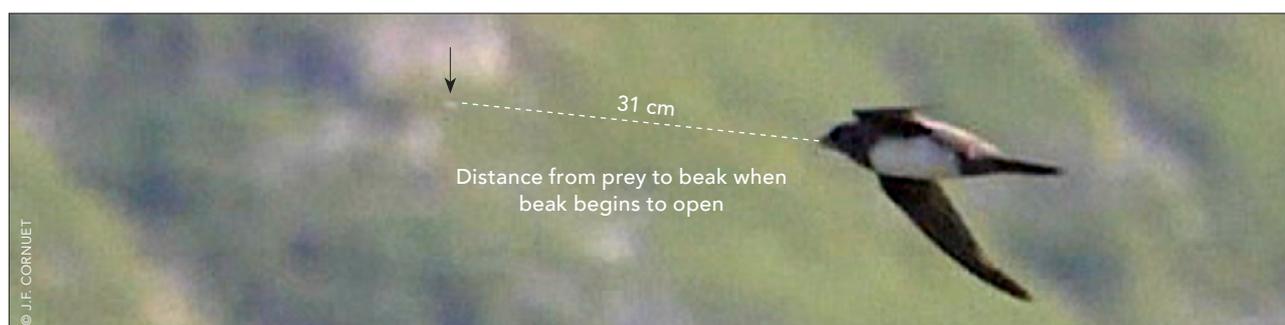
The lowest speed (6.2 m/s) is easily explained: it is measured on a capture made in inverted flight (**Figure 36**), one of the functions of which is to brake the bird to make the capture easier.

Like speed, the distance from the prey to the beak when the beak begins to open has extreme values ranging from single to quadruple (minimum distance of 11 cm; maximum distance of 44 cm). As with Common Swifts, these values confirm that the Alpine Swift opens its beak at the very last moment before capture, which is consistent with the short opening-closing cycle of the beak (0.04 s) and shows the very efficient neuro-muscular capacities common to both species.

Table 21.

Data from 5 captures by the Alpine Swift where the prey is visible

VIDEOS	Maximum distance the prey becomes visible	Swift speed over this distance	Distance from prey to beak when beak begins to open
P1100145	0,656 m	19,7 m/s	26 cm
P1100147	1,482 m	13,0 m/s	31 cm
P1100160	2,539 m	16,3 m/s	44 cm
P1222605	1,610 m	8,9 m/s	22 cm
P1222607	1,019 m	6,2 m/s	11 cm



9.E.2. A multi-step capture

A capture with visible prey is interesting to detail because it is made in several steps over a period of nearly 4 seconds (**Figure 37**).

Step 1

The bird is gliding. Suddenly it rises in an energetic ascending flapping flight: a prey has been spotted but it is not in the filmed field for the moment.

Step 2

The bird stops flapping its wings, glides with its wings extended and its tail fanned out while following the progress of the prey as it enters the field (it is not visible on the thumbnail).

Step 3

The prey flies in front of it without the bird projecting towards it.

- Is the capture failure due to the bird's misjudging of the prey's path and distance ?
- Is it a giving up after detection of potentially at-risk prey?

Step 4

The prey quickly disappears from the filmed field, but suddenly the bird turns sharply on the wing and dives in a flapping flight as if it were chasing the prey.

Step 5

Following the bird's path the prey appears again in the field and this time the bird succeeds in capturing it.

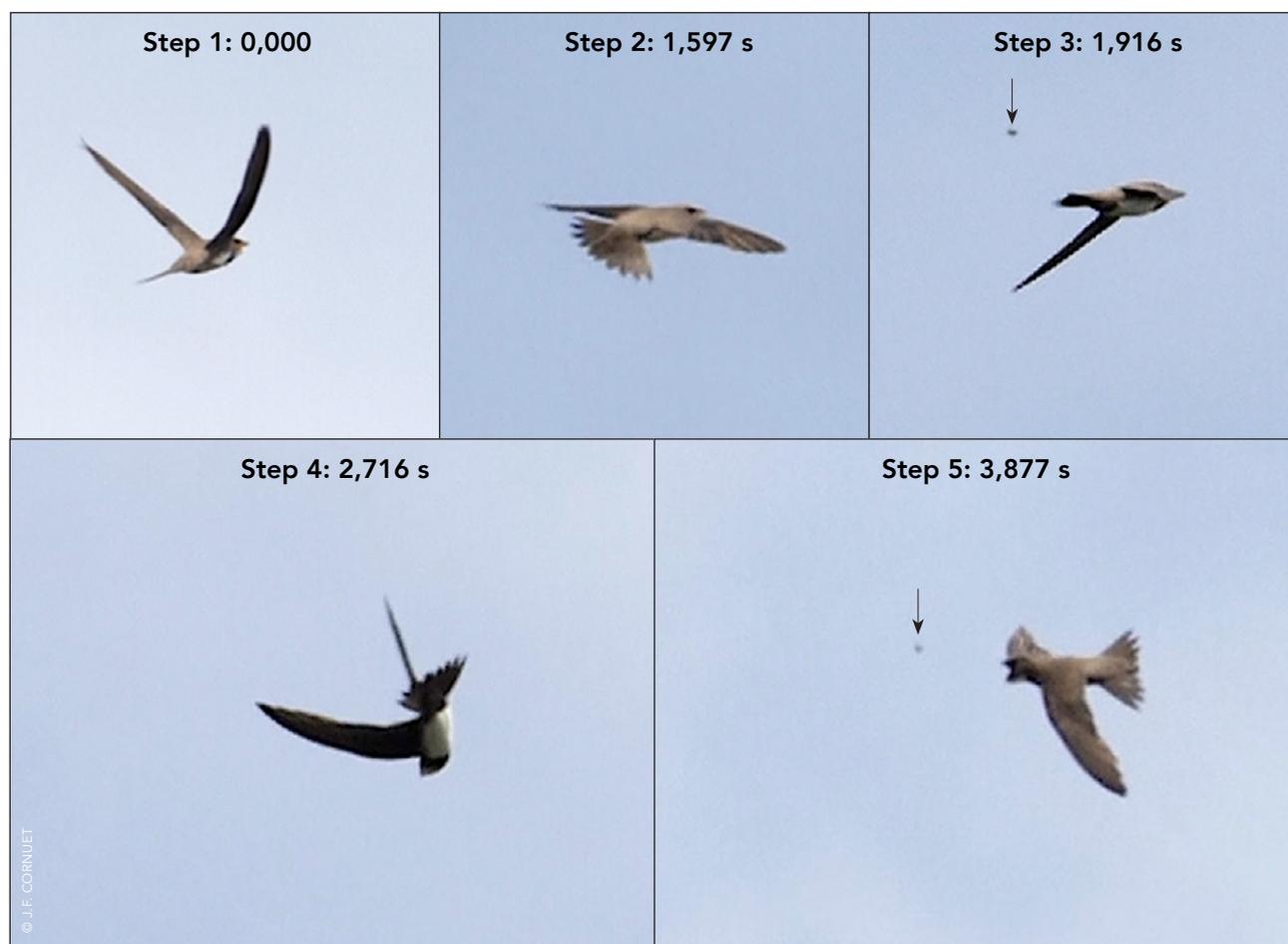


Figure 37.

Alpine Swift: a capture in five steps

Vidéo



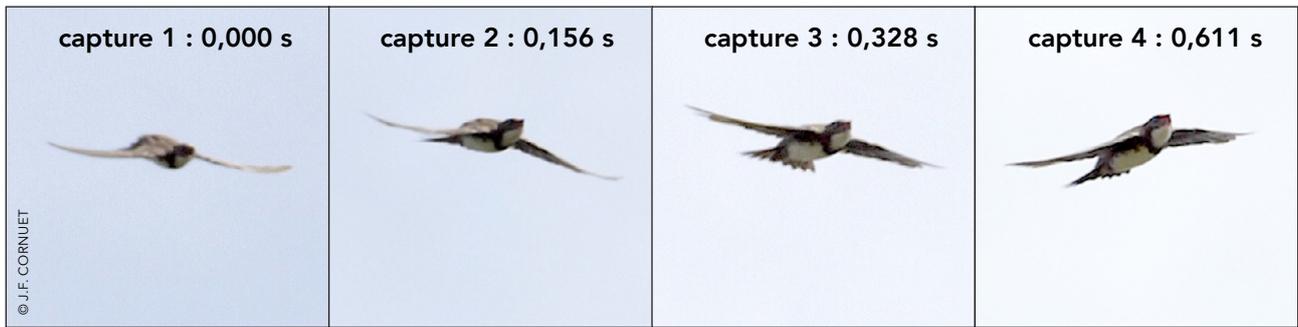


Figure 38.

A sequence of 4 captures in only 0.62 seconds.

Vidéo



9.F. Time intervals between 2 consecutive captures

Among the 28 videos of the Alpine Swift, one is notable for a sequence of 4 captures in only 0.611 s, i.e. an average interval between each capture of 0.204 s (Figure 38). It is possible that these captures were made in a swarm of insects because columns of insects were visible on the site (flying ants...).

The video shows that the bird chains the 4 captures during a gliding flight marked at each capture by:

- a slight lowering of both wings;
- an head upwards straightening;
- an beak opening and closing.

In the Common Swift, we had seen that a bird with a bolus could chain 3 captures in 0.532 s with equal intervals of 0.266 s between each capture (Figure 22).

9.G. Captures with bolus

Like Common Swift, Alpine Swift feeds their chicks with balls of prey stuck together with saliva (bolus). Of the 28 captures, 8 are made by adults with a bolus. As in the Common Swift, the transport of the food ball into the gap does not seem to have a significant im-

pact on the capture skills of the Alpine Swift. Only a very slight increase in the beak opening-closing cycle can be noticed in both species. However, the presence of a bolus does not prevent the bird from projecting itself towards prey (Figure 39).

9.H. Comparison results

The comparison with the Alpine Swift foraging confirms the behavioral proximity of the two species, already noticed in the grooming study.

The small quantitative differences are mainly due to the larger size of the Alpine Swift.



Figure 39.

Alpine Swift adult with bolus capturing prey

10. Outstanding issues

This captures study therefore made it possible to describe the different types of flights and postures used in the feeding behavior of the Common Swift.

However, many questions remain unanswered for the moment. Here are two examples.

10.A. Are the foraging behaviors of the Common Swift innate?

A young swift when it leaves the nest is not taken care of by the adults as is the case, for example, with the swallows of our regions [Barn Swallow (*Hirundo rustica*), Eurasian Crag Martin (*Ptyonoprogne rupestris*) ...] which remain for some time in family groups where young live alongside adults and can learn foraging by imitation while continuing to be fed. In this way, in-flight feeding, which is frequent in these species, helps to develop motor skills useful for the independent foraging flight of the young.

The young swift does not benefit from this assistance from the first days. Rather, it flies away at dusk in the evening and quickly leaves the colony (GENTON, 2016), where it does not return.

If this first flight takes place during the day, it is then possible to see some innate behaviors. For example, a young bird just out of the nest has been observed grooming itself 3 to 4 times by contortion with rubbing..., another has shown typical prey capture behavior (B. GENTON, personal communication, 12 August 2019).

It is therefore highly likely that the basic foraging and grooming behaviors of Com-

mon Swifts are innate with a progressive improvement in efficiency through mimicry in the learning phase following the first flight (G. GORY, personal communication, 12 August 2019).

In a natural environment close to large rivers, some young-of-the-year can be observed outside the colony: for example, behaviors (drinking, foraging, grooming...) can be observed. However, the difficulty remains to know for sure whether one is in the presence of young-of-the-year or older individuals (G. GORY, personal communication, 9 July 2019).

The young-of-the-year swifts are visually distinguished by:

- their large white chin;
- their white forehead;
- their overall lighter hue;

the pale edges of the wing and tail feathers (Figure 40).

(B. GENTON, personal communication, 12 August 2019).

With the help of binoculars, an observer, who is very familiar with swifts, could be able to distinguish between young-of-the-year flying in the middle of a flock of individuals of different age groups.

On the other hand, the shorter wing feathers length criterion of 5% in the young-of-the-year cannot be observed in the wild.

The scarcity of young-of-the-year observations in the wild explains why, to date, despite extensive research in the media (books, magazines, internet...), I have never seen photographs of a young-of-the-year in flight.



© J.F. CORNUET

Figure 40.
Portrait of a young Common Swift in profile

10.B. What are the sensory skills of the Common Swift?

This is a very broad problem that goes beyond the scope of this paper. I would limit myself to two specific questions.

10.B.1. How far can Common Swift detect a prey item from?

The question arose on page 154: the triggering of the ascending flapping flight appears to be related to the detection of prey. The average duration of this flight is 0.780 seconds. If we could measure the speed, we could know the distance traveled and therefore the detection distance. Obviously, this distance depends on the size of the prey. With the detection distance and the size of the prey, the visual acuity of the bird could be evaluated.

But what do we know about the eye and visual skills of Common Swift?

Common Swift eyes are well protected by an eyebrow arch made up of small, stiff feathers (**Figure 40**).

Retina histology has been studied: it has only a lateral fovea and contains more cones than rods (**OEHME, 1962**).

Cones promote daytime colours vision and their high density, particularly at the fovea, is an essential condition for visual acuity.

Rods are useful for night vision. With a lower density of rods, Common Swifts see better in daylight than at dusk or in the dark.

Based on Oehme's work, Brückner (**BRÜCKNER, 1990**) made numerous ophthalmological measurements on live swifts, both young and adult. The few elements below are taken from his very comprehensive article.

Swift eyes have internal protection against strong sunlight.

Accommodation (focusing on the retina) is done more by the curve of the cornea than by the deformation of the lens.

Common Swifts have a binocular field of vision of 24° forward...

Brückner thinks that the Common Swift has a true vision of relief (stereopsis).

The Common Swift, like the other birds, compensate for the low mobility of the eyes by jerky head movements (**Figure 41**).

Based on all his ophthalmological observations and measurements, Brückner presents a theory on the visual detection of prey in Common Swifts.

10.B.2. How does Common Swift detect the dangerousness or harmlessness of a prey?

The question had arisen in the study of prey selection examples (pages 167 to 170). How does swift distinguish between a worker bee with a sting and a male drone without one?

How does swift recognize a harmless hoverfly with the appearance of a small wasp?

Hypothesis 1: Recognition would be visual. Birds perceive part of the UV spectrum on the retina.

Perhaps the worker bee and the drone on the one hand, the hoverfly and the wasp on the other hand reflect UV differently? (DALTON, 2005).

Hypothesis 2: Recognition would be auditory. Swift could perceive differences in the sounds emitted by the flight of these insects.

Hypothesis 3: Recognition would be both visual and auditory.



Figure 41.

Common Swift flying frontview and turning head to its right

Conclusion

At the end of this paper, it appears that further studies on the foraging of the Common Swift should be conducted in other environmental contexts in order to establish possible variations according to weather conditions, size and density of available prey, time of year, etc...

The sensory world of this bird also remains to be explored.

Similarly, a more in-depth study of the Alpine Swift foraging skills on different sites is essential to refine its trophic behaviors.

It would also be very interesting to look into the case of the Pallid Swift (*Apus pallidus*), the third species of swift breeding in France. Does it hunt like the Common Swift or does it have its own specific behaviors?

From a methodological point of view, rotational stereo-videography and slow-motion video monitoring techniques should be

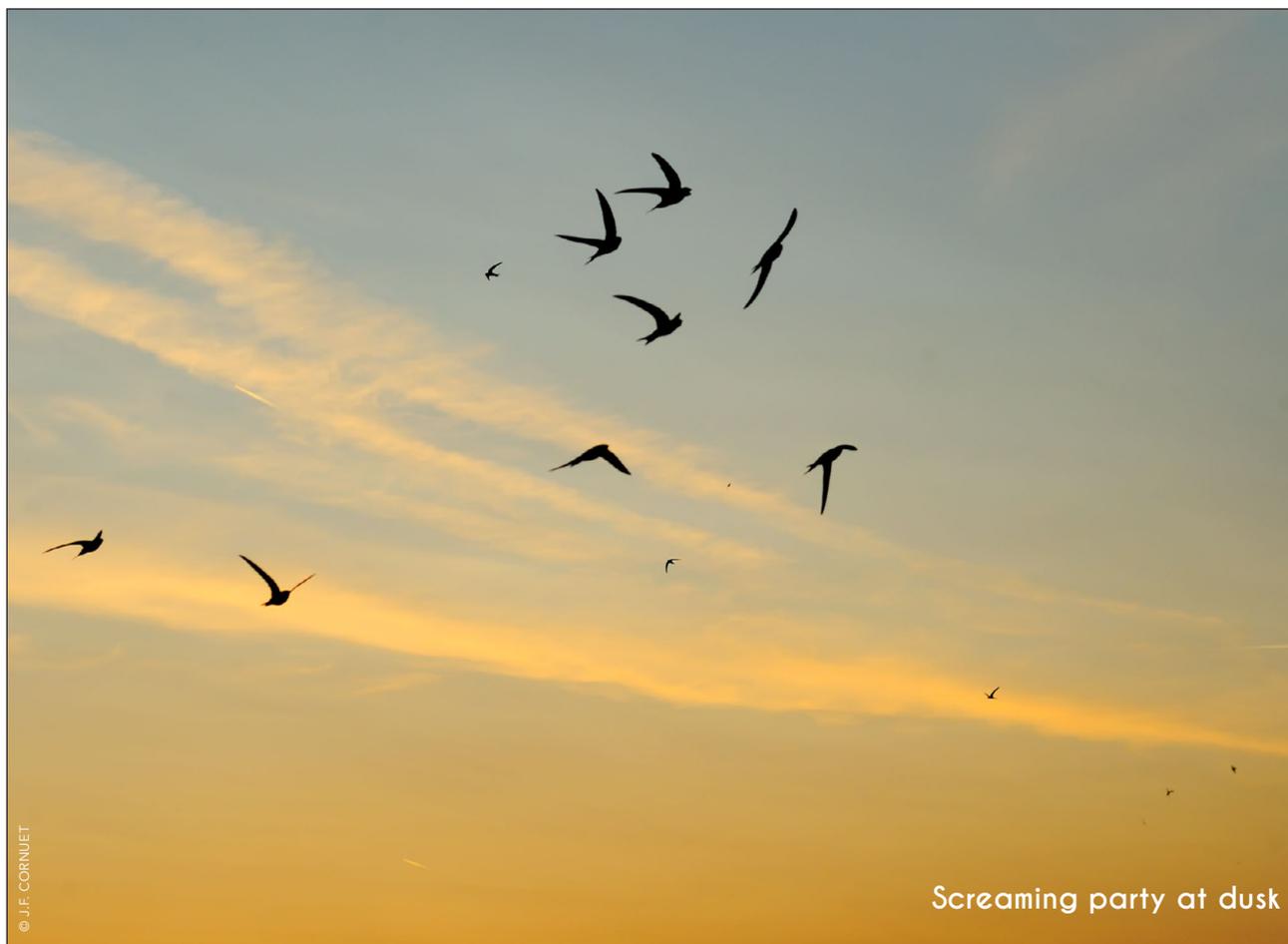
used together to study the flight behavior of many bird species.

The gear that could make the synthesis between the two techniques is to be invented.

One can dream of a pair of stabilized binoculars with:

- a measuring system similar to the one used in police radar binoculars to record the physical parameters of the flight and reconstruct its 3D trajectory;
- and a slow-motion video recording system to describe the bird's behaviors in detail.

After grooming and foraging, a next paper could deal with other aerial behaviors and more particularly social behaviors: dihedral flying, screaming parties...



References

BIRKHEAD, T., 2012. *Bird Sense, What it's Like to Be a Bird*. Bloomsbury, USA, 2012.

BRÜCKNER, R. 1990 Das Auge und die Sehweise des Mauerseglers *Apus apus*, *Tätigkeitsbericht der naturforschenden Gesellschaft Baselland, Band 36*, Liestal, 167-196.

<http://doi.org/10.5169/seals-676530>

Accessed on 20/02/2020.

CORNUET, J.-F. 2019 Contribution of slow motion video for in flight behavioral study in the Common Swift (*Apus apus*) during the breeding period Part 1 Grooming *Plume de Naturalistes 3* : 55-108.

[Download the pdf](#)

CRAMP, S. (ed.) 1985 *The Birds of the Western Palearctic*, Vol. IV.

DALTON, R., 2004. True colours . *Nature* 2004, 428: 596-597.

<https://doi.org/10.1038/428596a>

Accessed on 20/02/2020.

GARINO, Y., 1998. Vie aérienne du Martinet noir *Apus apus* pendant son séjour estival. *Nos Oiseaux* 45: 19-28.

GENTON, B. et JACQUAT, M. S., 2016. *Martinets noirs : entre ciel et pierre*. Cahiers du MHNC n° 15, La Chaux-de-Fonds, CH, Édition de la Girafe, Musée d'histoire naturel.

GÉROUDET, P., 1980. *Les Passereaux, tome 1, du Coucou aux Corvidés*. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel-Paris.

GLUTZ VON BLOTZEIM, U. N. & BAUER, K. M., 1980. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd 9, Columbiformes, Piciformes*. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.

GORY, G., 2008. Le régime alimentaire du Martinet noir *Apus apus* en région méditerranéenne. *Revue d'Écologie (Terre Vie)*, 63(3), 251-260.

GORY, G., 2019. Quel avenir pour le martinets noir. *L'OISEAU magazine*, 134, 40-51.

DE MARGERIE, E., SIMONNEAU, M., CAUDAL, J.-P., HOUELIER, C. & LUMINEAU, S. 2015. 3D tracking of animals in the field using rotational stereo videography. *The Journal of Experimental Biology*, 218(16), 2496-2504.

<https://doi.org/10.1242/jeb.118422>

Accessed on 20/02/2020.

DE MARGERIE, E., PICHOT, C., & BENHAMOU, S. 2018. Volume-concentrated searching by an aerial insectivore, the common swift, *Apus apus*. *Anim. Behav.* 136, 159-172.

<http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.11.026>

Accessed on 20/02/2020.

ELKINS, N., 2010. *Weather and bird behaviour* (3rd ed.). London: T & A D Poyser.

HEDENSTRÖM, A., HOREVIK, G., WARFVINGE, K., ANDERSSON, A., BÄCKMAN, J. & ÅKESSON, S. 2016. Annual 10-Month Aerial Life Phase in the Common Swift *Apus apus*. *Current Biology*, 26(22), 3066-3070.

<https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.09.014>

Accessed on 20/02/2020.

HEDRICK, T. L., PICHOT, C., DE MARGERIE, E., 2018. Gliding for a free lunch: biomechanics of foraging flight in common swifts (*Apus apus*). *Journal of Experimental Biology* 2018 221: jeb186270.

<http://jeb.biologists.org/content/221/22/jeb186270>

Accessed on 20/02/2020.

HEINROTH, O., HEINROTH, M., 1926. *Die Vögel Mitteleuropas, Band 1*, Hugo Bermühler Verlag, Berlin-Lichterfelde, pp. 270.

HENNINGSSON, O., JOHANSSON, L. C. & HENDENSTRÖM, A. 2010. How swift are swifts *Apus apus*? *J. Avian Biol.* 41, 94-98.

<https://doi.org/10.1111/j.1600-048X.2009.04850.x>

Accessed on 20/02/2020.

LACK, D., 1956-2018. *Swifts in a tower*. London, UK: Unicorn publishing Group.

MAYAUD, N., 1936. Considérations sur l'Avifaune de l'île de Noirmoutier. *L'Oiseau et la Revue française d'ornithologie* Vol VI 1: 64.

MILLER, A.H., 1941. The Buccal Food-carrying Pouches of the Rosy Finch. *THE CONDOR* Vol 43: 72-73.

<https://sora.unm.edu/sites/default/files/journals/condor/v043n01/p0072-p0073.pdf>

Accessed on 20/02/2020.

NEUMANN, C. 2016. Behavioural thermoregulation in the Common swift during flight. *British Birds* 109: 286-292.

http://www.mauersegler.klausroggel.de/pdf-dat/2016_Neumann_BB_Swifts.pdf

Accessed on 20/02/2020.

NORBERG, U. M., 1996. Energetics of Flight. In C. Carey (Éd.), *Avian Energetics and Nutritional Ecology* (p. 199-249). Springer US.

OEHME, H., 1962. Das Auge von Mauersegler, Star und Amsel. *J. Ornith.* 103, 187-212.

OEHME, H., 1968. Über besondere Flugmanöver des Mauersegler (*Apus apus*). *Beiträge zur Vogelkunde* 13, 393-396.

PAVIS, C., 1987. Les sécrétions exocrines des hétéroptères (allomones et phéromones). Une mise au point bibliographique. *Agronomie, EDP Sciences, 1987, 7 (8), pp.547-561.* hal-00885026.

<https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00885026>

Accessed on 20/02/2020.

PICHOT, C., 2017. Trajectoire et comportement en vol, en contexte alimentaire, chez le Martinet noir (*Apus apus*). *Rapport de Recherche – Université de Rennes*.

SIMPSON, J.E., 1967. Aerial and radar observation of some sea-breeze fronts *Weather* 22: 306-316.

TOBALSKE, B. W., 2007. Biomechanics of bird flight. *The Journal of Experimental Biology*, 210(18), 3135-3146.

<https://jeb.biologists.org/content/210/18/3135>

Accessed on 20/02/2020.

Vidéos



Acknowledgements

Thanks to Ulrich TIGGES for his most relevant comments, constant availability and for providing his literature resources. Thanks to Bernard GENTON for sharing his observations and for his careful proofreadings.

Thanks to Gérard GORY for sharing his observations and for his most relevant comments.

Thanks to Peter CUSH for our very rich exchanges and for improving this English version of this paper.

Thanks to Emmanuel de MARGERIE for his help and advice for data processing.

Thanks to Michel BARATAUD for his availability and for his careful proofreadings.

Thanks to my friends Jean-François DESMET and Jacques BLONDEL for their support and encouragement.

Thanks to Valérie, my wife, for her careful proofreadings.



For references :

CORNUET, J.F. 2018.

Contribution of slow motion video for an in flight behavioral study in the Common Swift (*Apus apus*) during the breeding period
Part 2 Foraging
Plume de Naturalistes 4 : 139-206.

To download all the papers of *Plume de Naturalistes* :
www.plume-de-naturalistes.fr

ISSN 2607-0510

Impact du pâturage sur les oiseaux nichant au sol : synthèse bibliographique

Par **Patrick TRIPLET, Doriane BRENON, Shirley LAURENT & Philippe KRAEMER**

Syndicat mixte baie de Somme, grand Littoral picard.
1 rue de l'Hôtel-Dieu. 80100 Abbeville.
Patrick.Triplet1@orange.fr



Résumé

Le pâturage est un outil de gestion utilisé pour maintenir les milieux ouverts (Bakker et al. 1983 ; Sabatier et al. 2010). La présence de bétail peut cependant impacter, positivement ou négativement, la nidification. En effet, le pâturage réduit de manière significative la hauteur de la végétation (EVANS et al. 2015 ; TRIPLET et al. 1997 ; DENNIS et al. 2005), ce qui augmente l'abondance d'oiseaux nichant au sol, notamment les limicoles (LEVIN et al. 2002). Dans le même temps une végétation basse permet une meilleure disponibilité des ressources en arthropodes pour les oiseaux (VICKERY et al. 2001 ; EVANS et al. 2015), et conditionne le choix des sites de nidification (FONDELL & BALL 2004). A l'inverse, le bétail a un impact négatif direct sur les nids en raison des dérangements et du piétinement (CHURCHWELL et al. 2005). Le taux de destruction des nids est corrélé au chargement et augmente de 30 % - 40%

à 70 % - 80 % lorsque le chargement passe de 1 UGB/ha à 2 UGB/ha (SABATIER *et al.* 2015 ; SHARPS *et al.* 2017).

Les stratégies de pâturage doivent donc être pensées dans une optique de compromis entre limitation de la hauteur de la végétation et conservation de l'avifaune. Cette synthèse vise à proposer des pistes de réflexion afin de permettre aux gestionnaires d'espaces pâturables d'ajuster le chargement et son calendrier aux besoins des oiseaux.

Mots clés : pâturage, nidification, avifaune, bétail, piétinement

Introduction

En huit ans, le pourcentage d'espèces menacées a augmenté en France métropolitaine, passant de 26 % à 32 % (UICN, 2016). Une part de ces espèces niche au sol dans des milieux ouverts tels que les prairies, définies comme des "formations végétales composées de plantes herbacées appartenant principalement à la famille des graminées" (actu-environnement.com, 2003). En Europe, les prairies sont des écosystèmes anthropisés (SABATIER *et al.* 2010). En l'absence de grands herbivores et de contraintes climatiques importantes, ces milieux se ferment par le développement de ligneux. Les actions humaines sont donc essentielles pour leur maintien. Dans les espaces protégés, une gestion par le pâturage est possible et nécessaire pour la conservation de ces milieux ouverts et des populations d'oiseaux qui y sont associées. Plusieurs stratégies, visant des résultats différents, peuvent être utilisées en jouant sur le choix fait de l'herbivore, de l'importance du chargement (exprimé

en Unités de Gros Bétail par hectare [UGB/ha] ou en tête de bétail par hectare) et des périodes de mise à l'herbe. Certes, la présence de bétail sur les prairies induit des impacts négatifs sur l'avifaune de manière directe, en raison du piétinement (BLOMQVIST & JOHANSSON 1995 ; BLEHO *et al.* 2014 ; BAINES 1990 ; CHURCHWELL *et al.* 2005 ; BEINTEMA & MUSKENS 1987 ; PAINE *et al.* 1996 ; PAKANEN *et al.* 2011 ; SABATIER *et al.* 2015 ; SHARPS *et al.* 2015), ou indirecte, notamment par la modification de la disponibilité des ressources trophiques (BAINES 1990 ; VICKERY *et al.* 2001 ; DENNIS *et al.* 2005, 2008 ; EVANS *et al.* 2015). Mais à l'inverse, la présence de bétail permet de maintenir le milieu ouvert par broutage des jeunes ligneux (TRIPLET *et al.* 2004), ainsi que de garder une strate herbacée basse (TRIPLET *et al.* 1997 ; DENNIS *et al.* 2005 ; EVANS *et al.* 2015) compatible avec la reproduction des oiseaux nichant au sol (TRIPLET *et al.* 1997 ; LEVIN *et al.* 2002). Enfin, le pâturage permet une meilleure disponibilité des arthropodes qui sont des ressources trophiques importantes pour les oiseaux et leurs poussins (VICKERY *et al.* 2001 ; EVANS *et al.* 2006).

Cette synthèse vise à inventorier les impacts possibles du bétail sur l'avifaune et à fournir des informations utiles à la mise en place d'une stratégie de pâturage permettant des compromis dans les différents objectifs de gestion.

Les espèces de bétail

Les ovins

Le pâturage par les ovins cause des pertes importantes en cas de forte densité sur les prairies. En effet, le déplacement en troupeaux compacts agit comme

un rouleau compresseur et induit le piétinement de la plupart des nids (BEINTEMA & MUSKENS 1987 ; PAVEL 2004).

Les bovins

Les bovins peuvent avoir des impacts différents en fonction de leur âge. Les jeunes vaches provoquent plus de dégâts par piétinement de par leur tempérament joueur et leurs déplacements plus nombreux et plus rapides (BEINTEMA & MUSKENS 1987). Les vaches adultes, plus calmes, posent moins de problème et le piétinement des nids est accidentel. La production de bouses peut permettre celle d'insectes qui seront consommés par les poussins de limicoles.

Les équins

D'après TRIPLET *et al.* (2004), le pâturage par les chevaux permet l'implantation d'un plus grand nombre de couples de Vanneaux huppés *Vanellus vanellus* nicheurs dans les prairies qu'avec un pâturage bovin, en raison de leur impact sur les joncs *Juncus effusus* qu'ils contribuent à maintenir ras. Cependant, MANDEMA *et al.* (2013) ont démontré, à la suite de tests sur des nids artificiels, que les équins produisent un piétinement significativement plus élevé et plus destructeur que celui des bovins. Ainsi, les pertes sont de 35 % avec 10 chevaux contre 18 % avec 10 vaches. Les piétinements sont également plus importants en pâturage équin avec un nombre moins important d'animaux. En effet, avec 5 individus les chevaux provoquent 25 % de piétinement contre 11 % pour les bovins. Ceci est lié au comportement des équins. Les jeunes chevaux sont généralement très joueurs et courent en tous sens, ce qui peut

occasionner de lourdes pertes sur les nids. Par contre, des chevaux plus âgés, et donc plus calmes auront un impact moindre et leur moindre sélectivité de végétaux permet une meilleure gestion de la végétation (TRIPLET, données inédites).

Les impacts directs

Le dérangement

HEPPLESTON (1971) a calculé que les dérangements par le bétail contribuaient pour 35 % des causes d'échecs de l'Huîtrier pie *Haematopus ostralegus*. Dans son étude, RANKIN (1979) évalue ce taux entre 1 et 7 %.

Le piétinement

Le bétail peut avoir un impact direct sur la reproduction des oiseaux par le piétinement des nids mais également par leur abandon à la suite de dérangements trop fréquents. Le taux de piétinement est variable. Il peut être compris entre 1 et 98 % (1 % pour BLOMQUIST & JOHANSSON 1995 ; 1,5 % pour BLEHO *et al.* 2014 ; 2 à 3 % pour BAINES 1990 ; 6 % pour CHURCHWELL *et al.* 2005 ; 40 % pour BEINTEMA & MUSKENS 1987 ; 75 % pour Paine *et al.* 1996 ; 79 % pour PAKANEN *et al.* 2011 ; entre 32 et 85 % pour SABATIER *et al.* 2015 et entre 16 et 98 % pour SHARPS *et al.* 2015).

Son impact est important. RANKIN (1979) indique que chez l'Huîtrier pie, dans les îles Britanniques, le pourcentage d'œufs écrasés fluctue entre 20 et 24 %. Comme les pontes sont déposées avant l'arrivée du bétail, le risque qu'elles soient écrasées est élevé pendant toute la

période d'incubation. Il n'y a, par contre, pas de différence dans la distribution du piétinement en fonction de la date de couvain, indiquant ainsi que le piétinement est un facteur de mortalité aléatoire.

Ces destructions par piétinement sont les plus nombreuses lors du pic de présence des nids en raison de leur densité dans les prairies. Aussi SHARPS *et al.* (2017) conseillent-ils d'éviter tout pâturage de mi-avril à mi-juillet afin de prévenir tout risque pour le Chevalier gambette *Tringa totanus*, ce qui implique un pâturage plus intensif avant cette période pour éviter une végétation trop haute.

Le bétail détruit un nombre plus important de nids lors des phases de broutage, comparativement aux phases de rumination (PAINE *et al.* 1996), en raison du nombre plus important de déplacements nécessaires dans la recherche de nourriture. Toutefois, ces déplacements de pâturage peuvent être réduits lorsque la végétation est dense et haute (PAINE *et al.* 1996). Au contraire, ils augmentent et induisent un piétinement plus fort lorsque les ressources diminuent et que les animaux sont à la recherche du fourrage restant dans la prairie. Les zones de passage fréquent sont également plus sensibles au piétinement, telles que les aires d'abreuvement (MANDEMA *et al.* 2013). D'autre part, les trois premiers jours de pâturage sont les plus critiques comme l'ont montré JENSEN *et al.* (1990) à la suite de tests sur des nids artificiels.

Enfin, les impacts du piétement sont fonction du type de bétail (voir supra), du chargement, de l'espèce nicheuse et de la période de pâturage.

Le taux de chargement

Le taux de piétinement des nids dans les prairies est corrélé avec le taux de chargement (SABATIER *et al.* 2015 ; SHARPS *et al.* 2017). Avec des chargements de 0,4 et 0,6 UGB/ha, BAREISS *et al.* (1986) n'observent pas de perte de nids par piétinement. BEINTEMA & MUSKENS (1987) montrent qu'à partir d'un chargement de 1 UGB/ha, 40 % des nids sont détruits. Avec une densité de bétail comprise entre 5 et 9 animaux par hectare, le piétinement devient la première cause de destruction des œufs (PAVEL 2004). Selon SHARPS *et al.* (2015) à partir de 0,82 bovin par hectare le taux de piétinement atteint 98 %.

Ainsi, pour toutes espèces confondues, les pertes par piétinement sont comprises entre 30 % et 40 % à une densité de 1 UGB/ha, ce risque augmente et s'établit entre 70 % et 80 % à 2 UGB/ha. Alors qu'un chargement inférieur à 1 UGB/ha a des impacts minimes sur les nids, un chargement supérieur à 2 UGB/ha pourrait induire la destruction de la quasi-totalité des nids.

La durée de l'incubation est aussi à prendre en compte. KLUMP (1953) attribue le déclin de la population de Vanneaux huppés aux Pays-Bas au pâturage, en raison de la longue période s'étendant entre la ponte et l'éclosion, période pendant laquelle les nids sont exposés au piétinement. HEPPELSTON (1971) rapporte un taux de destruction de 95 % des nids d'Huîtrier pie à une combinaison du piétinement et au dérangement par le bétail.

Les impacts du piétinement sont encore soulignés par une comparaison entre plaines européennes et nord-américaines. Les taux de piétements sont plus élevés

en Europe qu'en Amérique du Nord, en raison de différences historiques dans l'utilisation des sols, les grandes prairies peu anthropisées d'Amérique du Nord ayant permis une meilleure adaptation de l'avifaune aux risques de piétinement par les herbivores sauvages (BLEHO et al. 2014).

Impacts indirects du bétail

Sur la végétation

La gestion par le pâturage maintient les milieux ouverts avec un effet significatif sur les espèces ligneuses, la hauteur de la végétation herbacée et la structure de la végétation prairiale (TRIPLET et al. 1997; DENNIS et al. 2005 ; EVANS et al. 2015). En effet, le pâturage maintient les ligneux à une faible densité et une faible hauteur (TRIPLET et al. 2004), limite la croissance des herbacées début avril et en mai lors de la mise à l'herbe des animaux (TRIPLET et al. 1997), et influe à long terme sur la structure des communautés végétales en raison du broutage, du piétinement

récurrent (STODDART et al. 1975 ; JOHNSON et al. 2012) ainsi que des préférences du bétail pour des espèces végétales selon leur appétence (DENNIS et al. 2005 ; MILSOM et al. 2000) ce qui crée des touffes d'herbe correspondant à des refus de pâturage.

Or, les caractéristiques des habitats pâturés sont des facteurs primordiaux dans la sélection des sites de reproduction par les limicoles (FOG 1976 ; RANKIN 1979). Ceux-ci sont sensibles à la hauteur, à la composition et à la structure de la végétation et plus particulièrement à la présence de refus de pâturage, ainsi qu'à la diminution de la litière et à l'accessibilité aux ressources alimentaires. Toutes choses qui conditionnent leurs possibilités de déplacement, de recherche de nourriture et de sélection des sites de nids (RANKIN 1979). SAFRIEL (1975) considère que l'habitat est sélectionné par les parents afin de fournir des proies aux jeunes et de minimiser les mouvements des poussins et donc leur exposition à la prédation. RANKIN (1979) indique des déplacements de 100 mètres au maximum du nid pendant au moins les 15 premiers jours de vie chez le Vanneau huppé, l'Huîtrier pie et le Chevalier gambette.



© Philippe Kraemer

Huîtrier pie adulte en plumage nuptial

Une donnée essentielle pour les oiseaux est la hauteur de l'herbe. Une croissance réduite de la végétation permet une diversité plus importante des limicoles reproducteurs (LEVIN *et al.* 2002), un meilleur choix du site de nidification et des déplacements facilités des adultes et des jeunes nidifuges (TRIPLET *et al.* 1997). LARSSON (1976) a noté que la fréquence de limicoles en alimentation était inversement corrélée avec la hauteur de la végétation sur des prairies côtières, la végétation haute gênant les déplacements des adultes et encore plus celles des jeunes. Toutefois, les préférences sont différentes selon les espèces (TICHIT *et al.* 2005 ; FONDELL & BALL 2004). Ainsi, le Vanneau huppé sélectionne un optimum de hauteur de végétation compris entre 3 et 5 centimètres tandis que le Pipit farlouse *Anthus pratensis* marque une préférence pour une hauteur d'herbe supérieure (MILSON *et al.* 2000 ; DENNIS *et al.* 2005).

Par ailleurs, les oiseaux sélectionnent de manière préférentielle des prairies naturelles, à la diversité spécifique plus importante et aux espèces non sélectionnées, pour y établir leurs nids, alors que la densité de nids est plus faible dans les prairies améliorées par semis (LAPOINTE *et al.* 2000). Un pâturage insuffisamment diversifié peut réduire la diversité des espèces d'oiseaux pouvant se reproduire dans les milieux prairiaux (LARSSON 1976, MITCHELL 1977 *in* RANKIN 1979).

La diminution des populations reproductrices de différentes espèces en Scandinavie est ainsi attribuée à des changements de hauteur de végétation et de composition spécifique en conséquence de l'abandon du pâturage (VAN HAARTMAN 1975 ; HILDEN 1978 ; LARSSON 1969).

D'autre part, les oiseaux sont sensibles à la présence de refus générés le pâturage. Leur fréquence et leur taille au sein d'une prairie influent sur le choix du site de reproduction de différentes espèces. Le Vanneau huppé niche sur les sites ayant un couvert végétal en touffes inférieur à 15 % sur l'ensemble de la prairie, l'Alouette des champs *Alauda arvensis* de 5 à 35 % et le Pipit farlouse d'au moins 5 % (Milson *et al.* 2000).

Ces données générales peuvent être affinées en tenant compte des effets du type de bétail mis en pâture. Les chevaux ont un effet important sur les ligneux et permettent une meilleure implantation des Vanneaux huppés (TRIPLET *et al.* 1997). Les ovins entretiennent une végétation très rase et uniforme de par leur mode de broutage (RYDER 1980 ; EVANS *et al.* 2006) mais ne semblent pas propices à l'installation de limicoles quand le chargement est trop important en raison du caractère ras des pâtures. Enfin, les bovins créent une structure de végétation hétérogène en raison de leur sélection d'espèces et de leur mode de broutage consistant à arracher les plants et à ne pas les couper avec les incisives, contrairement aux ovins (RYDER 1980 ; EVANS *et al.* 2006). SCHRICKE & VALERY (2016) ont mis en évidence l'effet bénéfique de l'introduction du pâturage sur la reproduction de quelques espèces d'anatidés et de limicoles en baie du Mont-Saint-Michel. Le pâturage a notamment été bénéfique pour le Vanneau huppé et indirectement pour l'Avocette *Recurvirostra avosetta*.

Sur les ressources trophiques

La présence de bétail influe sur l'abondance des invertébrés dans la végétation. Il existe une corrélation négative entre le nombre d'arthropodes et la biomasse de la végétation ainsi qu'avec la hauteur de la végétation (EVANS *et al.* 2015). Le pâturage, en diminuant cette biomasse et cette hauteur, réduit l'abondance d'insectes (BAINES 1990 ; DENNIS *et al.* 2005, 2008 ; EVANS *et al.* 2015).

Les bouses des bovins et le crottin des chevaux regorgent d'invertébrés qui fournissent une source importante de nourriture pour les Vanneaux reproducteurs et leurs jeunes. De nombreuses autres espèces de limicoles profitent des invertébrés qui se développent dans les bouses de vache (WILLIAMSON 1951).

Le pâturage intensif simplifie la structure du milieu par une sélection de quelques espèces résistantes à la défoliation répétée et au piétinement (*Lolium perenne*, *Trifolium repens*, *Poa trivialis*, *Cirsium arvense*). Cette diversité végétale limitée conduit à une diminution de l'abondance et de la diversité des arthropodes (VICKERY *et al.* 2001). Or, l'abondance d'invertébrés est un facteur important dans la sélection d'un territoire par le Pipit farlouse (EVANS *et al.* 2015). Cependant, BAINES (1990) a observé que, malgré la diminution de plusieurs groupes d'invertébrés dont se nourrit le Vanneau huppé, l'impact sur le succès reproducteur n'est que minime.

Une végétation moins haute, et donc des espaces pâturés, permet aux oiseaux insectivores de mieux voir leurs proies vivant au sol (VICKERY *et al.* 2001 ; EVANS *et al.* 2006). Les oiseaux ont donc une préférence pour les sites pâturés (EVANS *et al.* 2006 ; VANDENBERGHE *et al.* 2009). En effet, ils

sélectionnent des espaces à la végétation basse et peu dense, plutôt que des sites à plus forte abondance d'invertébrés où ceux-ci sont moins accessibles si la végétation est haute. Ces critères de sélection indiquent que la viabilité d'un site pour la reproduction est estimée par les oiseaux au travers de la disponibilité de leurs proies et d'autres facteurs, comme, par exemple, la possibilité de repérer au loin l'arrivée d'un prédateur et non de leur abondance stricte en proies (VANDENBERGHE *et al.* 2009).

Sur la prédation

La prédation reste la raison principale de la perte de nids (BAINES 1990 ; GRANT *et al.* 1999 ; HART *et al.* 2002). Ce risque peut augmenter avec le pâturage. En effet, la structure uniforme des prairies et la hauteur de végétation plus faible permettent une détection plus aisée des adultes et des poussins par les prédateurs (BAINES 1990). De plus, les fèces du bétail et la terre mise à nu par le piétinement peuvent attirer de nouveaux prédateurs, telles que les Corneilles noires *Corvus corone*, en



recherche d'invertébrés du sol et qui se nourrissent également d'œufs (GRANT *et al.* 1999 ; VICKERY 2001). BAINES (1990) a trouvé un taux de prédation significativement plus important sur des nids artificiels de Vanneaux huppés en zone pâturée, allant de 47 % à 76 % de pertes d'œufs lors de la première journée. Toutefois, une étude fondée sur des observations de nids réels n'a pas prouvé les effets du pâturage sur le taux de prédation (HART *et al.* 2002). EVANS *et al.* (2015) ont pu expliquer, en partie, ces résultats opposés par l'observation de Renards roux *Vulpes vulpes* sur des prairies gérées différemment. Les activités du Renard roux sont plus faibles avec la présence de bétail et diminuent encore avec une hauteur de végétation importante. Les taux de prédation peuvent donc être influencés par de nombreux facteurs dont le pâturage, mais ce seul élément n'est pas suffisant pour expliquer une prédation plus forte. Les Vanneaux huppés, quant à eux, ont une préférence pour les milieux ouverts homogènes et sans arbre leur permettant d'échapper à leur détection par des oiseaux prédateurs utilisant des points d'observation élevés (GALBRAITH 1988).

Sur la fécondité

HART *et al.* (2002) ont pu observer que des nichées de Vanneaux huppés à 3 œufs plutôt qu'à 4 œufs étaient plus fréquentes dans les prairies pâturées. De plus, les couvées de 3 œufs ont une potentialité de survie moins importante, ce qui induit une productivité moins élevée sur les prairies pâturées. Aucune explication n'a été trouvée pour cette différence de taille de couvée. KOSHKIN *et al.* (2016) n'ont pas trouvé de différence significative dans la taille des pontes de l'Outarde de MacQueen *Chlamydotis macqueenii*

en fonction de la densité de pâturage. La pression de pâturage n'induit donc pas nécessairement une diminution de la fécondité.

La taille des œufs peut également être affectée par la pression de pâturage. DENNIS *et al.* (2005) ont démontré qu'avec une diminution de la densité de pâturage, le volume des œufs de Pipit farlouse augmentait de manière significative. Cependant, aucun autre caractère indicateur du succès reproducteur n'est influencé par la présence de bovins au cours des 18 mois suivant la ponte. EVANS *et al.* (2005) ont également observé que les densités d'ovins les plus importantes induisent la ponte de plus petits œufs chez le Pipit farlouse. Le taux de survie des juvéniles issus des œufs de volume moindre est plus faible (EVANS *et al.* 2005), ce qui peut impliquer le déclin des populations des Pipits farlouses sur le long terme (EVANS *et al.* 2005 ; DENNIS *et al.* 2005).

Sur les espèces nicheuses

Le taux de survie des anatidés est moindre sur les prairies pâturées qu'en d'autres lieux. En effet, la densité de leurs nids est plus forte à proximité de zones humides (KOPER & SCHMIEGELOW 2007) et les bovins effectuent une part importante de leurs déplacements dans ces mêmes zones (VALENTINE 2001), impliquant un risque de piétinement des nids plus fort. Les anatidés subissent néanmoins une perte par piétinement moins importante que les passereaux en raison de leur taille plus imposante et de leur comportement plus voyant (BLEHO *et al.* 2014 ; FORBES *et al.* 1994). L'Huïtrier pie et le Vanneau huppé sont deux espèces qui défendent de manière active leurs nids, par des cris

et des mouvements défensifs, lors de risques de piétinement. Ces méthodes semblent efficaces pour l’Huîtrier pie face à de jeunes bovins. Les autres espèces s’enfuient du nid à la dernière minute sans tentative de défense (BEINTEMA & MUSKENS 1987). Des comportements défensifs et d’alerte de la part d’oiseaux nicheurs (Avocette, Vanneau huppé) à l’encontre des équins ont été notés au sein de la Réserve naturelle nationale de la Baie de Somme (obs. pers).

L’abandon des nids

À la suite d’un grand nombre de dérangements par le bétail ou lors d’une destruction partielle, le couple nicheur peut abandonner son nid (BLEHO et al. 2014). L’abandon semble avoir un impact moindre que le piétinement. CHURCHWELL et al. (2005) indiquent 1 % de pertes de nids par abandon dû à du bétail bovin et 6 % par piétinement.

Impacts sur les populations

Peu de recherches ont été effectuées sur l’implication du piétinement et de l’abandon des nids sur les populations d’oiseaux. PAKANEN et al. (2016) ont montré que les populations de Bécasseau variable *Calidris alpina schinzii* sont maintenues par l’immigration sur les prairies humides finlandaises. En effet, la diminution, même minime, du succès reproducteur en raison du piétinement par le bétail entraîne un effet négatif à long terme sur la viabilité de la population. La seule solution pour améliorer la reproduction consiste à retarder la date de mise en pâture jusqu’en juin.

La gestion la plus appropriée

Maintien de la hauteur d’herbe

De nombreuses espèces d’oiseaux nichant au sol ont besoin d’une hauteur de végétation limitée, notamment afin d’effectuer les déplacements nécessaires aux adultes et aux poussins pour leur recherche de nourriture (TRIPLET et al. 1997 ; LEVIN et al. 2002). Le pâturage présente donc un intérêt certain dans la gestion, afin de maintenir une hauteur d’herbe assez basse (TRIPLET et al. 1997 ; DENNIS et al. 2005 ; EVANS et al. 2015) sans avoir recours à des outils mécaniques et motorisés. La densité de bétail ayant un impact fort sur la reproduction de différentes espèces nichant au sol, il est important de trouver un compromis entre les différents effets négatifs et positifs du pâturage sur la reproduction des oiseaux.

Des effets négatifs directs (piétinement) sont observés, rappelons-le, à partir d’environ 1 UGB/ha (BEINTEMA & MUSKENS 1987) et les dérangements induits par le bétail induisent un impact significatif à partir de 2,5 UGB/ha (JENSEN et al. 1990). Toutes les espèces ne répondent pas de la même manière à un chargement donné, par exemple, le Vanneau huppé a un pourcentage de nids détruit de 39 % à 40% avec un chargement de 2 UGB/ha tandis que le Chevalier gambette a 70 % à 71 % de ses nids détruits pour cette même densité de pâturage (SABATIER et al. 2008 ; Green 1986). En plaine maritime picarde, la densité de Vanneaux huppés la plus importante observée est liée à une charge de bétail de 2 UGB/ha (TRIPLET et al. 1997). Une limitation drastique du chargement de pâturage afin d’éviter des impacts

directs ne serait donc pas nécessaire pour l'installation des couples et le succès reproducteur si le pâturage est, par exemple, la seule façon de contrôler le développement des joncs qui diminuent la visibilité des oiseaux vis-à-vis de leurs prédateurs (TRIPLET *et al.* 2004). Par contre, une augmentation de la pression de pâturage sur cette même zone diminuerait la probabilité d'installation des couples (PERSON *et al.* 2018).

La date d'introduction du bétail dans les pâtures est déterminante et il est généralement recommandé de ne pas mettre d'animaux avant la fin de la saison de reproduction. L'augmentation de disponibilité des invertébrés proies coïncide avec l'introduction du bétail, quand les Vanneaux huppés, les Huîtriers pie et les Chevaliers gambettes commencent à déposer leurs œufs, de telle sorte que les nouveau-nés disposent de proies abondantes. Si le bétail est introduit trop tard, les poussins peuvent ne pas disposer de suffisamment de ressources (RANKIN 1979) alors que la reprise de végétation peut être stoppée en avril et mai par la mise en pâture afin de maintenir une hauteur adaptée à la reproduction (TRIPLET *et al.* 1997). Ces dates correspondent également à celles de la reproduction de l'avifaune, mais elles impliquent un risque important de piétinement et une hausse de la visibilité des nids par les prédateurs. Un pâturage en automne voire en hiver peut être bénéfique pour la réduction de la hauteur et de la densité de végétation en prévision du printemps et rend également les prairies plus attractives pour certaines espèces comme le Vanneau huppé (DURANT *et al.* 2008).

Maintien d'une structure végétale hétérogène

L'hétérogénéité d'une prairie permet une disponibilité de ressources en arthropodes plus importante et une abondance d'oiseaux supérieure (EVANS *et al.* 2006). Cette hétérogénéité peut être fortement diminuée par une amélioration de la prairie à des fins de production obtenue à la suite de semis et le recours à l'épandage de produits fertilisants. La sélection des espèces végétales induit donc une diminution du nombre de nids et du succès reproducteur de l'avifaune par la diminution de la diversité, ainsi que de l'abondance et de la disponibilité en arthropodes (LAPOINTE *et al.* 2000). La structure de la végétation est également plus homogène lorsque le pâturage est intense et monospécifique, impliquant également une réduction de la reproduction des oiseaux (EVANS *et al.* 2006). EVANS *et al.* (2015) préconisent la mise en place d'un pâturage mixte, équin et bovin, de faible intensité car ce système présente un compromis intéressant en matière de diversité végétale, de structure de végétation, d'abondance et de disponibilité en arthropodes ainsi que de reproduction des oiseaux (FONDELL & BALL 2004 ; TICHIT *et al.* 2005 ; MILSOM *et al.* 2000 ; DENNIS *et al.* 2005).

Compromis entre intérêts économiques et écologiques

Un compromis doit être trouvé pour les gestionnaires d'espaces naturels entre le pâturage pour maintenir la végétation et les impacts sur la nidification des oiseaux. Sur des espaces agricoles, un autre compromis doit être trouvé, celui entre la production agricole et la protection de l'avifaune.

Certaines pratiques de production de fourrage sont incompatibles avec la nidification des espèces dont les œufs pourraient ne pas être éclos au moment de la fauche ou dont les jeunes pourraient être détruits par la même fauche. Le report des dates de fauche est la solution, mais il est généralement considéré comme défavorable du point de vue agronomique en raison de la baisse de qualité du fourrage récolté tardivement.

Par ailleurs, la sélection des espèces végétales à la suite d'un semis induit une diminution de la diversité végétale et ainsi une réduction de la diversité en invertébrés. L'épandage de fertilisants augmente la hauteur de la végétation et sa densité, réduisant la disponibilité en nourriture et les opportunités de reproduction. Les prairies ainsi améliorées présentent une densité de nids moins forte ainsi qu'un succès reproducteur moindre par rapport aux prairies naturelles (LAPOINTE *et al.* 2000).

La densité de bétail a un impact important sur l'avifaune, de manière directe et indirecte. Les optima écologiques et économiques semblent difficilement compatibles. En effet, sans limitation du chargement, les performances de production sont importantes mais les populations de limicoles diminuent jusqu'à leur quasi-extinction en 15 ans (SABATIER *et al.* 2008). Seul un élevage extensif permet le maintien des populations d'oiseaux à long terme mais induit une diminution des rendements et donc de la production (TRIPLET *et al.* 1997 ; DURANT *et al.* 2008 ; SABATIER *et al.* 2008). SABATIER *et al.* (2008, 2010) ont développé des outils afin de prédire les influences des techniques de production sur la biodiversité et ainsi d'aider au choix de stratégies à mettre en place, comprenant la production et la protection des espèces. Au-delà d'un

choix individuel sur une prairie ou sur une exploitation, il est essentiel de prendre en compte la conservation des espèces à l'échelle d'un territoire, l'hétérogénéité d'un paysage et sa gestion collective étant une voie importante pour concilier production agricole et valeur écologique (SABATIER *et al.* 2014).

Conclusion

Dans une optique de reproduction des limicoles, il est intéressant de mettre en place un pâturage en automne et en hiver afin de limiter la croissance de la végétation mais de retirer le bétail d'avril à juin pour la période de reproduction car les limicoles sont sensibles au piétinement. Pour les Vanneaux huppés, le pâturage peut être laissé tout au long du printemps et de l'été afin que la végétation ne dépasse pas 5 centimètres, hauteur adéquate pour cette espèce (MILSON *et al.* 2000). Une pression de pâturage allant jusqu'à 2 UGB/ha peut être envisagée dans cette même optique de maintien de la végétation basse, à condition cependant d'utiliser des animaux calmes dans les pâtures. Pour les anatidés, un point d'abreuvement éloigné des mares peut être mis en place afin de ne pas concentrer les déplacements du bétail sur les zones à densité de nids la plus importante (KOPER & SCHMIEGELOW 2007 ; VALENTINE 2001).

De nombreux facteurs sont donc à prendre en compte afin de permettre une gestion adaptée des prairies au travers du pâturage. Ces enjeux sont exacerbés par une raréfaction des prairies sur le territoire français et européen. En effet, la France a perdu plus de 30 % de ses prairies entre 1967 et 2007 bien qu'une stabilisation soit à noter à partir de 2003 avec la révision de la

Politique agricole commune (PAC) (PEYRAUD et al. 2012). Cette perte est en grande partie due au retournement des prairies et à la mise en place de cultures annuelles sur les parcelles. Or, la régression des milieux prairiaux a entraîné la diminution des effectifs de nombreux oiseaux nichant au sol, particulièrement les passereaux (UICN, 2016). Il est donc primordial aujourd'hui de trouver des compromis et de gérer de manière appropriée les espaces restants, favorables à la nidification de l'avifaune afin de permettre la conservation de nombreuses espèces.

Remerciements

Grands mercis à Alain Gallicé pour l'aide à la mise en forme du document définitif.



© Philippe Kraemer

Pâturage

Bibliographie

BAINES (D.) 1990.- The roles of predation, food and agricultural practice in determining of the lapwing *Vanellus vanellus* on upland grasslands. *Journal of Animal Ecology*, 59 (3): 915-929.

BAKKER (J.P.), DE BIE (S.), DALLINGA (J.H.), TJADEN (P.), & DE VRIES (Y.) 1983.- Sheep-grazing as a management tool for heathland conservation and regeneration in the Netherlands. *Journal of Applied Ecology*, 2: 541-560.

BAREISS (L.J.) SHULZ (P.) & GUTHERY (F.S.) 1986.- Effects of short-duration and continuous grazing on Bobwhite and wild turkey nesting. *Journal of range management*, 39(3): 259-260.

BEINTEMA (A.J.) & MUSKENS (G.J.D.M.) 1987.- Nesting success of birds breeding in Dutch agricultural grasslands. *The journal of applied ecology*, 24 (3): 743-758.

BLEHO (B.I.), KOPER (N.) & MACHTANS (C.S.) 2014.- Direct effects of cattle on Grassland Birds in Canada. *Conservation Biology*, 28(3): 724-734.

BLOMQVIST (D.) & JOHANSSON (O.C.) 1995.- Trade-offs in nest site selection in coastal populations of lapwings *Vanellus vanellus*. *Ibis*, 137 (4): 550-558.

CHURCHWELL (R.), DAVIS (C.A.), FUHLENDORF (S.D.) & ENGLE (D.M.) 2005.- Direct impacts of cattle grazing on grassland nesting birds. *Oklahoma ornithological society*, 38 (4): 25-30.

DENNIS (P.), ELSTON (D.), EVANS (D.), EVANS (S.), GORDON (I.), GRANT (M.), KUNAVER (A.), MARQUISS (M.), MAYES

(B.), MCCRAKEN (D.), PAKEMAN (R.), PEARCE-HIGGINS (J.), REDPATH (S.), SKARTVEIT (J.), STEPHEN (L.), BENTON (T.) & BRYANT (D.) 2005.- Effects of grazing management on upland bird populations: disentangling habitat structure and arthropod food supply at appropriate spatial scales (GRUB). *Final report to Scottish Executive Environment and Rural Affairs Department*. Macaulay Land Use Research Institute, Aberdeen, UK.

DENNIS (P.), SKARTVEIT (J.), MCCRACKEN (D.I.), PAKEMAN (R.J.), BEATON (K.), KUNAVER (A.) & EVANS (D.M.) 2008.- The effects of livestock grazing on foliar arthropods associated with bird diet in upland grasslands of Scotland. *Journal of applied ecology*, 45: 279-287.

DURANT (D.), TICHIT (M.), KERNEÏS (E.) & FRITZ (H.) 2008.- Management of agricultural wet grassland for breeding waders: integrating ecological and livestock system perspectives – a review. *Biodiversity and conservation*, 17: 2275-2295.

EVANS (D.M.), REDPATH (S.M.), EVANS (S.A.), ELSTON (D.A.) & DENNIS (P.) 2005.- Livestock grazing affects the egg size of an insectivorous passerine. *Biology letters*, 1: 322-325.

EVANS (D.M.), REDPATH (S.M.), EVANS (S.A.), ELSTON (D.A.), GARDNER (C.J.), DENNIS (P.) & PAKEMAN (R.J.) 2006.- Low intensity, mixed livestock grazing improves the breeding abundance of a common insectivorous passerine. *Biology letters*, 2: 636-638.

BAINES (D.) 1990.- The roles of predation, food and agricultural practice in determining of the lapwing *Vanellus vanellus* on upland grasslands. *Journal of Animal Ecology*, 59 (3): 915-929.

BAKKER (J.P.), DE BIE (S.), DALLINGA (J.H.), TJADEN (P.), & DE VRIES (Y.) 1983.- Sheep-grazing as a management tool for heathland conservation and regeneration in the Netherlands. *Journal of Applied Ecology*, 2: 541-560.

BAREISS (L.J.) SHULZ (P.) & GUTHERY (F.S.) 1986.- Effects of short-duration and continuous grazing on Bobwhite and wild turkey nesting. *Journal of range management*, 39(3): 259-260.

BEINTEMA (A.J.) & MUSKENS (G.J.D.M.) 1987.- Nesting success of birds breeding in Dutch agricultural grasslands. *The journal of applied ecology*, 24 (3): 743-758.

BLEHO (B.I.), KOPER (N.) & MACHTANS (C.S.) 2014.- Direct effects of cattle on Grassland Birds in Canada. *Conservation Biology*, 28(3): 724-734.

BLOMQVIST (D.) & JOHANSSON (O.C.) 1995.- Trade-offs in nest site selection in coastal populations of lapwings *Vanellus vanellus*. *Ibis*, 137 (4): 550-558.

CHURCHWELL (R.), DAVIS (C.A.), FUHLENDORF (S.D.) & ENGLE (D.M.) 2005.- Direct impacts of cattle grazing on grassland nesting birds. *Oklahoma ornithological society*, 38(4): 25-30.

DENNIS (P.), ELSTON (D.), EVANS (D.), EVANS (S.), GORDON (I.), GRANT (M.), KUNAVR (A.), MARQUISS (M.), MAYES (B.), MCCRAKEN (D.), PAKEMAN (R.), PEARCE-HIGGINS (J.), REDPATH (S.), SKARTVEIT (J.), STEPHEN (L.), BENTON (T.) & BRYANT (D.) 2005.- Effects of grazing management on upland bird populations: disentangling habitat

structure and arthropod food supply at appropriate spatial scales (GRUB). *Final report to Scottish Executive Environment and Rural Affairs Department*. Macaulay Land Use Research Institute, Aberdeen, UK.

DENNIS (P.), SKARTVEIT (J.), MCCRACKEN (D.I.), PAKEMAN (R.J.), BEATON (K.), KUNAVR (A.) & EVANS (D.M.) 2008.- The effects of livestock grazing on foliar arthropods associated with bird diet in upland grasslands of Scotland. *Journal of applied ecology*, 45: 279-287.

DURANT (D.), TICHIT (M.), KERNEÏS (E.) & FRITZ (H.) 2008.- Management of agricultural wet grassland for breeding waders: integrating ecological and livestock system perspectives – a review. *Biodiversity and conservation*, 17: 2275-2295.

EVANS (D.M.), REDPATH (S.M.), EVANS (S.A.), ELSTON (D.A.) & DENNIS (P.) 2005.- Livestock grazing affects the egg size of an insectivorous passerine. *Biology letters*, 1: 322-325.

EVANS (D.M.), REDPATH (S.M.), EVANS (S.A.), ELSTON (D.A.), GARDNER (C.J.), DENNIS (P.) & PAKEMAN (R.J.) 2006.- Low intensity, mixed livestock grazing improves the breeding abundance of a common insectivorous passerine. *Biology letters*, 2: 636-638.

EVANS (D.M.), VILLAR (N.), LITTLEWOOD (N.A.), PAKEMAN (R.J.), EVANS (S.A.), DENNIS (P.), SKARTVEIT (J.) & REDPATH (S.M.) 2015.- The cascading impacts of livestock grazing in upland ecosystems: a 10-year experiment. *Ecosphere*, 6(3): 1-15.

FOG (J.) 1976.- Management of wetlands far waterfowl. *Naturoopa*, 24: 18-20.

- FONDELL (T.F.) & BALL (I.J.), 2004.-** Density and success of bird nests relative to grazing on western Montana grasslands. *Biological conservation*, 117: 203-2013.
- FORBES (M.R.L.), CLARK (R.G.), WEATHERHEAD (P.J.) & ARMSTRONG (T.) 1994.-** Risk-taking by female ducks: intra- and interspecific tests of nest defense theory. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 34: 79-85.
- GALBRAITH (H.) 1988.-** Arrival and habitat use by Lapwing *Vanellus vanellus* in the early breeding season. *Ibis*, 131: 377-388.
- GRANT (M.), ORSMAN (C.), EASTON (J.), LODGE (C.), SMITH (M.), THOMPSON (G.), RODWELL (S.) & MOORE (N.) 1999.-** Breeding success and causes of breeding failure of Curlew *Numenius arquata* in Northern Ireland. *Journal of applied ecology*, 36: 59-74.
- GREEN (R.E.) 1986.-** The management of lowland wet grassland for birds. Nature Conservation Council, Peterborough.
- HART (J.D.), MILSOM (T.P.), BAXTER (A.), KELLY (P.F.) & PARKIN (W.K.) 2002.-** The impact of livestock on Lapwing *Vanellus vanellus* breeding densities and performance on coastal grazing marsh. *Bird study*, 49(1): 67-78.
- HEPPLESTON (P.B.) 1971.-** Nest-site selection by Oystercatchers in the Netherlands and Scotland. *Netherlands Journal of Zoology*, 21: 208-211.
- HILDEN (O.) 1978.-** Population dynamics in Temminck's Stint *Calidris temminckii*. *Oikos*, 30(1): 17-28.
- JENSEN (H.P.), ROLLINS (D.) & GILLEN (R.L.) 1990.-** Effects of cattle stock density on trampling loss of simulated ground nests. *Wildlife society bulletin*, 18(1): 71-74.
- JOHNSON (T.C.), KENNEDY (P.L.) & ETTERSON (M.A.) 2012.-** Nest success and cause-specific nest failure of grassland passerine breeding in prairie grazed by livestock. *The journal of wildlife management*. 76(8): 1-10.
- KLOMP (H.) 1953.-** De terreinkeus van de Kievit *Vanellus vanellus* (L.). *Ardea* 41: 1-139.
- KOPER (N.) & SCHMIEGELOW (F.K.A.) 2007.-** Does managing for duck productivity affect songbird nesting success? *Journal of Wildlife Management*, 71: 2249-2257.
- KOSHKIN (M.), BURNSIDE (R.J.), PACKMAN (C.E.), COLLAR (N.J.) & DOLMANN (P.M.), 2016.-** Effects of habitat and livestock on nest productivity of the asian Houbara *Chlamydotis macqueenii* in Bukhara Province, Uzbekistan. *European journal of wildlife research*, 62(4): 447-459.
- LAPOINTE (S.), GIROUX (J.-F.), BELANGER (L.) & FILION (B.) 2000.-** Benefits of rational grazing and dens nesting cover for island-nesting waterfowl in southern Quebec. *Agriculture, ecosystems & environment*, 78(3): 261-272.
- LARSSON (T.) 1969.-** Land use and bird fauna on shores in southern Sweden. *Oikos*, 20: 136-155.
- LARSSON (T.) 1976.-** Composition and density of the bird fauna in Swedish shore meadows. *Ornis Scand*, 7: 1-12.
- LEVIN (P.S.), ELLIS (J.), PETRICK (R.) & HAY (M.E.) 2002.-** Indirect effects of feral horses on estuarine communities. *Conservation biology*, 16(5): 1364-1371.
- MANDEMA (F.S.), TINBERGEN (J.M.), ENS (B.J.) & BAKKER (J.P.) 2013.-** Livestock grazing and trampling of bird's nests: an experiment using artificial nests. *Journal of Coastal Conservation*, 17(3): 409-416.

MILSOM (T.P.), LANGTON (S.D.), PARKIN (W.K.), PEEL (S.), BISHOP (J.D.), HART (J.D.) & MOORE (N.P.) 2000.- Habitat models of bird species distribution: an aid to the management of coastal grazing marshes. *Journal of applied ecology*, 37: 706-727.

PAINE (L.), UNDERSANDER (D.J.), SAMPLE (D.W.), BARTELT (G.A.) & SCHATTEMAN (T.A.) 1996.- Cattle trampling of simulated ground nests in rotationally grazed pastures. *Journal of range management*, 49(4): 294-300.

PAKANEN (V.-M.), LUUKKONEN (A.) & KOIVULA (K.) 2011.- Nest predation and trampling as management risks in grazed coastal meadows. *Biodiversity conservation*, 20: 2057-2073

PAKANEN (V.-M.), AIKIO (S.), LUUKKONEN (A.) & KOIVULA (K.) 2016.- Grazed wet meadows are sink habitat for the southern dunlin (*Calidris alpina schinzii*) due to nest trampling by cattle. *Ecology and Evolution*, 6(20): 7176-7187.

PAVEL (V.) 2004.- The impact of grazing animals on nesting success of grassland passerines in farmland and natural habitats: a field experiment. *Folia zoology*, 53(2): 171-178.

PERSON (L.), FRANQUIN (M.) & TRIPLET (P.) 2018.- Relations entre reproduction du Vanneau huppé *Vanellus vanellus* et pratiques agro-environnementales en Plaine Maritime Picarde. *Alauda* 86 : 1-8.

PEYRAUD (J.-L.), PEETERS (A.) & DE VliegHER (A.) 2012.- Place et atouts des prairies permanentes en France et en Europe. *Fourrages*, 211: 195-204.

RANKIN (G.D.) 1979.- Aspects of the breeding biology of wading birds (*charadrii*) on a saltmarsh. Durham theses,

Durham University, 374 p. <http://etheses.dur.ac.uk/6324/>

RYDER (R.A.) 1980.- Effects of grazing on bird habitats. Pages 51-66 in Degraff (R.M.) & TILGHMAN (N.G.) editors. Management of western forests and grasslands for nongame birds. U.S.D.A. Forest Service, General Technical Report INT, 86: 38-47.

SABATIER (R.), DOYEN (L.) & TICHIT (M.) 2008.- Evaluer l'effet des seuils de chargements sur les performances productives et écologiques de troupeaux valorisant des prairies à fort enjeux de biodiversité. Rencontres autour des recherches sur les ruminants, Paris, France, 213-216.

SABATIER (R.), GRENE (P.), LEGER (F.), DOYEN (L.) & TICHIT (M.) 2010.- Concilier à long terme performance productive et écologique. Un modèle de co-viabilité pâturage - oiseaux prairiaux en marais. Résultats de recherches du département INRA-SAD, 30 : 1-4.

SABATIER (R.), DOYEN (L.) & TICHIT (M.) 2014.- Heterogeneity and trade-off between ecological and productive functions of agro-landscapes: A model of cattle-bird interactions in a grassland agroecosystem. *Agricultural systems*, 126: 38-49.

SABATIER (R.), DURANT (D.), FERCHICHI (S.), HARANNE (K.), LEGER (F.) & TICHIT (M.) 2015.- Effect of cattle trampling on ground nesting birds on pastures: an experiment with artificial nests. *European journal of Ecology*, 1(2): 5-11.

SAFRIEL (U.) 1975.- On the significance of clutch size in nidifugous birds. *Ecology*, 56: 703-708.

SCHRICKE (V.) & VALERY (L.) 2016.- Aménagements en faveur des oiseaux d'eau : Une expérience réussie sur les marais salés de la Réserve de chasse et

de faune sauvage en baie du Mont-Saint-Michel. *Faune sauvage*, 311 : 30-36.

SHARPS (E.), SMART (J.), SKOV (M.W.), GARBUTT (A.) & HIDDINK (J.G.) 2015.- Light grazing of saltmarshes is a direct and indirect cause of nest failure in Common Redshank *Tringa totanus*. *Ibis*, 157: 239-249.

SHARPS (E.), SMART (J.), MASON (L.R.), JONES (K.), SKOV (M.), GARBUTT (A.) & HIDDINK (J.G.) 2017.- Nest trampling and ground nesting birds: Quantifying temporal and spatial overlap between cattle activity and breeding redshank. *Ecology and Evolution*, 7: 6622-6633.

STODDART (L.A.), SMITH (A.D.) & BOX (T.W.) 1975.- Range management. McGraw-Hill, New York, 352pp.

TICHIT (M.), RENAULT (O.) & POTTER (T.) 2005.- Grazing regime as a tool to assess positive side effects of livestock farming systems on wading birds. *Livestock production science*, 96: 109-117.

TRIPLET (P.), URBAN (M.), ERLINGER (D.), SOURNIA (A.) & SUEUR (F.) 2004.- Vanneau huppé *Vanellus vanellus* et élevage : résultat de dix années de suivi en basse vallée de la Somme (Somme). *Alauda*, 72 (3): 221-226.

TRIPLET (P.), DURANT (J.) & BACQUET (S.) 1997.- Reproduction du Vanneau huppé *Vanellus vanellus* et pratiques agricoles : caractéristiques des sites utilisés en plaine maritime picarde. *Alauda*, 65(2): 121-130.

UICN France, MNHN, LPO, SEOF & ONCFS, 2016.- La Liste rouge des espèces menacées en France – Chapitre Oiseaux de France métropolitaine. Paris, France.

VALENTINE (J.F.) 2001.- Grazing management. *Academic Press*, New York, 659pp.

VANDENBERGHE (C.), PRIOR (G.), LITTLEWOOD (N.A.), BROOKER (R.) & PAKEMAN (R.) 2009.- Influence of livestock grazing on meadow pipit foraging behaviour in upland grassland. *Basic and applied ecology*, 10: 662-670.

VICKERY (J.A.), TALLOWIN (J.R.), FEBER (R.E.), ASTERAKI (E.J.), ATKINSON (P.W.), FULLER (R.J.) & BROWN (V.K.) 2001.- The management of lowland neutral grasslands in Britain: effects of agricultural practices on birds and their food resources. *Journal of applied ecology*, 38: 647-664.

VAN HAARTMAN (L.) 1975.- Changes in the breeding bird fauna of coastal bays in south-western Finland. *Ornis*, 52: 57-67.

WILLIAMSON (K.) 1951.- The moorland birds of Unst, Shetland. *Scottish Naturalist*, 63: 37-44.

ACTU-ENVIRONNEMENT, :

https://www.actu-environnement.com/ae/dictionnaire_environnement/definition/prairie.php4, 2003, visité le 2 juillet 2019.

Pour citer cet article :

PATRICK TRIPLET, DORIANE BRENON, SHIRLEY LAURENT & PHILIPPE KRAEMER. 2020.

Impact du pâturage sur les oiseaux nichant au sol : Synthèse bibliographique. *Plume de Naturalistes* 4 : 207-224.

Pour télécharger tous les articles de Plume de Naturalistes:
www.plume-de-naturalistes.fr

ISSN 2607-0510



Cartographie des terrains de chasse d'une colonie de Grand murin, en vue de l'extension d'un périmètre Natura 2000 dans les Monts d'Ambazac (87).

Par **Alice Chéron et Antoine Roche**

Groupe Mammalogique et Herpétologique du Limousin (GMHL) Pôle Nature Limousin
ZA du Moulin Cheyroux - 87700 Aixe-sur-Vienne
gmhl@gmhl.asso.fr



© Julien Jemin

Résumé

Pour la conservation des espèces patrimoniales, l'Europe a créé un réseau écologique de sites appelé « Natura 2000 ». En France, au nord de la ville de Limoges située en Haute-Vienne, le site « Mine de Chabannes et souterrains des Monts d'Ambazac » a été désigné Natura 2000 en 1998, pour la conservation des chiroptères et notamment celle du Grand murin *Myotis myotis*. Le site est composé d'un réseau de gîtes d'été, de territoires de chasse et de sites d'hibernation. Le Groupe Mammalogique et Herpétologique du Limousin, structure animatrice du site, a entre-temps enrichi les connaissances chiroptérologiques sur le secteur. De nouveaux gîtes pour le Grand murin ont notamment été découverts. Un projet d'extension du site Natura 2000 a donc été entrepris. Une analyse des territoires de chasse utilisés par une colonie de reproduction a été réalisée par radiopistage. Quatre individus ont

été équipés d'émetteurs radio et suivis durant 6 nuits. Ce travail a permis de mettre en évidence 7 zones de chasse utilisées par les individus étudiés. Ces secteurs représentant seulement des échantillons partiels et isolés de ceux utilisés par l'ensemble de la colonie, des travaux d'extrapolation ont été menés. Au moyen d'une analyse d'orthophotoplans puis de correction par cartographie de terrain suivant les exigences écologiques du Grand murin, l'ensemble du territoire de chasse de la colonie a été étudié. Au total, cette étude a mis en évidence une surface de 1406 ha de territoires de chasse pour l'ensemble de la colonie. Ces zones, indispensables à cette espèce protégée, devraient être intégrées au site Natura 2000 dans l'objectif d'améliorer la conservation du Grand murin et des autres espèces de chauves-souris.

Introduction

Historique du site

Natura 2000 est un réseau d'espaces naturels déployé en Europe. Des sites sont désignés pour leur intérêt communautaire sur la base de deux directives de l'Union Européenne, la Directive « Oiseaux » de 1979 et la Directive « Habitat-Faune-Flore » de 1992.

Le Groupe Mammalogique et Herpétologique du Limousin (GMHL) est une association loi 1901 créée en 1995, agréée au titre de la protection de la nature. Forte de son expérience sur les chiroptères, l'association a mis en évidence, au nord de Limoges (87), un ensemble de sites jouant un rôle clé dans le cycle vital des chiroptères avec des gîtes d'hibernation et de parturition : cet ensemble a été proposé comme site Natura 2000 en 1998. Le site

« Mine de Chabannes et souterrains des Monts d'Ambazac » a ainsi été désigné par l'état comme Zone Spéciale de Conservation (ZSC) intégrant le réseau Natura 2000.

Cette création s'est accompagnée de l'élaboration du document d'objectifs (DOCOB ; GRUGIER, 2002) et de la désignation du GMHL comme structure animatrice pour le compte de l'Etat. Lors de sa création, étaient répertoriés sur ce site une dizaine de gîtes d'hibernation, et deux gîtes de parturition utilisés par le Grand murin (*Myotis myotis*). Le périmètre Natura 2000 incluait alors, autour de ces gîtes de mise-bas, une zone « tampon » de 691 hectares, sélectionnée, après étude cartographique, en fonction de la densité et la qualité des habitats de chasse préférentiels de l'espèce (Figure 1). L'ensemble de ce périmètre est susceptible de bénéficier de mesures de protection subventionnées suite à la signature de contrats entre les propriétaires et l'Etat.

Depuis cette époque, les connaissances du GMHL se sont étoffées : en plus de dizaines de sites d'hibernation découverts, un troisième gîte de parturition de Grand murin a été identifié dans la partie est des monts d'Ambazac, à quelques kilomètres du site Natura 2000. Dans un souci de conservation et de pertinence du territoire, il est apparu évident pour l'association qu'une mise à jour du périmètre du site Natura 2000 et de son DOCOB était nécessaire. C'est ainsi qu'un projet de rédaction de dossier de demande d'extension du site est né. Les objectifs de ce projet étaient entre autres de soumettre l'intégration du nouveau gîte de parturition accompagné d'un périmètre de territoires de chasse associés. L'objectif de l'étude présentée ci-dessous porte donc sur la mise en évidence de territoires de chasse

utilisés par le Grand murin depuis la nouvelle colonie de parturition des Monts d'Ambazac. Associé à ce travail, un second objectif porte sur la définition d'un périmètre de territoires de chasse avérés ou potentiels à proposer pour une extension du site Natura 2000 « Mine de Chabannes et souterrains des Monts d'Ambazac ».

Contexte

En France métropolitaine, le Grand murin est une des plus grandes espèces de chauves-souris. Comme l'ensemble des espèces de Chiroptères, elle est protégée et cette dernière est inscrite en annexe 2 de la Directive « Habitat-Faune-Flore ». Elle possède le statut de préoccupation mineure (LC) sur la liste rouge nationale (UICN, 2017).

Bien que cette espèce soit anthropophile dans le choix de ces gîtes, elle chasse principalement en milieu forestier (RUDOLPH et al., 2009). Elle privilégie les forêts aux sous-bois dégagés, lui permettant de chasser au ras du sol de grosses proies telles que les carabes (RUDOLPH, 1989 ; AUDET, 1990). ARLETTAZ et al. (1988) mettent également en évidence une utilisation en chasse des prairies. L'espèce prospecte ces milieux les trois premiers jours après leur fauche (ARLETTAZ, 1995). L'exploitation de ces terrains de chasse est donc concentrée sur la période de fauche au début de l'été. On constate alors que les déplacements des individus sont plus vastes, en recherche constante de nouvelles prairies dans un rayon de 25 km (ARLETTAZ et al, 1993).



Colonie de Grands murins de Valmate prise 2 semaines avant le radiopistage.

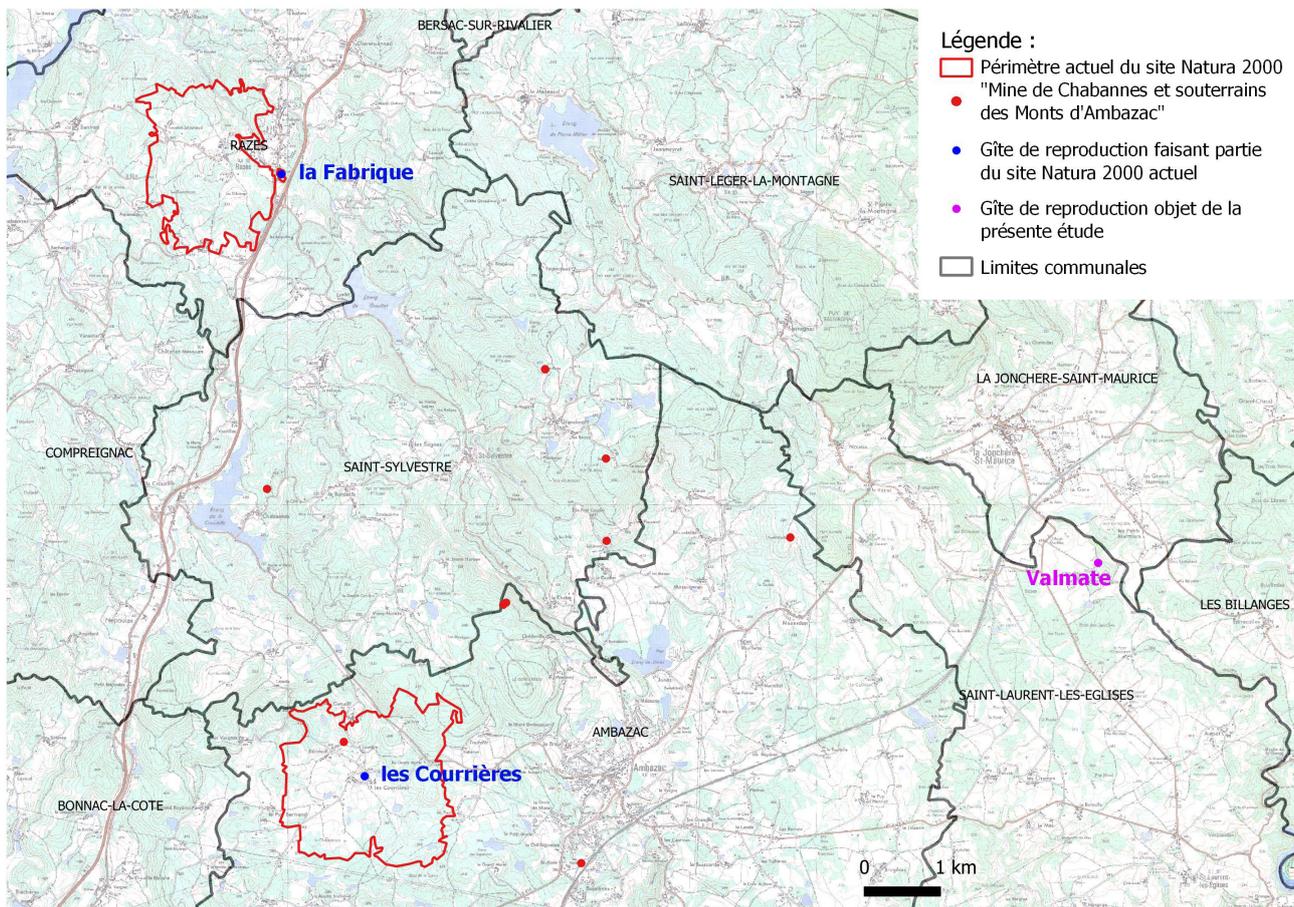


Figure 1. Périmètre Natura 2000 actuel du site « Mine de Chabannes et souterrains des Monts d'Ambazac » et situation du gîte de reproduction de Valmate

C'est en 2006 que la nouvelle colonie de parturition de Grand murin a été découverte en Haute-Vienne sur la commune de Saint-Laurent-les-Eglises au lieu-dit Valmate (**Figure 1**). Elle n'est pas incluse dans le site Natura 2000.

Suite à sa découverte et depuis 2009, la colonie de Valmate a été intégrée aux suivis scientifiques par comptages annuels. Hormis une désertion en 2011 (due à la présence d'une Effraie des clochers *Tyto alba* dans le gîte), les effectifs comptabilisés entre 2009 et 2013 étaient plus importants et plus stables que dans les deux autres gîtes de reproduction déjà inclus dans le site Natura 2000.

Jusqu'en 2013, la colonie de Valmate comptait plus de 200 femelles avec un maximum de 441 adultes en 2009. Les deux

colonies de mise-bas déjà incluses dans le périmètre Natura 2000, les Courrières (commune d'Ambazac) et la Fabrique (commune de Razès), présentaient des effectifs souvent inférieurs et moins stables d'une année à l'autre. Le gîte des Courrières est passé d'un maximum de 200 adultes en 2010 à 53 en 2013. Le gîte de la Fabrique, quant à lui, ne dépassait pas les 100 individus avec 80 femelles au plus fort en 2013. De tels résultats justifiaient la demande d'intégration au périmètre Natura 2000 du gîte de parturition de Valmate.

Afin de définir la meilleure stratégie de conservation sur les sites de parturition, il était important de distinguer la partie gîte et la partie territoire de chasse. Pour le gîte, la priorité était de contacter et

connaître l'avis du propriétaire, ce qui a été fait très tôt. Par chance, le propriétaire de la maison de Valmate était favorable aux chauves-souris. Alors en pleine rénovation de sa maison, il a accepté de finir ses travaux par la toiture, ce délai permettant d'étudier la colonie et de prévoir d'éventuels aménagements. La priorité était alors la mise en évidence des sites de chasse potentiels et effectivement utilisés par la colonie.

Périmètre du site

Lors de la rédaction du DOCOB en 2002, une zone a été définie autour de chaque gîte correspondant à un territoire minimum de chasse pour le Grand murin (BARATAUD, 1999 ; 2001). En adéquation avec la nature du site, l'objectif avait été d'intégrer prioritairement les territoires de chasse utilisés par les juvéniles. Partant de l'hypothèse que les jeunes de l'année, moins expérimentés, utilisent des territoires de chasse plus proches du gîte que les adultes, la zone minimum de chasse est définie comme une zone de 1 km autour de chaque gîte. Pour le site de la Fabrique, l'autoroute A20 étant située à 250 m à l'est du gîte, le choix a été fait d'exclure les potentiels territoires de chasse situés à l'est de l'autoroute et de décaler vers le nord-ouest le territoire à inclure dans la ZSC.

L'ensemble de ces milieux a été étudié et inventorié dans le DOCOB (GRUGIER, 2002 et 2004). La méthode utilisée pour cette analyse permettait de qualifier les habitats de chasse potentiels, suivant les exigences du Grand murin. Le périmètre final a donc été affiné suivant les milieux les plus favorables à l'espèce. Au final, ces périmètres sont respectivement 288,8 ha et 404,7 ha de potentiels territoires de

chasse inclus dans le périmètre pour les colonies de parturition de la Fabrique et des Courrières.

Grâce aux travaux déjà publiés, nous disposons de plusieurs éléments pour décrire les sites de chasse potentiels du Grand murin. Une lecture brève des photographies aériennes du secteur, confirmée par un travail de terrain permettent aisément de déterminer les zones favorables à l'espèce. D'après une étude de la SFPEM (BARATAUD, 2001), ce travail devrait porter au minimum sur un rayon de 3 km autour de la colonie. Dans ce périmètre, il faudrait déterminer 65 % de territoires potentiels, soit l'équivalent de 1680 ha minimum. On pourrait se satisfaire de proposer un périmètre basé sur l'utilisation supposée des habitats de chasse, selon ces critères. Néanmoins, les connaissances sur le Grand murin étant encore incomplètes et dans un souci de rigueur, la mise en évidence de l'utilisation réelle de ces territoires par l'espèce est importante.

L'évaluation des territoires de chasse les plus utilisés par les individus de la colonie a donc été réalisée en 3 parties :

- détermination des territoires de chasse de 5 individus suivis par radiopistage ;
- cartographie, selon les exigences du Grand murin, du périmètre potentiel ;
- synthèse des résultats afin de déterminer un périmètre optimal.

Matériel et méthodes

Suivi par radiopistage

Il existe plusieurs méthodes pouvant rendre compte de l'utilisation des terrains de chasse par les chiroptères, comme le marquage chimio-luminescent ou la



Equipe de coordination en plein travail nocturne (Jérémy Dechartre)

détection acoustique (BARATAUD, 1992). Mais il a été retenu la méthode du radiopistage qui permet de suivre des individus identifiés et sélectionnés, de les suivre à distance sans les déranger (BONJEAN, 2010) et ce sur une plus grande surface que l'auraient permis d'autres méthodes (GMHL, 2007). Ce protocole comporte quelques inconvénients techniques liés à la mauvaise propagation des ondes avec le phénomène d'écho ou la polarisation du signal (WHITE & GARROTT, 1990). Les conclusions reposent uniquement sur des résultats constatés sur un nombre d'individus limité, et impliquent donc une extrapolation pouvant être jugée comme hasardeuse si l'échantillonnage est faible. Cette méthode est cependant couramment utilisée pour des espèces

variées, et a l'avantage de permettre de déterminer de manière certaine des territoires de chasse exploités.

Une session de radiopistage a donc été réalisée du 6 au 12 juillet 2013, comptabilisant 6 nuits complètes de suivi de 5 individus de la colonie de Valmate. Ces dates correspondent habituellement à la période où les juvéniles sont assez expérimentés pour voler. Ils sortent donc chasser avec les femelles. Le but escompté était de pouvoir équiper également des juvéniles. De plus, la période de fauche des prairies étant quasiment terminée, les grands murins sont censés se concentrer sur des territoires de chasse moins éloignés. Pour faciliter les relevés sur un territoire théoriquement plus restreint, l'étude avait été programmée après cette période.

Les cinq individus ont été capturés, et équipés de radio-émetteurs le vendredi 5 juillet 2013, un jour avant la première nuit de suivi. Ce délai de 24 h, dont une nuit d'activité, permet aux individus de se remettre du stress occasionné. La capture s'est déroulée en fin d'après-midi au gîte. Les Chiroptères étant protégés, leur manipulation nécessite une dérogation établie par la DREAL au nom d'un spécialiste. Ce travail a donc été réalisé par une personne habilitée. Les cinq individus simplement attrapés à la main au sein du gîte, ont été soigneusement isolés de la colonie dans un sac en tissu individuel puis déplacés dans un endroit calme pour être manipulés. Ils ont été mesurés (poids et mesure de l'avant-bras) et sexés (sexe et statut reproducteur), puis équipés d'un émetteur Holohil de type BD2N pesant 0,49 g, collé entre les omoplates à l'aide d'une colle vétérinaire. Il est recommandé que l'équipement ne dépasse pas 5 % du poids de l'animal. Dans notre cas, les émetteurs représentaient de 1,5 % à 1,9 % du poids des individus. Une fois la colle séchée, les 5 individus ont été replacés dans leur sac et ramenés dans leur colonie pour y être relâchés. L'autonomie des émetteurs est d'environ 15 jours.

Ces derniers émettent un signal VHF sur une fréquence propre. Pour identifier plus rapidement chaque individu, ils ont été renommés : Al (juvénile), Boris, Charlie, Dexter et Elliot.

Le signal émis était capté à distance par un kit radio : un récepteur et une antenne directionnelle. Il n'était pas transmis automatiquement. Il était donc nécessaire de réaliser un suivi de terrain quotidien. Lors de ce suivi, chaque signal était recherché. Lors d'un contact, la direction et l'intensité du signal étaient relevées. Ces informations permettaient d'estimer la localisation des individus. Dès le lendemain et chaque soir

de la semaine, depuis la sortie du gîte de la colonie (à environ 21h30 ; ROER, 1988), les individus ont été suivis à l'aide de kits récepteur-antenne. Pour cela les équipes disposaient de quatre récepteurs Yaesu VR 500 avec antennes Andreas Wagener VR 500 et d'un récepteur Yupiteru avec antenne 2 brins. Cinq équipes mobiles ont été constituées afin de pouvoir suivre les 5 individus simultanément. Pour faciliter l'effort d'échantillonnage, une équipe de coordination était en charge des déplacements des autres équipes.

Deux méthodes permettent alors d'identifier la position des individus.

La triangulation, ou biangulation.

Lorsqu'un individu est repéré, deux ou trois équipes sont positionnées stratégiquement. Elles relèvent leur position GPS et identifient la direction du signal, appelée azimut (**Figure 2**). On peut ainsi recouper les données et mettre en évidence une zone restreinte dans laquelle l'animal se déplace. Cette méthode permet de suivre les individus à distance rapidement et sans dérangement. Toutefois, les informations récoltées et leur pertinence sont dépendantes de l'observateur et

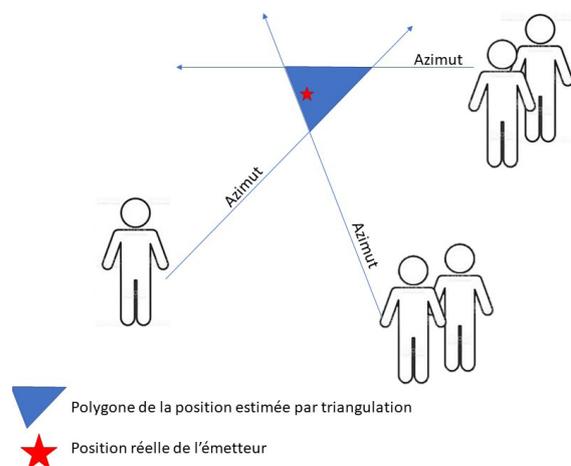


Figure 2. Schéma du principe de triangulation autour d'un émetteur.

des conditions de terrain. Ces données sont des estimations.

Le homing-in. Pour une estimation plus fine, on tente de se rapprocher au maximum de l'individu jusqu'au homing-in. Il s'agit d'obtenir le signal radio de puissance maximale. Suite à un étalonnage de chaque émetteur avec chaque kit récepteur-radio, l'observateur est considéré être entre 20 et 50 mètres de l'émetteur dans ce cas de figure. Le signal est quasiment identique dans toutes les directions. Ne pouvant pas déterminer rapidement un azimuth, on considère être sur le territoire de chasse de l'individu. Cette méthode est plus précise que la précédente. Toutefois, elle peut engendrer un dérangement de l'animal. Pour des espèces volantes et se déplaçant rapidement comme le Grand murin, elle est d'autant plus difficile à réaliser.

Ces données permettent le traitement de plusieurs informations :

- le homing-in et la triangulation donnent des territoires de chasse d'individus isolés ;
- les contacts isolés sans homing-in indiquent des couloirs de déplacements et le domaine d'occupation de la colonie ;
- l'ensemble donne une représentation spatiale du domaine d'activités des individus suivis.

Chaque nuit, le suivi a été réalisé dès la tombée du jour à la sortie de la colonie et jusqu'au retour dans le gîte de tous les individus équipés, entre 4h30 et 5h, ou dès que toute la colonie semblait être rentrée, à environ 5h30. Des recherches en journée étaient organisées lorsqu'un individu n'avait pas été contacté au sein du gîte au petit matin.



© Jérémie Dechartre

Recherche du signal d'un émetteur à l'aide d'un récepteur Yaesu (Jérémie Dechartre)

Analyse des données de radiopistage

Les données sont numérisées dans un tableur, puis importées et analysées avec le logiciel LOAS (LOcation of A Signal). Ce logiciel réalise automatiquement les triangulations à partir des données de terrain. Ainsi, il détermine une localisation précise des croisements des données en biangulation/triangulation. Un estimateur, ici Maximum Likelihood Estimator, permet de rejeter automatiquement une part des croisements de mauvaises qualités. Lorsque les azimuths ne se croisent pas par exemple. Il produit alors un tableau des résultats contenant les coordonnées des

points obtenus, associées à une erreur de polygone. Cette erreur représente la taille de l'ellipse évaluée par le logiciel pour déterminer la position du croisement. Les données dont l'erreur est supérieure à un seuil de 2000 unités ont été rejetées.

Pour être considérées comme justes, les données relatives aux points d'homing-in sont sélectionnées suivant deux critères :

- contacts obtenus avec le filtre du récepteur le plus fin ;
- contacts obtenus par une remontée du signal, ou suite à au moins 2 autres contacts dans le même secteur.

Avec l'ensemble de ces données et pour estimer le domaine d'occupation de chaque individu et de la colonie, nous avons utilisé la méthode du Polygone Convexe Minimum (PCM) cumulé (Figure 4). Il s'agit de relier toutes les localisations extrêmes du nuage de points pour un individu. Ce travail est effectué manuellement sous SIG. Appliqué à tous les individus, ce polygone

est considéré comme un ensemble de zones disponibles pour la colonie.

Cartographie des territoires de chasse et extrapolation

Dans un second temps les territoires mis en évidence par radiopistage, ont été cartographiés selon la méthodologie de caractérisation des habitats de chasse potentiels des chiroptères, établie par BARATAUD (2001). Il s'agit d'apprécier les structures paysagères favorables ou défavorables à une espèce. Le Grand murin sélectionne les habitats abritant un maximum de proies de grandes tailles circulant au sol, tels que les forêts de feuillus, les forêts mixtes, les prairies de fauches et les prairies de pâtures (BARATAUD, 1992 ; ARLETTAZ, 1995 ; 1996).

Sur photographies aériennes, les unités paysagères sont identifiées, puis elles sont caractérisées selon la typologie des habitats utilisables (Tableau 1). Ces codes représentent le type de milieu et

Tableau 1.

Caractérisation des habitats de chasse potentiels des chiroptères (BARATAUD, 2001).
Phase 1 : typologie adaptée au Grand Murin.

Structures paysagères	Types d'habitats	Sous-type d'habitats
A. Milieux forestiers	1. bois de feuillus ou mixte	a. strate buissonnante > 50 %
		b. strate buissonnante < 50 %
	2. Plantation de résineux	a. non éclaircie
		b. éclaircie
B. Milieux semi-ouverts à ouverts	1. Verger pâturé ou fauché	a. traditionnel
		b. intensif
	2. Prairie de pâture ou de fauche	a. sèche
		b. humide
	3. Autres	a. culture
		b. friche
C. Autres milieux	1. Zones urbanisées, goudronnées, étendue d'eau...	

Tableau 2.

Phase 2 : attribution d'un indice de lisière (BARATAUD, 2001).

Taille de la parcelle	Proportion de haies/trouées	Indice de lisière
Petite < 1ha	Haie complète	L4
	Réseau Lacunaire	L3
Moyenne 1 à 5ha	Haie complète	L3
	Réseau Lacunaire	L2
Grande > 5ha	Haie complète	L1
	Réseau Lacunaire	L1

permettent ensuite un classement des territoires de chasse selon les exigences du Grand murin. Ce travail est ensuite contrôlé sur le terrain. On corrige ainsi les éventuelles erreurs et affine le périmètre. La codification peut également être affinée. L'espèce étudiée affectionne les milieux riches en proies mais où l'accès au sol y est maximal puisqu'elle chasse directement au sol (ARLETTAZ *et al.*, 1988 ; 1993), variable difficilement déterminable sur orthophotoplans. Au final, chaque unité paysagère est cartographiée par zonage sous SIG et codée selon la typologie.

La méthode prend aussi en compte l'hétérogénéité des milieux par l'évaluation d'un indice de lisière. Il est basé sur le réseau de haies et sur la surface de chaque unité paysagère (Tableau 2 ; BARATAUD, 2001). On identifie si le réseau de haies est complet ou lacunaire. La typologie des unités paysagères est combinée à l'indice de lisière pour attribuer une note à chaque polygone d'habitat (Tableau 3) ; l'ensemble donne une représentation de la potentialité d'utilisation de la zone d'étude par le Grand murin en chasse.

Cette analyse de terrain avait débuté lors de la première étude en 2011 sur un rayon de plus d'un kilomètre autour du

Tableau 3.

Phase 3 : notes issues du croisement des variables descriptives (BARATAUD, 2001).

	Code	L4	L3	L2	L1
Habitats favorables	A1b	14	13	12	11
	B1a	13	12	11	10
	B2b	12	11	10	9
	B2a	11	10	9	8
	B1b	10	9	8	7
	A1a	9	8	7	6
Habitats défavorables	A2b	8	7	6	5
	B3a	7	6	5	4
	A2a	6	5	4	3
	B3b	5	4	3	2
	C1	4	3	2	1

gîte. Elle a été complétée en 2013 dans la continuité du travail déjà effectué. Suite au radiopistage, la cartographie a été réalisée dans un rayon de 50 mètres autour des points identifiés comme homing-in et résultant de l'analyse LOAS des biangulations.

Par extrapolation sur photographies aériennes, les territoires de chasse déterminés par radiopistage ont été étendus pour proposer un périmètre englobant des zones potentielles et adéquates. Afin de relier ces territoires de chasse potentiels, des corridors ont également été intégrés. L'ensemble de ces territoires a été cartographié.

Le périmètre a été étendu vers les zones favorables au Grand murin et limité par les zones défavorables à celui-ci. Les corridors, extrapolés selon la même méthode, suivent en plus des structures paysagères qui s'apparentent à des couloirs de déplacements tels que des ruisseaux ou des fonds de vallée afin de relier les territoires de chasse et conserver un périmètre pertinent et fonctionnel.

Résultats et commentaires

Radiopistage

Sur les cinq individus capturés et équipés, il y avait quatre femelles adultes et un juvénile mâle. Il est important de noter que l'échantillonnage est en réalité limité à quatre individus. En effet, l'émetteur du juvénile, Al, n'est pas sorti du gîte durant l'ensemble du suivi ; l'individu a pu ne pas sortir durant le suivi, ce qui pourrait être dû

à son jeune âge ; il est également possible que l'émetteur soit tombé avant le premier soir de suivi, ou qu'il ait été défectueux. Malgré une recherche sur place, l'émetteur n'a pas été retrouvé au sol dans le gîte. Il avait été prévu d'équiper des juvéniles pour vérifier une éventuelle différence dans l'étendue des aires de chasse par rapport aux adultes, bien que des études aient montré que les juvéniles partent chasser dès août sur des territoires aussi éloignés que ceux des adultes (ARLETTAZ, 1995 & 1996 ; RUDOLPH, 1989).

Au final, 678 contacts ont été enregistrés

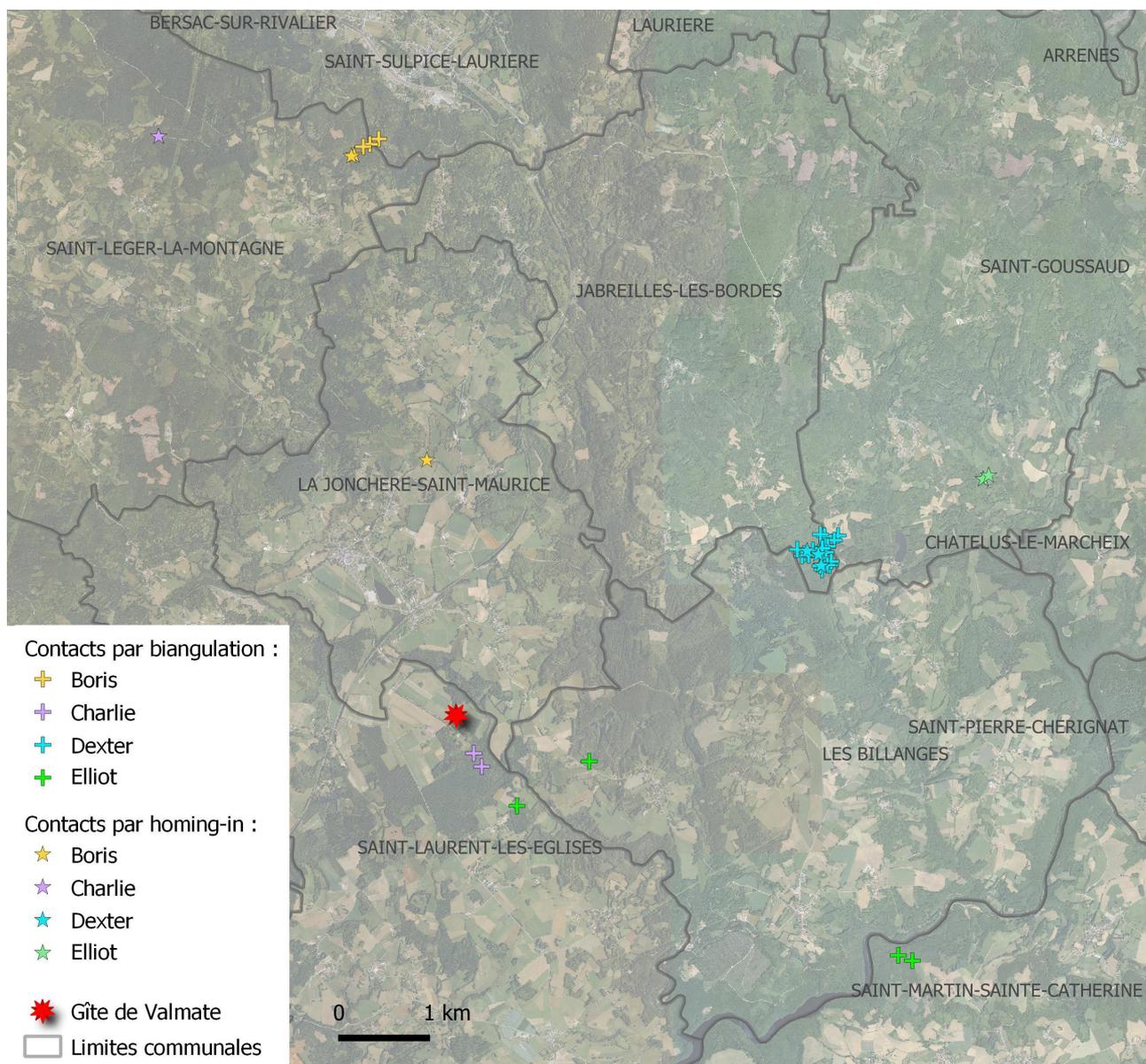


Figure 3.
Carte des points de contacts déterminés par biangulation et par homing-in.

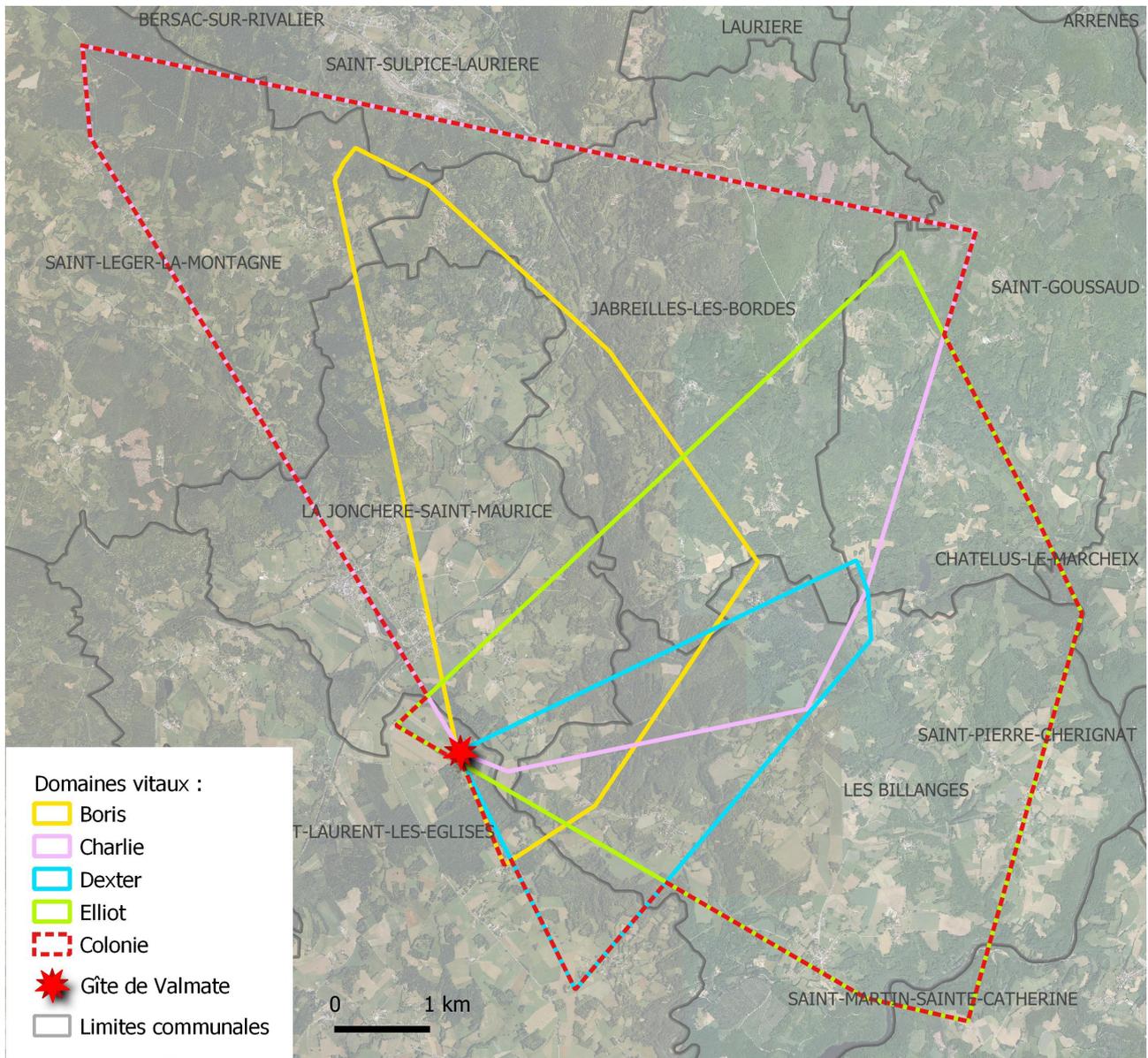


Figure 4. Carte du domaine d'occupation estimé par PCM manuel, des quatre individus étudiés de la colonie de Valmate.

en dehors du gîte pour les 4 adultes équipés et suivis durant 6 nuits complètes.

La seule triangulation enregistrée sur le terrain n'a pas été retenue par le logiciel LOAS. Seules les biangulations ont permis de mettre en évidence 5 zones exploitées en chasse par les 4 individus suivis. Le secteur 5, le plus au sud du territoire, est situé sur un autre site Natura 2000 : FR740 1146 « Vallée du Taurion et affluents ».

Onze contacts en homing-in ont été

enregistrés. Ils ont permis de mettre en évidence 5 zones exploitées par au moins un des 4 individus dont 3 zones différentes de celles identifiées grâce aux biangulations (Figure 3).

Au total, les résultats du radiopistage ont donc permis de mettre en évidence 8 secteurs utilisés comme territoire de chasse par les individus de la colonie de Valmate dans un rayon de 8,5 km et pour une surface de 6 270 ha (Figure 4).

Cartographie d'habitats et extrapolation

L'analyse de cette étude portant sur seulement 4 individus soit environ 1,8 % de la colonie, les résultats ne représentent qu'une vision réduite de la zone d'activité de chasse de la colonie. Pourtant, forte était la volonté de proposer un périmètre le plus pertinent possible pour une demande d'extension du site Natura 2000. Partant de 7 secteurs isolés et identifiés comme territoires de chasse suite aux résultats du

radiopistage, un périmètre plus large a été extrapolé à la main sur photographie aérienne. Cette première extrapolation a mis en évidence un périmètre de 1777 ha comprenant 1725 ha (97 %) de milieux favorables (**Figure 5**).

Le 8^{ème} secteur au sud du Taurion, situé sur un autre site Natura 2000, ne pourra pas être proposé dans l'extension mais un 4^{ème} et un 5^{ème} corridor reliant les deux sites ont été délimités. L'animateur de ce second site Natura 2000 a été informé de ce projet.

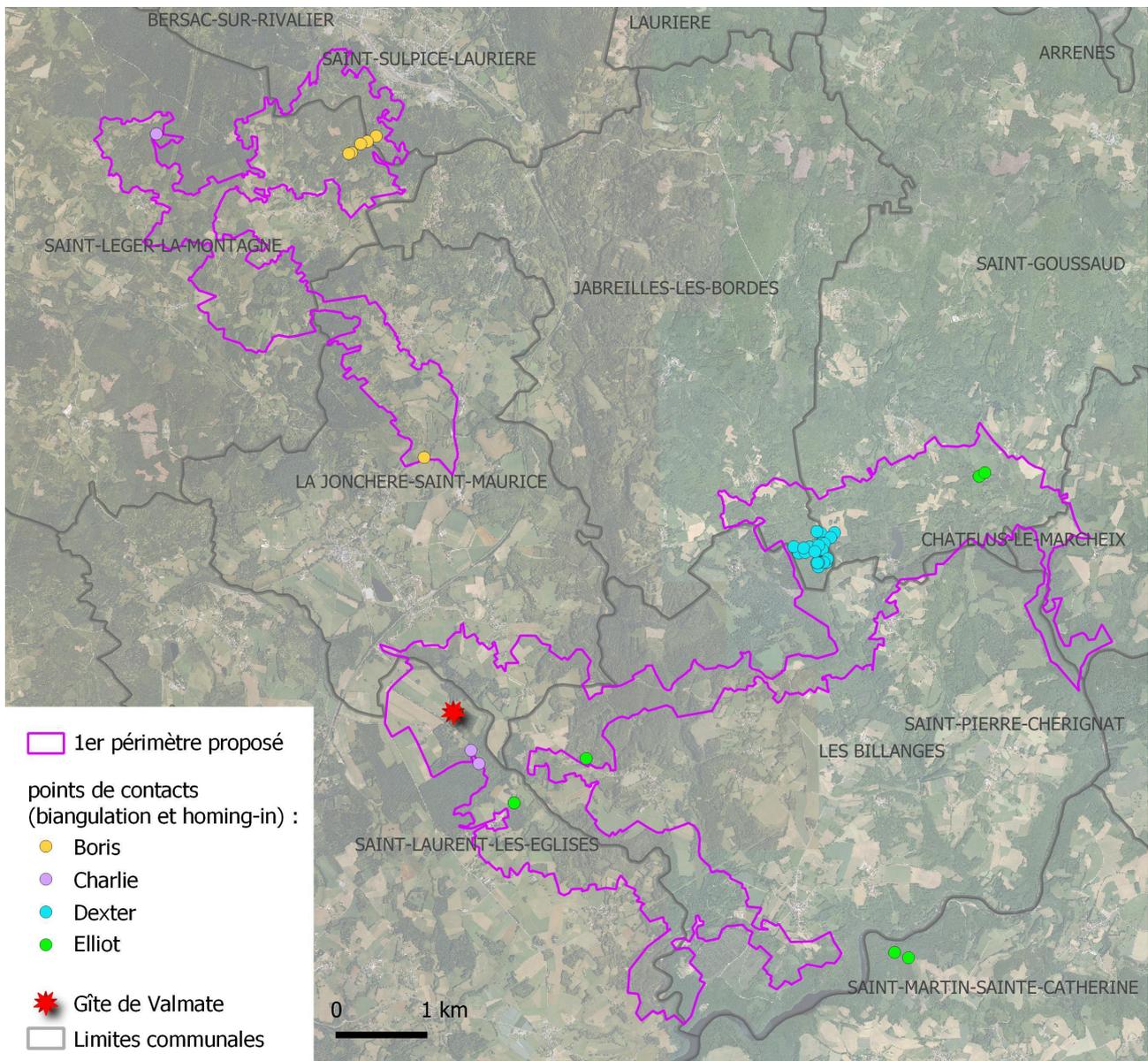


Figure 5. Premier périmètre (surface 1777 ha) d'extension des territoires de chasse, par extrapolation.

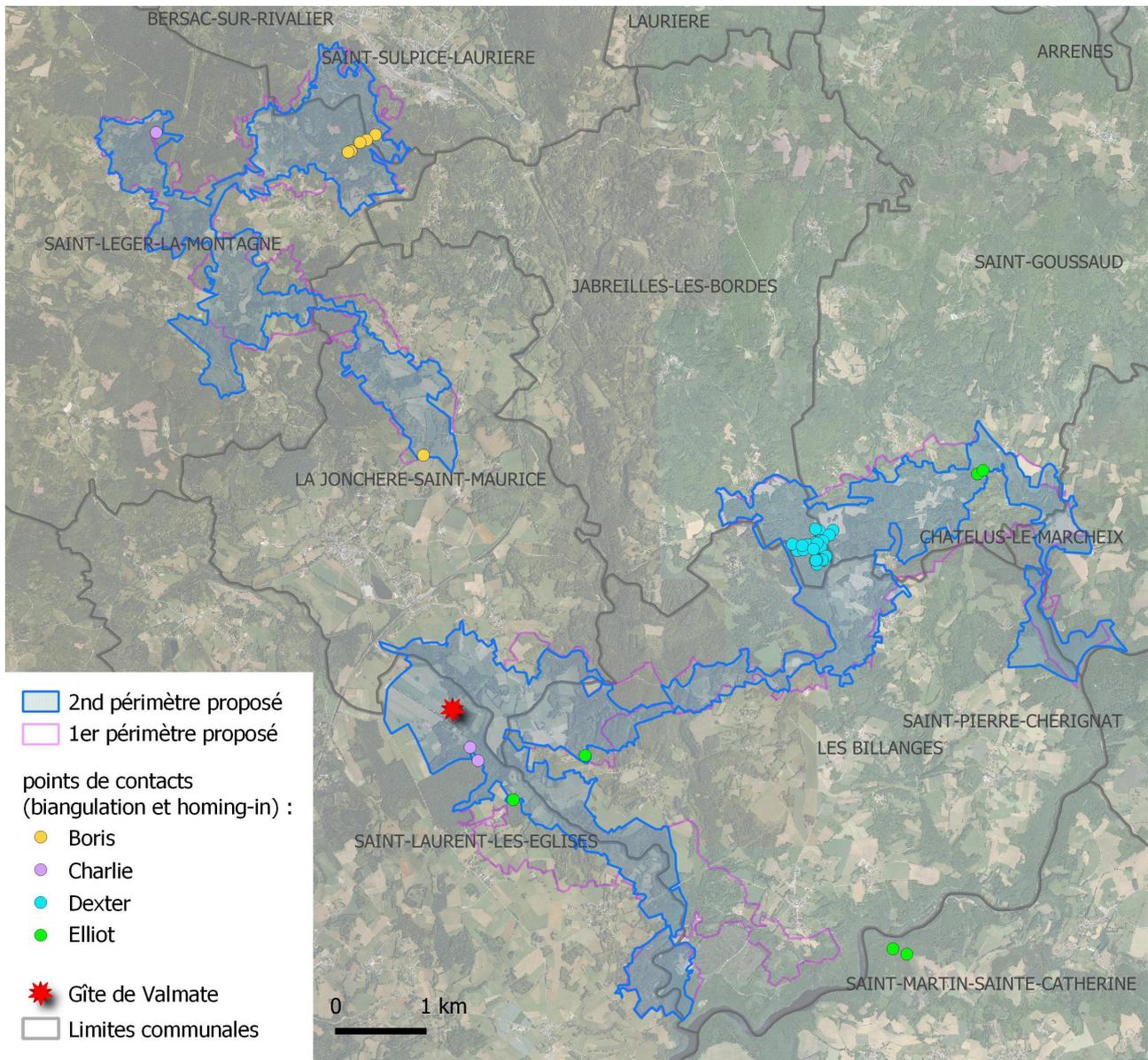


Figure 6.

Second périmètre (surface 1800 ha) d'extension des territoires de chasse, suite aux corrections apportées grâce aux contrôles sur le terrain.

L'ensemble de ce 1^{er} périmètre a été parcouru à pied afin de contrôler la codification et la notation effectuées par photo-interprétation. Une correction des limites a également été réalisée afin de ne pas couper de parcelles en deux.

Le périmètre est alors de 1800 ha, composé à 83 % de milieux favorables (1492 ha) et à 17 % de milieux défavorables (303 ha). La proportion en milieux défavorables avait donc été sous-évaluée avant ce contrôle de terrain.

Pour parfaire le résultat, le périmètre a

été réduit afin de concentrer les efforts d'animation et de conservation par la suite sur des secteurs favorables.

La réduction du périmètre a été faite en prenant en compte quatre éléments :

- la cartographie d'habitats ;
- la connexion des zones favorables entre elles ;
- la présence de structures paysagères identifiables comme corridor de déplacement ;
- l'ensemble des contacts du radiopistage.

Ainsi les secteurs comportant une forte proportion en milieux défavorables ont été retirés lorsqu'ils étaient en périphérie.

Périmètre proposé à l'extension

Ce dernier travail de correction a abouti à l'élaboration du périmètre final d'extension des territoires de chasse de 1406 ha (Figure 6). Il est composé des territoires de chasse identifiés suite au radiopistage, à l'exception de celui déjà

compris sur un autre site Natura 2000. Pour relier ces territoires, trois corridors ont été inclus. Enfin, au sud, deux secteurs pouvant correspondre à des corridors ont également été intégrés afin de relier le site Natura 2000 étudié, à l'autre site Natura 2000 attenant sur lequel un individu de la colonie est allé chasser.

Le périmètre se compose de 88 % de milieux favorables contre 12 % de défavorables (Figure 7).

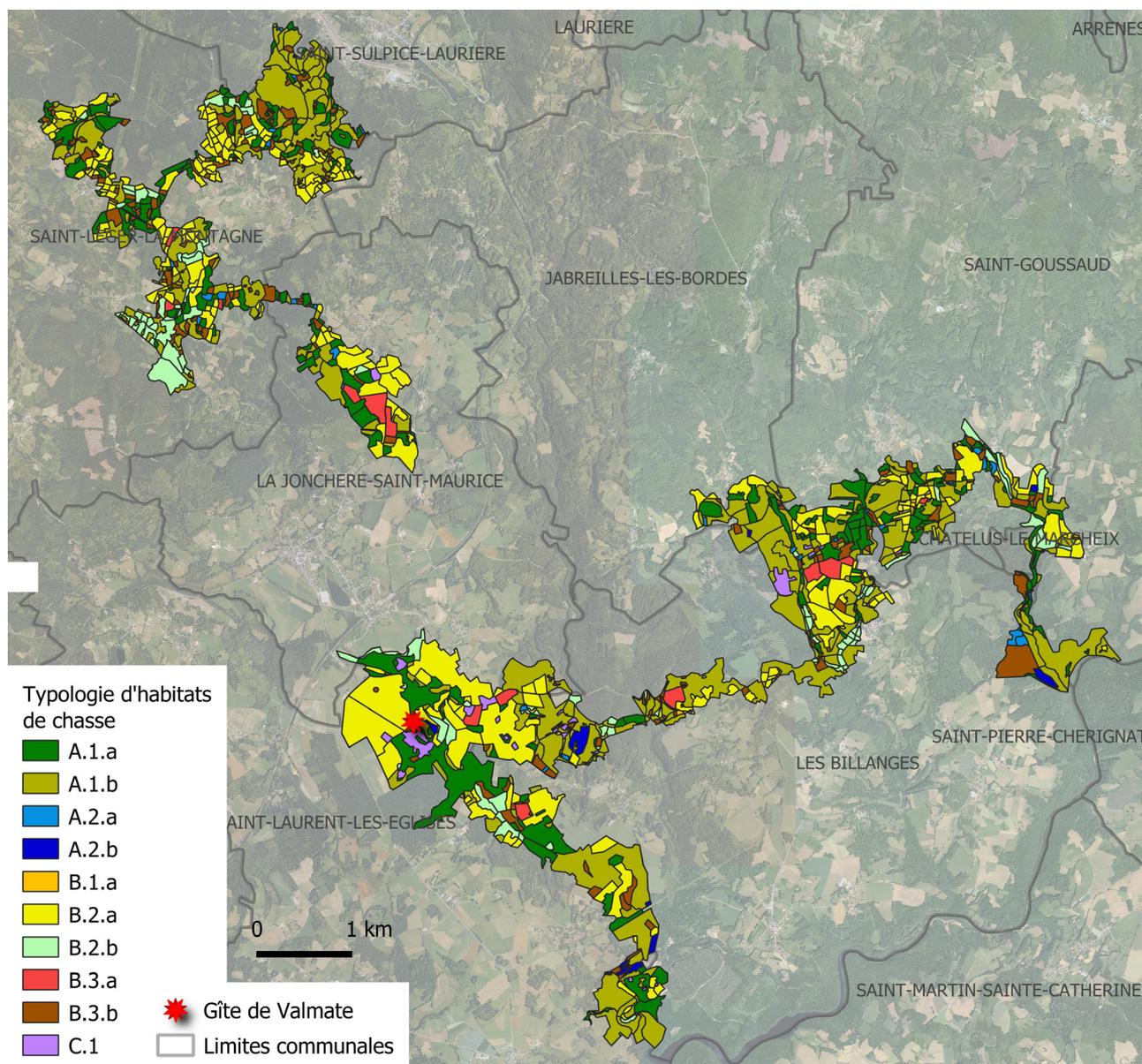


Figure 7. Carte du 2^e périmètre d'extension des territoires de chasse avec la cartographie d'habitats.

Enfin, la **Figure 8** représente les parcelles cartographiées selon les niveaux hiérarchiques en termes d'habitats favorables ou défavorables pour le Grand murin (voir **Tableau 3**). Plus la note est élevée, plus le milieu est favorable au Grand murin. Les milieux les plus favorables (boisements) sont représentés en vert et bleu. À l'inverse, les milieux les plus défavorables (zones urbaines et cultures) sont représentés en rouge et violet.

La surface complète est inférieure aux recommandations de BARATAUD (2001) de 1680 ha de milieux favorables. Les habitats favorables retirés du périmètre étaient isolés au sein de grandes unités défavorables ; sans connexion évidente (absence de linéaires boisés), ils avaient moins de chance d'être utilisés par les chiroptères. D'un point de vue fonctionnel, ce nouveau périmètre semble donc plus pertinent. Par ailleurs, un territoire de

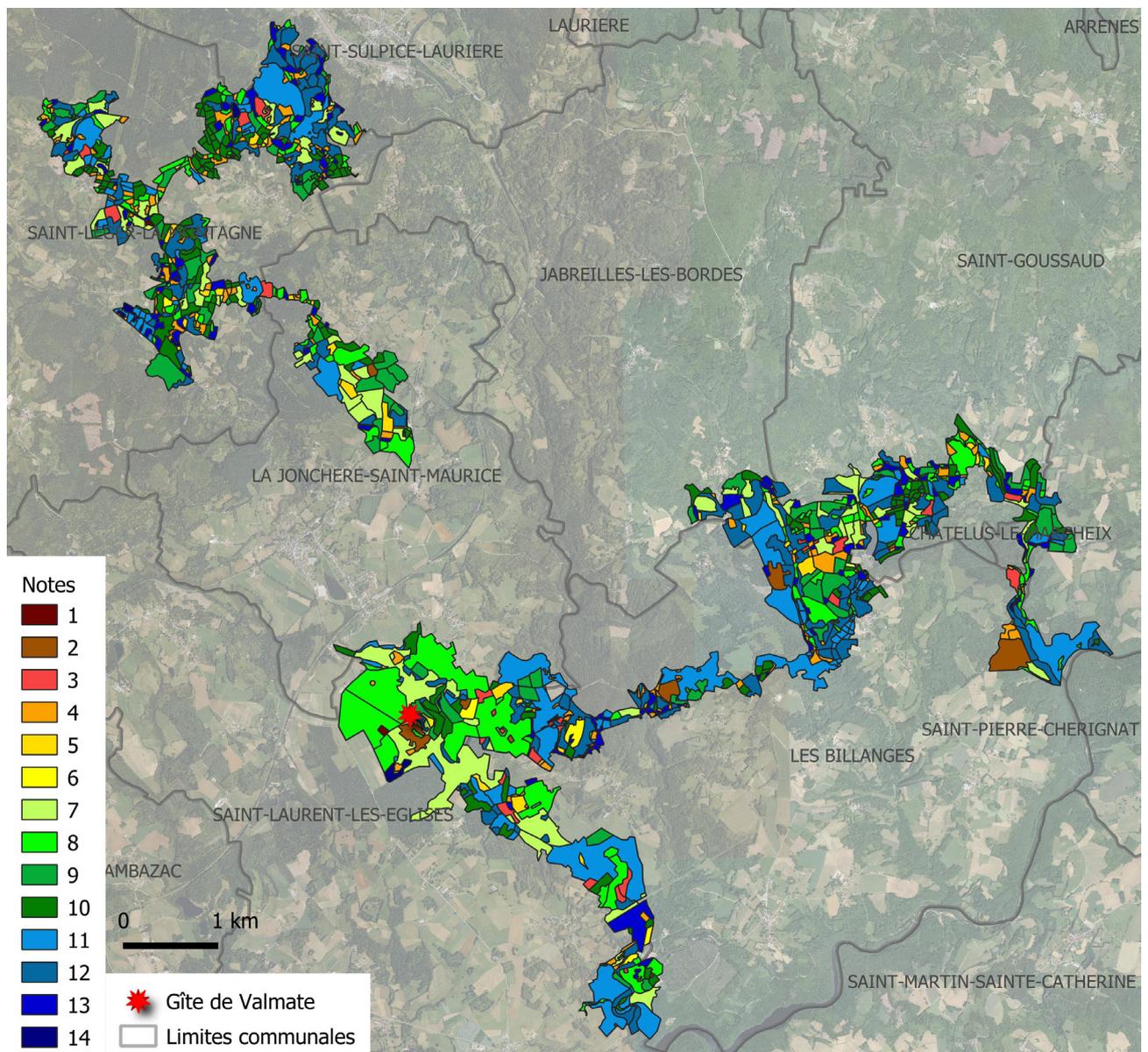


Figure 8. Carte des notes attribuées aux unités paysagères sur le 2^e périmètre d'extension des territoires de chasse.

chasse avéré n'est pas comptabilisé dans ces 1406 ha, puisque déjà inclus dans le périmètre du site Natura 2000 voisin de la Vallée du Taurion. Or la prospection de ce site avait mis en évidence une chênaie-hêtraie acidiphile jugée optimale pour l'espèce. Enfin, l'aire de gestion comprend le reste du site Natura 2000 « Mine de Chabannes et souterrains des Monts d'Ambazac », incluant d'autres colonies et 691 ha de territoires de chasse potentiels (zonage par défaut de la zone refuge), ainsi que plusieurs dizaines de sites utilisés en hibernation par le Grand murin et d'autres espèces de chiroptères.

En l'état, ce dernier périmètre a donc été jugé acceptable pour une demande d'extension du GMHL du site Natura 2000 en vue de la conservation du Grand murin.

Conclusion

Le radiopistage a permis de mettre en évidence des territoires de chasse fréquentés par les individus de la colonie étudiée. Ces résultats se situent dans un rayon d'occupation de 8,5 km autour du gîte, au lieu de 1 km prévu par défaut lors du zonage des territoires de chasse potentiels autour des gîtes connus à l'époque de la création du site Natura 2000. Ce périmètre de 1 km devait assurer une zone refuge minimale, avec une bonne proportion d'habitats favorables. Nos résultats, bien que restreints à seulement 1,8 % des effectifs de la colonie (4 individus), portent à croire que l'important investissement financier et humain nécessaire à ce type d'étude a permis de mettre en évidence des territoires de chasse plus conformes aux exigences réelles de la colonie.

Suite à l'extrapolation des résultats du radiopistage, le zonage dessiné

est assurément plus étendu que les périmètres précédemment définis avec la méthode de zonage par défaut sur les deux précédentes colonies de parturition. Les déplacements réels étudiés et l'extrapolation des résultats ont englobé des zones supposées utilisées comme corridors et/ou comme territoires de chasse. En effet, outre ses déplacements depuis le gîte, un individu prospecte chaque nuit plusieurs territoires de chasse (RUDOLPH, 1989). Des corridors reliant les différents territoires déterminés ont donc été tracés.

Il est important de noter que l'intégration de ces territoires de chasse à la ZSC pourra permettre un travail d'animation sur une zone refuge plus pertinente. Il pourra alors aboutir à des mesures conservatoires concrètes.

Le contexte géologique et climatique conditionne le territoire et façonne des habitats favorables aux chiroptères et notamment au Grand murin. Cette entité naturelle que constitue les Monts d'Ambazac, permet le développement d'habitats favorables au Grand murin, d'où sa présence sur tout le territoire. En passant par cette espèce parapluie, Natura 2000 peut conserver cette unité qui est menacée par les pratiques agricoles et forestières actuelles. Le périmètre d'extension des territoires de chasse dessiné a principalement été limité par la présence grandissante de plantations de conifères, venant se substituer aux forêts feuillues sub-naturelles. De même lors de la vérification de terrain, certaines unités paysagères enregistrées comme massifs forestiers de feuillus ou comme prairies humides sur orthophotoplans, avaient été transformées en plantations de résineux ou avaient subi des coupes à blanc vouées à l'enrésinement. Or, ces

habitats perturbés sont désertés par les chiroptères en chasse (BARATAUD *et al.*, 2016 ; JUNK *et al.*, 2012) et leurs proies les insectes (SOUTHWOOD, 1961), ainsi que les oiseaux (LEBRETON *et al.*, 1987). Les Grands murins circulent d'une année à l'autre, d'une saison à l'autre et parfois même au cours d'une période de reproduction donnée, d'un gîte à un autre (ROER, 1988). Les connaissances acquises par ce dernier auteur sur les déplacements entre gîtes, soutiennent l'hypothèse que l'utilisation de l'espace par les chiroptères fonctionne en un réseau. La présente étude contribue à préciser les éléments paysagers des Monts d'Ambazac qui doivent être conservés, si l'on veut concrétiser les intentions du législateur de protéger certaines espèces. La création et la validation de nouveaux sites Natura 2000 était, à l'époque de cette étude, prioritaires par rapport aux modifications de périmètres existants. L'administration n'avait malheureusement pas donné suite à l'étude. Mais entre temps, une volonté politique d'extension de la superficie des aires protégées à au moins 30 % du territoire national (eaux territoriales incluses...) a fait surface.



© Gilles San Martin

Le GMHL va s'inscrire dans cette démarche pour présenter à nouveau ces résultats à l'administration puis aux différentes instances de concertation et de validation scientifique de l'extension du site Natura 2000.

Remerciements

Nous tenons à remercier tout particulièrement la bande de bénévoles qui s'est constituée pour assurer le suivi des Grands murins lors du radiopistage sur 6 nuits consécutives. Leur motivation est restée indemne comme leur bonne humeur malgré le peu d'heures de sommeil et les poils brûlés...

Merci Adrien Radiguet, Alexandre Baduel, Christophe Monteil, Cristian Esculier, Gabriel Caucal, Jérémy Dechartre, Julie Sowa-Doyen, Laure Jouet, Marie Labouré, Mélanie Marteau, Michel Barataud, Nicolas Lagarde, Simon, Serge Mazaud, et Pauline.

Merci bien évidemment à toute l'équipe du GMHL de l'époque : Vincent Nicolas, maître de stage, Julien Jemin, Gaëlle Caublot et Céline Canard pour leur accueil à l'association et leur bienveillance. Et merci également à tous les autres salariés de la maison de la nature pour les pauses café et leur bonne humeur.

Enfin nous remercions Alice Haumont, en stage en 2011 au GMHL, qui avait commencé cette étude. La base de son travail a permis de gagner un temps précieux.

Merci à Michel Barataud, Philippe Grimonprez, Gabriel Metegnier et Julien Lebocey pour la relecture.

Bibliographie

ARLETTAZ R., CURCHOD J. & THORENS P., 1988. La courtilière, *Gryllotalpa gryllotalpa* P. (insecta, Orthoptera), proie du Grand et Petit murin, *Myotis myotis/Myotis blythii*. *Le Rhinolophe* 5 : 14-15.

ARLETTAZ R., 1993. Habitat selection in two sympatric, sibling species of bats : *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. VI European bat research, Portugal.

ARLETTAZ R., 1995. Ecology of the sibling mouse-eared bats (*Myotis myotis* and *Myotis blythii*): zoogeography, niche, competition and foraging. PhD Thesis, Univ. Lausanne, 224 p.

ARLETTAZ R. & PERRIN N., 1995. The trophic niches of sympatric sibling *Myotis myotis* and *Myotis blythii* : do Mouse-eared bats select prey ? In : RACEY, P.A. & S. SWIFT (Eds). Ecology, Evolution and Behaviour of Bats. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 67 : 361-376.

ARLETTAZ R., 1996. Feeding behaviour and foraging strategy of free-living Mouse-eared bats, *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *Animal Behaviour*, 51: 1-11.

ARLETTAZ R., PERRIN N. & HAUSER J., 1997. Trophic resource partitioning and competition between the two sibling species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *J. anim. Ecol.* 66: 897-911.

AUDET D., 1990. Foraging behaviour and habitat use by a gleaning bat, *Myotis myotis* (Chiroptera, Vespertilionidae). *J. Mammal.* 71 (3) : 420-427.

BARATAUD M., 1992. L'activité crépusculaire et nocturne de 18 espèces de Chiroptères, relevée par marquage luminescent et suivi acoustique. *Le Rhinolophe* 9 : 23-58.

BARATAUD, M. 1999. Etude qualitative et quantitative de l'activité de chasse des chiroptères et mise en évidence de leurs habitats préférentiels : indications utiles à la rédaction d'un protocole. *Arvicola* XI (2) : 38-40.

BARATAUD M., 2001. Protocoles d'étude des habitats de chasse potentiels autour des colonies de mise-bas des chiroptères de l'annexe II de la Directive Habitats. SFEPM, Paris, 80 p. http://ecologieacoustique.fr/?page_id=11

BARATAUD, M., S. GIOSA, J. GRANDADAM & J. JEMIN. 2016. Diversité des chiroptères dans les peuplements forestiers du Limousin (France). *Le Vespère* 6 : 397-429.

BONJEAN C., 2010. Domaines vitaux, gîtes diurnes, sélections de l'habitat de deux Genettes (*Genetta genetta*) suivies par radiopistage et pistes sur le régime alimentaire. GMHL, Limoges, 41 p.

GMHL, 2007. Etude du domaine vital du Rhinolophe euryale (*Rhinolophus euryale*) par suivi télémétrique. GMHL, Limoges, 40p.

GRUGIER Y., 2002. Mine de Chabannes et souterrains des Monts d'Ambazac – Document d'objectifs. GMHL, Limoges, 228 p.

GRUGIER Y., 2004. Mine de Chabannes et souterrains des Monts d'Ambazac - Rapport complémentaire du document d'objectifs, Prise en compte des habitats naturels d'intérêt communautaire. GMHL, Limoges, 58 p.

JUNG K., KAISER S., BÖHM S., NIESCHULZE J. & KALVO E.K.V., 2012. Moving in three dimensions: effects of structural complexity on occurrence and activity of insectivorous bats in managed forest stands. *Journal of Applied Ecology* 49: 523-531.

LEBRETON, P., BROYER B. & PONT B, 1987. Avifaune et altérations forestières. II. l'avifaune des boisements résineux du Haut-Baujolais. Relations structurales végétation-avifaune. *Revue Écologie (Terre et Vie)* 4 (suppl.) : 71-81.

ROER H., 1988. Beitrag zur Aktivitätspseudoperiodik und zum Quartierwechsel des Mausohrfledermaus *Myotis myotis* (BORKHAUSEN, 1797) während der Wochenstubenperiode. *Myotis* 26 : 97-107.

RUDOLPH B.U., 1989. Habitatwahl und Verbreitung des Mausohrs (*Myotis myotis*) in Nordbayern. Dipl.arbeit. Univ Erlangen-Nürnberg.

RUDOLPH, B.U, LIEGL, A ET VON HELEVERSEN, O, 2009. Habitat selection and activity patterns in the greater mouse-eared bat *Myotis myotis*. *Acta chiropterologica* 11(2) : 351-361.

SOUTHWOOD, T.R.E, 1961. The number of species of insect associated with various trees. *Journal of animal ecology* 30 (1) : 1-8.

UICN France, MNHN, SFEPM & ONCFS, 2017. La Liste rouge des espèces menacées en France –Chapitre Mammifères de France métropolitaine. Paris, France.

WHITE G.C. ET GARROTT R.A., (1990). *Analysis of wildlife radio-tracking data.* Academic press, 383 p.

Pour citer cet article :

CHERON A. ET ROCHE A. 2020.

Cartographie des terrains de chasse d'une colonie de Grand murin, en vue de l'extension d'un périmètre Natura 2000 dans les Monts d'Ambazac (87). *Plume de Naturalistes* 4 : 225-244.

Pour télécharger tous les articles de Plume de Naturalistes:
www.plume-de-naturalistes.fr

ISSN 2607-0510

Le sens de la propriété foncière chez les humains, et ses conséquences sur la nature.

Par **Michel BARATAUD**
(michel.barataud1@orange.fr)

« Vivre dans une réserve naturelle est symbolique : l'homme n'y fait que glisser. La trace qu'il laisse ? Ses empreintes sur la neige. En face, sur la rive bouriate, il y a un « polygone de la biosphère », interdit à tout visiteur. L'idée de sanctuariser des étendues de la Terre où la vie se perpétuerait sans les hommes me paraît poétique. Bêtes et dieux s'y épanouiraient, hors du regard. Nous saurions qu'une vie sauvage se perpétue, là, dans un havre, et cette pensée serait élixir. Il ne s'agirait pas d'interdire à l'homme l'usufruit des forêts, des landes et des mers ! Mais de soustraire à nos appétits quelques arpents choisis. Mais les Trissotins veillent. Ils fourbissent leur discours sur la nécessité d'une écologie au service de l'homme. Ils ne sauraient souffrir du haut des sept milliards d'humains que l'on retirât à ceux-ci l'usage du moindre mouchoir de poche... [...] L'homme est un enfant capricieux qui croit que la Terre est sa chambre, les bêtes ses jouets, les arbres ses hochets. ».

Sylvain Tesson. *Dans les forêts de Sibérie.* Gallimard Folio, Paris. 290 p.



Hétraie ancienne de Monte Grande (Asturies)
© M. Barataud

L'appropriation du sol : une loi naturelle ?

La notion de territoire existe sans doute chez tous les êtres vivants. Plantes et animaux ont besoin d'un minimum d'espace pour réaliser leur cycle vital, face aux contraintes liées aux compétitions intra et interspécifiques.

Dans le monde animal, les modalités spatiotemporelles de la défense de ce territoire sont très variables d'une espèce et d'un contexte à l'autre (DESPRET, 2019). Mais on peut relever quelques constantes générales. Les limites spatiales sont fluctuantes tout au long d'un cycle annuel, de même que le niveau d'agressivité avec lequel elles sont défendues. Il en résulte, dans les moments de moindre pression entre individus, une tolérance dans la transgression des limites et dans l'usage des surfaces et des ressources. Ces variations de tensions interindividuelles s'apparentent à une fluctuation permanente sur des cycles courts, de quelques mois tout au plus. Les règles de défense territoriale sont prégnantes entre individus d'une même espèce (ou entre groupes pour les espèces sociales), mais peuvent aussi s'exercer à l'encontre d'autres espèces, notamment celles représentant un danger. Les antagonismes durant la période de reproduction entre rapaces et corvidés par exemple sont facilement observables, de même que les bandes criardes de jeunes mésanges juste volantes qui explorent les alentours et se font houspiller par d'autres passereaux soucieux de leurs propres nichées.

Dans le monde végétal, l'écologie de certaines espèces, ou certains contextes particuliers, conduisent les individus à former des stations denses où la place disponible devient très réduite pour d'autres espèces. Cette

domination ne s'exerce que dans des conditions stationnelles particulières qui correspondent à l'optimum de l'espèce (cas de la Narthécie ossifrage dans une tourbière acide ou de l'Ail des ours en forêt fraîche sur sol basique), ou bien durant un stade temporel limité au contexte d'une succession de végétation (cas de la Fougère aigle qui occupe la transition entre une phase herbacée et la recolonisation forestière).

Dans la nature, l'occupation d'un territoire est donc restreinte et fluctuante dans l'espace et dans le temps ; un ensemble de limites physiologiques, de mécanismes et d'interactions écologiques, contraint ou incite une espèce à en tolérer de nombreuses autres. L'exclusivité, l'hégémonie, ne font sans doute pas partie de la panoplie des stratégies gagnantes à long terme dans l'évolution de la vie sur Terre.

Une question découle logiquement de l'intérêt que nous portons à nous-mêmes : et l'Homme dans tout cela ?



Station dense d'Ail des ours (*Allium ursinum*)

Pour juger de la pertinence d'un phénomène, on utilise couramment un référentiel. Ainsi, une comparaison entre le comportement des sociétés humaines et celui des populations d'autres espèces, s'il est utilisé à bon escient, peut s'avérer intéressant car il réinscrit *Homo sapiens* dans son contexte animal (à l'encontre des efforts sans doute très anciens, qu'il produit pour s'en extraire) en permettant de juger si les différences sont une question de nature ou une question de degré.

Le genre *Homo* a obéi à cette notion répandue de partage territorial – plus ou moins contraint – entre espèces durant une grande partie de son histoire, les objets et la terre étant sans doute considérés comme des valeurs collectives et non individuelles au moins avant la période gréco-romaine (FAROUKI, 2020). La transition progressive de sociétés de chasseurs-cueilleurs vers des sociétés de cultivateurs-éleveurs, intervenue au cours des dix derniers milliers d'années (10 % du temps d'existence d'*Homo sapiens*, 0,5 % de celui du genre *Homo*), a modifié la notion même de territoire, et les modalités de sa défense. Les concepts de territoire (espace défendu lors de la reproduction) et de domaine vital (ensemble des habitats nécessaires au cycle de vie) ont subi de profonds bouleversements, vers une appropriation étendue des biens du sol et leurs utilités, jusqu'à l'apparition de la « propriété privée », devenue dominante en Europe. L'ensemble des règles sociétales régissant le foncier, déclinées de façons différentes à travers les périodes historiques et les endroits du monde, instituent pour la plupart une appropriation *exclusive et permanente* du sol, du sous-sol et de leurs ressources par des individus ou des groupes d'humains. Quelles sont les causes de ce changement de fonctionnement, et les conséquences

sur les relations entre l'Homme et ce qu'il est convenu d'appeler la « nature » ?

La terre nourricière : du partage forcé à l'appropriation exclusive.

Dans le monde vivant, le partage des ressources vitales engendre une compétition interspécifique. Mais la capacité, pour une espèce, de s'approprier exclusivement une ressource (alimentaire notamment) est rarement sélectionnée. Elle résulte d'adaptations très spécialisées, donc coûteuses et risquées sur un plan écologique ; ces adaptations conduisent plus à l'occupation d'une niche étroite vacante (comme la résistance d'un herbivore à la consommation d'une plante toxique par exemple) qu'à l'élimination directe des concurrents. Il en résulte un degré de tolérance (par défaut) supportable pour une espèce, aux différentes formes de compétition (concurrence, commensalisme, parasitisme, prédation), nécessitant des réajustements permanents mais ne conduisant pas à une domination hégémonique.

Les sociétés humaines du paléolithique, même si certaines ont exercé une pression forte sur les ressources naturelles (surexploitation de la grande faune durant la période glaciaire en Europe par exemple ; HARTENBERGER, 2001), ont dû se représenter les surfaces nécessaires à leur survie comme des entités souvent mouvantes (pour les populations nomades), et non exclusives. La taille d'un groupe (elle-même en rapport avec le degré d'organisation hiérarchique, donc les moyens logistiques) joue aussi un rôle ; dans la relation entre une tribu et un territoire, c'est toujours la tribu qui appartient au

territoire (NAROUKI, 2020) ; au contraire, les populations denses se structurent en sociétés à hiérarchie complexe dont les besoins engendrent une mainmise sur l'environnement (SCOTT, 2019). Les Indiens d'Amérique ne voyaient pas en la terre une propriété foncière qui pouvait être vendue, achetée ou développée ; la terre représentait pour eux l'existence, l'identité et le lieu d'appartenance (MC DONNELL, 1991). Ainsi, partant d'une relation où nous nous adaptions à un territoire, nous en sommes venus à contraindre un territoire à s'adapter à nos besoins, nos envies. Ce trait de caractère pourrait bien être un excellent marqueur du passage de la condition animale à la condition humaine.

Dans notre langage, les termes de nature et d'environnement dissocient l'Homme de ce qui l'entoure, au lieu de le considérer comme un élément intégré dans le tout. Ce divorce a pu commencer avec la révolution cognitive d'*Homo sapiens* (HARARI, 2015) il y a 70 000 ans, mais il s'est sans aucun doute amplifié lors de la révolution néolithique. Cette dernière, à travers la domestication des ressources alimentaires, faisait d'elles un bien privé, monnayable, donc non partageable avec les autres êtres vivants. Une appropriation exclusive des terres qui, consécutivement à un labeur, fournissent cette production alimentaire, serait une conséquence logique. La domestication de quelques

espèces animales et végétales assurant l'essentiel de notre subsistance, la nature (ce qui reste sauvage, ce qui échappe par indifférence, négligence ou tolérance) devient une entité extérieure, étrangère, superflue.

Cette distanciation est accentuée par les regroupements humains dans les cités (concernant plus de la moitié de la population mondiale), où le consommateur d'un produit alimentaire (récemment de plus en plus transformé et artificialisé) perd de vue les notions d'origine et de conditions de sa production. Dans les villes, la surface moyenne des propriétés individuelles est faible, mais chaque habitant dépend pour sa survie ou son confort de plus grandes surfaces maîtrisées par d'autres ; des surfaces de production où la nature sauvage est généralement malmenée, voire exclue. Ces perturbations au sein d'un agrosystème ne relèvent pas de simples écarts absorbables par un écosystème car les lois écologiques sont supplantées de façon profonde et durable par un autre pilote « à bord » (TASSIN, 2012). Puis, par une sorte d'inversion intéressante, certains citadins considèrent la nature vue de loin, comme une entité poétique, bienfaitrice ; alors que les ruraux de souche qui restent en contact avec la nature, vivent souvent en forte tension avec elle, se défendant contre sa propension à regagner du terrain.



Labour avec des boeufs, encore pratiqué dans la Sierra de Culebra (Espagne) en 2005

Différences entre Homme et autres espèces : une question de propriété émergente ?

Essayons d'approfondir les registres comportementaux qui font de l'Homme une espèce dont les activités ont des conséquences aussi importantes sur les écosystèmes, pour juger de la nature de sa singularité...

Sans rentrer dans une analyse exhaustive, les caractéristiques déclinées ci-dessous paraissent remarquables.

Construction d'un gîte : que ce soit pour une occupation collective ou individuelle (en lien avec le niveau dans l'échelle sociale), les humains ont développé des constructions très sophistiquées, utilisant des matériaux couvrants et durables neutralisant le développement normal des autres espèces vivantes, parfois sur des surfaces cumulées gigantesques dans le cas des grandes cités ou des régions très urbanisées. Dans le monde animal, de nombreuses espèces construisent un gîte qui perturbe un espace (le terrier du Blaireau, le nid et l'aire de parade des Paradisiers...) mais l'emprise spatiale, en rapport avec la taille corporelle, est faible. Certains organismes coloniaux comme les coraux construisent des édifices sous-marins gigantesques, qui modifient la structure physique du milieu et les conditions écologiques sur parfois plusieurs centaines de km² ; les conséquences observées conduisent, au contraire des édifices humains, à un bilan nettement positif en faveur de la biodiversité, par multiplication de l'interface d'attraction et de fixation de la faune et de la flore. Les insectes sociaux

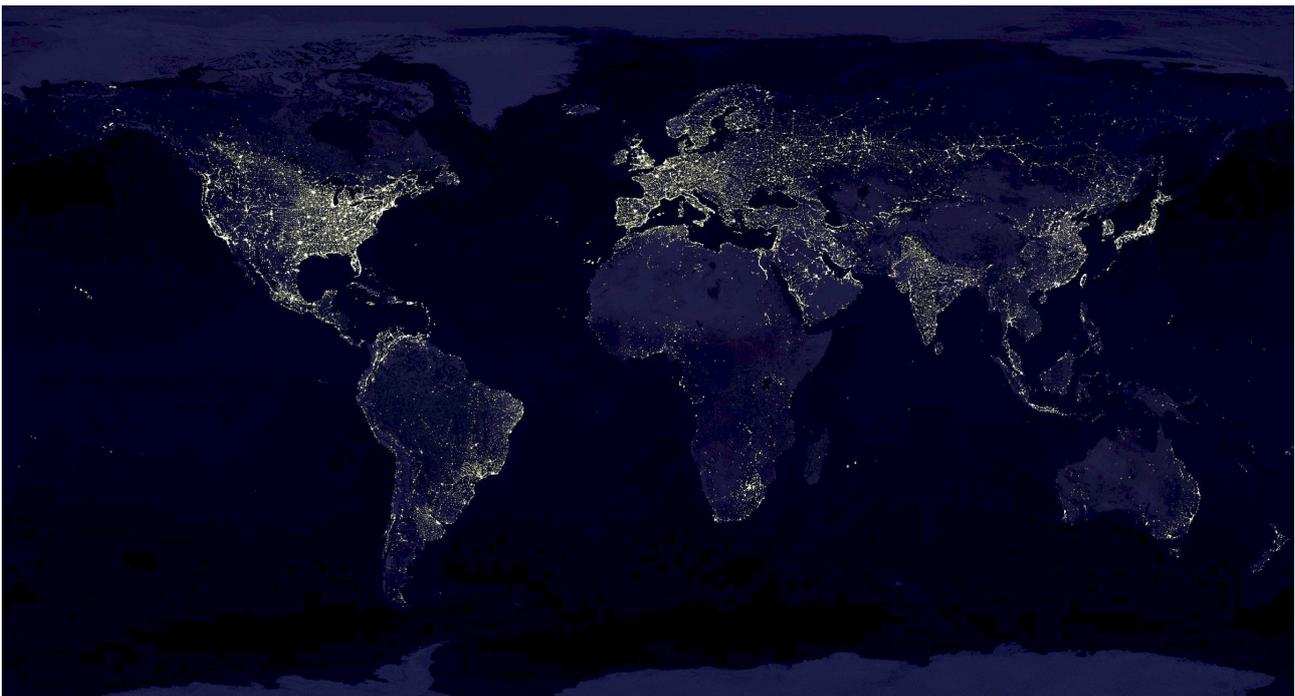
comme les Fourmis peuvent construire de grands (compte tenu de leur taille corporelle) édifices communautaires qui ne sont pas sans rappeler l'organisation et les effets de nos grandes cités ; elles peuvent supprimer les autres formes de vie jugées gênantes ou superflues, et leur efficacité dans la conquête de nombreux habitats est manifeste. Ainsi la socialité, assortie d'une organisation fortement structurée et hiérarchisée, peut être une condition favorable à une occupation agressive du lieu de résidence.

Exploitation d'un domaine vital : aux surfaces occupées par les habitations, viennent s'ajouter chez les humains celles nécessaires à la production ou la collecte, puis au commerce, des ressources vitales (nourriture, vêtements, abri) mais aussi des objets et activités superflus, ces derniers générant des impacts certainement supérieurs dans les sociétés à économie dite libérale. Toutes ces activités ont des conséquences spectaculaires, dont les plus visibles à grande échelle sont la déforestation, l'assèchement des zones humides et des grands lacs naturels ou mers intérieures, la désertification de vastes régions, le pillage des ressources géologiques, le ravage des plateaux continentaux en milieu océanique, etc. Chez les animaux, c'est encore chez les Fourmis que l'on va trouver des parallèles : exploitation de végétaux pour la culture de champignons nourriciers chez les Fourmis du genre *Atta* (qui peuvent dans certains contextes mettre en danger des plantes comme les fougères arborescentes), mise sous protection de colonies de pucerons pour récolter leur miellat aux dépens des plantes hôtes... Certes les comportements présentent des similitudes ; mais les conséquences ne présentent pas la même amplitude et la même tendance à la croissance forte et rapide.

Construction de voies de communication : chez les humains, elles sont à la fois terrestres (voire souterraines) et aériennes (s'étendant même de façon de moins en moins anecdotique dans l'espace). Leur emprise au sol comme leurs caractéristiques d'utilisation rendent leurs conséquences drastiques : stérilisation d'importantes surfaces de sol par bétonnage et bitumage, destruction et fractionnement des territoires des autres espèces, mortalité par collision ou écrasement de millions d'invertébrés et vertébrés, etc. Les équivalences dans la nature sont loin d'avoir les mêmes impacts. Quelques grands mammifères comme les éléphants sont fidèles à des routes bien marquées sur un sol martelé par piétinement, les fourmis (encore elles !) tracent des cheminements au sol et dans la végétation qui sont parfois bien déblayés et qu'il ne fait pas bon croiser lorsqu'on est un petit invertébré pouvant servir de proie... Mais les perturbations engendrées restent faibles et très localisées.

Production d'une source d'énergie extra corporelle : le feu serait maîtrisé par l'Homme depuis 800 000 ans (GOREN-

INBAR et al., 2004) ; outre les avantages thermiques et digestifs procurés aux individus, il a permis un défrichement par incendies qui a modifié les paysages dès le paléolithique et peut-être modifié le climat au moins localement (SCOTT, 2019). Très récemment, l'utilisation des énergies fossiles, la production d'électricité quelle qu'en soit la source (hydraulique, nucléaire, éolienne, solaire, etc.) entraînent des conséquences non seulement néfastes mais durables. La consommation d'énergie, au moins pour une partie de la population humaine, augmente de manière folle à l'image des éclairages nocturnes, dépassant largement les besoins basiques pour dériver vers du confort superflu ou du ludique. Cette caractéristique humaine ne trouve pas d'équivalent, même à petite échelle, dans la nature. Le Bombardier *Brachynus crepitans*, petit coléoptère carabidé, projette des vapeurs explosives à vocation défensive ; mais les effets externes sont brefs, ont une portée faible, et les substances à l'origine de cette énergie sont synthétisées à l'intérieur de l'organisme : rien de comparable donc.



Pollution lumineuse dans notre monde nocturne. (Craig Mayhew et Robert Simmon ; NASA GSFC, DMSP data)

Fabrication de substances chimiques :

pour l'ensemble des activités citées ci-dessus, les humains ont synthétisé de nombreuses substances qui ont un impact délétère sur les sols, sur l'air, sur l'eau et sur les chaînes alimentaires. Les exemples de production par des êtres vivants, de substances chimiques modifiant leur environnement sont nombreux, des bactéries aux invertébrés parasites (COMBES, 2001) ; mais dans tous les cas, ces substances sont endogènes et ne résultent pas d'une fabrication à l'extérieur du corps, grâce à un acquis culturel, comme chez l'humain.

Action sur le climat : cet effet involontaire résulte de diverses activités énumérées ci-dessus ; son ampleur a augmenté de façon exponentielle depuis un peu plus d'un siècle seulement, avec des conséquences grandissantes sur les biomes terrestres qui impactent jusqu'à l'espèce qui en est à l'origine. Sur ce point, l'histoire de la Terre est ponctuée d'épisodes durant lesquels des organismes vivants (ou des phénomènes telluriques comme les volcans, voire extra terrestres comme des météorites ou des comètes) ont modifié la composition de l'atmosphère et les climats locaux ou globaux ; les rôles du phytoplancton marin aux temps précambriens, des forêts à l'ère primaire, des récifs coralliens, de la végétation herbacée et des grands mammifères à l'ère tertiaire, sont avérés ou fortement suspectés (FLANNERY, 2006). Même s'il est difficile de reconstruire la temporalité de ces événements, il est probable que parmi ceux d'origine biologique, beaucoup se soient produits progressivement sur des périodes longues, laissant aux écosystèmes le temps de s'adapter sans provoquer d'extinctions massives comme celle que les modifications très rapides du climat sous l'action humaine sont en train d'engendrer.

Interférences dans son parcours

évolutif naturel : certes d'autres espèces ont développé des comportements, alimentaires notamment, qui peuvent prévenir ou guérir des dysfonctionnements ou des carences ; certains individus augmentent ainsi leurs chances de survie et par suite leur possibilité de transmettre leurs gènes. Mais chez l'Homme, des modifications alimentaires à l'intervention sur son génome, en passant par une médecine élaborée, par une maîtrise des naissances et des interactions de prédation et de parasitisme, les lois naturelles sont détournées. La niche écologique est agrandie, la démographie débridée... c'est bel et bien le cours de son évolution biologique qui est perturbé, par la mise sous contrôle partielle des agents principaux : fécondité, variation, hérédité, sélection naturelle.

Ce jeu de comparaisons, forcément lacunaire, vise à s'intéresser à un questionnement récurrent chez l'Homme : qu'est-ce qui fait de nous une espèce à part ?

Selon les cultures et les dogmes, les réponses prennent une couleur mystique, culturelle ou intellectuelle, mais toujours teintée d'élitisme. Pourtant, il est facile de prendre n'importe quelle espèce animale ou végétale, et de la considérer comme supérieure à d'autres à partir d'un choix de quelques capacités plus ou moins rares ou exclusives dont l'évolution l'a dotée. De la même façon mais avec une intention inverse, une comparaison négative peut porter sur certaines faiblesses. C'est ainsi que chez l'Homme, les performances auditives sont ridicules à côté de celle d'un félin, le sens de l'odorat est atrophié comparé à celui d'un canidé, et les capacités à courir, à nager, à sauter, à se protéger du froid, sont mises en déroute par de nombreuses autres

espèces. Alors, pourquoi ce sentiment de supériorité ? La réponse est certainement liée au sentiment de puissance résultant de nos possibilités de transformer le monde qui nous entoure, de dominer les autres espèces. Mais une analyse plus distanciée, donc moins auto suggestive, doit se concentrer sur l'amplitude des phénomènes humains, plutôt que sur une originalité exclusive dont on voit à travers les exemples ci-dessus qu'elle n'est pas toujours vérifiée : les comportements sont souvent partagés mais ce sont les effets qui ont une amplitude inédite. Les mécanismes de l'évolution biologique conduisent toutes les espèces à utiliser au maximum les ressources qui leur sont accessibles, sans « états d'âme » ; ce sont les contraintes internes (faiblesse des capacités physiques et cognitives, voire technologiques) et externes (compétition, prédation, parasitisme, etc.) qui limitent leur emprise dans les écosystèmes. Aux racines de l'histoire humaine, notre parcours héréditaire et les contingences

évolutives nous ont dotés de quelques adaptations partagées par d'autres espèces : nous ne sommes pas les seuls à avoir un gros cerveau, une main préhensile, une socialité développée, etc. Mais ces particularités conjuguées au sein d'une même espèce (sans doute inscrite dans un contexte spatio-temporel favorable, et peut-être grâce à nos faiblesses qui nous obligeaient à être particulièrement sociaux et inventifs), ont généré la *technologie* comme propriété émergente. Cette caractéristique, non exclusive puisque d'autres espèces utilisent des outils, atteint chez l'Homme un niveau de sophistication qui lui, est inégalé ; la technologie peut même désormais être considérée comme un phénotype étendu (DAWKINS, 1982), concept encore plus évident pour les sociétés humaines qui en sont devenues vitalemment dépendantes. Notre emprise sur la Terre serait ainsi autant une question de degré dans les effets, que de nature particulière dans les origines de l'espèce. Quelques ingrédients



Avènement de la motorisation et de la chimie : une autre agriculture. (Haute-Vienne, 1985)

bien dosés et peu couramment conjugués sont, nous l'avons vu, cependant nécessaires : cerveau richement connecté à l'œil et à la main libérée par la bipédie, socialité, taille corporelle et longévité adéquates... sans compter une succession de hasards heureux dans les contingences spatiotemporelles du contexte évolutif. Un point commun incontestable entre toutes les espèces, c'est l'opportunisme dont fait preuve chaque organisme pour assurer son succès, et qui selon les « armes » à sa disposition, lui assure une place donnée entre la timidité contrainte et l'hégémonie débridée. Une culture technologique élaborée, vulnérante et transmissible, nous classe dans cette dernière catégorie. La « conscience » humaine, brandie comme un étendard par nos philosophes occidentaux, reste manifestement en retrait, canalisée par les traits évolutifs communs aux autres espèces : en résumé un opportunisme sans état d'âme. Ce qui serait sans doute une véritable « libération de la conscience » n'a pas produit d'effet global : ici et là, à l'échelle de l'individu ou de la tribu, des humains ont développé leur conscience du monde vers une forme moins agressive, mais ces mutants font l'objet d'une sélection négative, si l'on en juge par notre façon généralisée d'occuper le sol.



Codification d'un droit sur le sol.

Revenons au sujet central de cette réflexion : la façon particulière qu'à développée l'Homme d'occuper un territoire... Ce dernier terme semble, tant d'un point de vue social que juridique, représenter un bien commun étendu à l'espèce humaine (CORNU et al., 2017, p. 1147) ; ce qui n'empêche pas sa fragmentation en lots individuels dans de nombreuses contrées. Sur un plan formel dans la culture humaine occidentale, la propriété désigne le pouvoir, fondé en droit, qu'ont des personnes de disposer de choses (GOSEWINKEL, 2014). La propriété foncière se décline dans l'espace et dans le temps sous des formes multiples, du bien commun tacite (*ager vacuus* des romains) ou organisé (*ager publicus* des romains, régimes communistes, biens internationaux comme l'Antarctique, etc.) à la propriété privée majoritaire de nos jours en Europe (HERMON, 2006 ; DUPUY, 1958 ; CHOUQUER, 2016).

La conception formelle de la propriété, encore dominante au XXI^e siècle, remonte à l'Antiquité et plus précisément au droit romain (CORNU et al., 2017, p. 559). Au Moyen Âge, le droit féodal lui donne une vision plus usufuitière et hiérarchique, par castes aux pouvoirs juridiques échelonnés (Dieu étant considéré comme propriétaire exclusif de sa Création ; LE GOFF, 1999). Le concept de *terrae nullius*, terres n'appartenant à personne, n'est pas, loin s'en faut, un acte de reconnaissance d'espaces où l'Homme se considérerait comme un locataire en partage avec les autres êtres vivants. C'est une création de l'Occident qui remonte au XI^e siècle, et qui visait à justifier une colonisation des zones déjà habitées par des hommes reconnus comme moins « civilisés ». La

description d'un Âge d'or par Virgile, avant que l'agriculture et la propriété privée n'entraîne sa déchéance, a été révisée au XVII^e siècle avec une inversion typique du siècle des Lumières : l'homme primitif évoluait dans un climat de sauvagerie et d'insécurité heureusement résolu par le progrès, la propriété privée étant la marque d'une société civile bien ordonnée (GARNSEY, 2013). Au XVII^e siècle, la théorie du droit rationnel – avec les philosophes anglais Locke et Hobbes – relance le principe de la propriété individuelle comme titre fondé sur un acte juridique. A la fin du XVIII^e siècle, la propriété privée devient selon le philosophe allemand Hegel une condition essentielle de l'épanouissement de la personnalité humaine, justifiée par l'objectif d'atteindre et de garantir la liberté (GOSEWINKEL, 2014). Cette conception bourgeoise et libérale de la propriété sert de base aux grandes codifications juridiques de l'Europe et des États-Unis d'Amérique à la fin du XVIII^e siècle. La Déclaration des droits de l'homme et du citoyen de 1789 en France puis le Code Civil de 1804, le Bill of Rights de 1791 en Amérique, et toutes les constitutions du continent européen du XIX^e siècle établissent la propriété individuelle comme un bien juridique de première importance (LE ROY, 2011). Dans le règlement central du droit de propriété du Bürgerliches Gesetzbuch (BGB) allemand datant de 1900, au § 903, on lit : « Le propriétaire d'une chose peut, dans la mesure où ni la loi, ni le droit d'un tiers ne s'y opposent, disposer à son gré de la chose et exclure les autres de toute ingérence ». Une rupture dans l'application stricte de ce droit est introduite par l'Etat au cours de la Première Guerre mondiale ; des besoins pressants et colossaux liés au conflit le font intervenir dans les productions industrielles et agricoles, impliquant une limitation du pouvoir des

entreprises privées. Les crises ultérieures qui ont affecté les économies européenne et américaine ont justifié le maintien de cette influence étatique, avec l'apparition des modèles d'économie collective (sous contrôle du droit public) ou de politique de socialisation et de collectivisation qui abolit la propriété individuelle en tant qu'institution (GOSEWINKEL, 2014) ; plusieurs de ces régimes ont revendiqué la philosophie de Karl Marx, qui étend la notion de propriété d'un homme aux « conditions objectives qui ont accompagné sa naissance, et à tout le développement antérieur de la nature » (HÉRICHON, 1970) ; ainsi, l'aliénation de l'Homme par l'Homme sous-entend forcément l'aliénation de la nature par l'Homme.

Ces multiples formes historiques ne changent guère le traitement réservé à la nature : qu'elle soit individuelle ou collective, la revendication de chaque parcelle de terrain reste une constante, et son exploitation sans partage une évidence.



La propriété privée individuelle est actuellement majoritaire en Europe mais minoritaire dans le Monde, au profit de la domanialité. La domanialité n'empêche pas une exploitation intensive des terres, y compris pour le profit d'intérêts économiques extérieurs : un Etat peut immatriculer en son nom de vastes

zones, puis confier l'exploitation de ses ressources par bail emphytéotique à une entreprise ; les habitants initiaux, sans droits, sont spoliés et refoulés. Avec l'immatriculation au nom de l'État, il n'y a donc pas de propriété privée, bien qu'il y ait appropriation (CHOUQUER, 2016). Mais le rôle de l'Etat est également essentiel dans la notion de propriété individuelle, car ce n'est que par lui qu'est légitimée l'appartenance d'un bien foncier à un individu ou un collectif. L'origine des Etats découle logiquement de biens alimentaires en surplus issus d'une culture, permettant le prélèvement d'impôts sur ces biens puis une mainmise sur les sols producteurs (SCOTT, 2019). L'Etat incarne donc le vrai pouvoir, qu'il peut aussi exercer à contresens, sous forme d'expropriation pour ce qu'il estime être l'intérêt général (DUPARC, 1973 ; NAROUKI, 2020).

Durant le Moyen Âge, en Europe jusqu'au Japon, la propriété foncière est déjà l'expression d'une hiérarchie sociale entre les classes aristocratiques dominantes, la classe religieuse (qui considère majoritairement Dieu comme Seigneur principal – et non unique – de la Création, donc en partage avec l'Homme ; RENOUX-

ZAGAMÉ, 1987) et le bas peuple soumis (voir DOMESDAY BOOK, 1085 in NAROUKI, 2020 chap. II). Les pratiques médiévales de l'assignation des terres en Europe visaient aussi à asseoir les bases d'une administration centralisée (LAVIGNE, 2005). Au-delà de la maîtrise des ressources vitales pour un individu ou un clan, la propriété foncière est donc depuis longtemps un instrument social exprimant un rapport de force. Cet outil de pouvoir dans les sociétés occidentales actuelles est particulièrement bien illustré dans le monde agricole, par l'âpreté au gain de nouvelles surfaces même superflues à l'activité de production, et la réticence à leur revente : la vraie richesse et le vrai pouvoir social sont incarnés par la possession du plus grand nombre d'hectares.

L'association entre propriété privée et droit d'abus, développé par TEMPLE (2015) uniquement sur la destruction de la fonction sociale des biens dans les sociétés humaines, s'étend pourtant aussi et surtout à la nature, cette éternelle oubliée de l'humanisme, du socialisme et autres courants jugés progressistes – mais finalement corporatistes – de la pensée humaine. Cette appropriation des biens



terrestres s'étend bien sûr à la végétation qui se développe sur le sol (quelle dose d'arrogance faut-il pour s'approprier et même détruire une forêt multiséculaire ?), mais aussi aux richesses géologiques ; en France, la propriété du sol en surface sous-entend aussi la propriété du sous-sol situé à son aplomb (article 552 du Code civil), sans précision de profondeur (par extension : en projection conique jusqu'au centre de la Terre !) ; une dissociation juridique peut même être opérée, la surface et le sous-sol pouvant appartenir à deux propriétaires différents. Le principe directeur est donc bien une maîtrise totale des ressources, et de l'ensemble des bénéfices sociaux qui en découle.

Encore de nos jours, les relations entre les différentes populations humaines et les terres où elles vivent, passent par de multiples concepts plus ou moins formalisés. Mais quelles que soient la durée et l'intensité de l'exercice de ses formes d'appartenance, il est manifeste que la nature sauvage subit partout une tendance générale à la simplification, à une dégradation plus ou moins ancienne, forte et rapide.

Droits de propriété foncière : la nature paie l'impôt le plus lourd.

Le bilan négatif de l'appropriation foncière par les humains, est nuancé par de nombreux exemples d'espèces sauvages s'étant fait une place dans les structures nouvellement créées : les plantes messicoles, les rongeurs commensaux, les chiroptères troglodytes adoptant les toitures de tuile romaine, etc. Ce partage involontaire, par ailleurs plus ou moins

bien toléré selon les cas, les contextes et les époques, ne suffit pas à équilibrer l'impact destructeur de la plupart des activités humaines, caractérisant le « biome anthropogénique » (WIDGREN, 2012 ; WOHL, 2013). Une litanie des atteintes à la nature pourrait justifier aujourd'hui une véritable encyclopédie. Cette préoccupation a laissé peu de traces écrites et encore moins de synthèses jusqu'au XX^e siècle, où en langue française l'ouvrage de Jean DORST (1974) « Avant que nature meure » constitue une somme conséquente, apte à occuper autant qu'à générer de longues insomnies.

Mais même avant la période industrielle occidentale, les effets dus à une gestion dominante du sol ont laissé des traces profondes et durables, les forêts étant le type d'habitat ayant le plus souffert, et ceci même lorsque la propriété n'est pas individuelle. Les forêts domaniales ont été surexploitées pour les besoins des forges, des matériaux de constructions pour l'habitation ou la marine ; aujourd'hui elles s'inscrivent dans un commerce international du bois. Les « communaux », appartenant à un seigneur sous l'Ancien Régime, ou à une collectivité administrative au XIX^e siècle (sections de communes), sont des lieux où la récolte de bois (droit d'affouage) et de divers végétaux pour la litière, ou bien le pacage des ovins et équins, sont autorisés pour les habitants. Les conséquences écologiques sont souvent néfastes, se traduisant le plus souvent par une surexploitation voire une disparition de la couverture forestière (Wikipedia). DEACON (1999) établit, à l'échelle globale sur les trois derniers millénaires, un lien entre l'accroissement des déforestations et plusieurs facteurs comme les conflits, la démographie croissante et la baisse de rendement agricole.

L'action de l'Etat a cependant été parfois dans le sens d'une régulation de l'usage du

foncier par leurs propriétaires, imposant un contrôle et une protection, comme dans le cas des forêts du bassin méditerranéen sous la République romaine en 400 avant J. C. (DEACON, 1999). Plus tard au Moyen Âge, les souverains mettaient en défens des espaces boisés (à l'origine du mot « forêt », BARATAUD, 2018) qu'ils distrayaient de la surexploitation populaire pour les seuls besoins de la chasse. Beaucoup plus récemment, des zones de protection forte (réserves naturelles, parcs nationaux) ont été instituées par les Etats. Ces espaces bénéficient, selon les pays et les époques, de protections plus ou moins fortes. Ils sont pour beaucoup des espaces sans habitat humain permanent, ce qui limite leur étendue spatiale, leur nombre et leurs caractéristiques écologiques. Les contraintes imposées sont parfois timides (chasse, coupes forestières autorisées...) ce qui traduit bien les difficultés des Etats à contrarier le principe de propriété privée individuelle. Le cas de la France est exemplaire à ce titre, sans doute en lien avec un événement historique particulier – la Révolution de 1789 – et ses conséquences dans les droits accordés au peuple.

Les gouvernements successifs depuis l'institution d'une loi sur la protection de la nature en 1976 sont toujours très timorés dans son application : faible superficie des zones de protection, tolérance forte vis-à-vis des contrevenants, prévalence des intérêts économiques face aux intérêts écologiques, frein psychologique puissant à imposer des mesures de protection adoptées au niveau communautaire (cas des zones Natura 2000 par exemple), désengagement financier et politique de l'Etat vis-à-vis des Parcs nationaux, etc. Le bilan des actions individuelles sur les propriétés privées n'est pas meilleur, pour une majorité des cas. Beaucoup d'agriculteurs restent en opposition avec la nature qui représente pour eux une menace permanente d'ingérence et d'introgression dans leurs paysages cultivés ; les propriétaires de forêts cèdent leur bien aux industriels du bois ; les citoyens rejoignant la campagne reproduisent leurs schémas familiaux : une prairie devient une pelouse où chaque taupinière est un défi lancé à l'ordre moral et les feuilles mortes à l'automne une salissure.



Une ferme « traditionnelle » dans la Creuse forestière des années 2010 : stabulation pour l'engraissement des bovins, cultures herbacées assistées, ensilage sous plastique, coupe rase des forêts feuillues, maison moderne...

Une agriculture et une sylviculture intensive à l'échelle des départements « pauvres ».

Un abandon au sauvage : psychose ou psychologie salvatrice ?

Existe-t-il des exemples historiques, dans nos sociétés occidentales, d'un mode de gestion de la terre favorable aux autres espèces qui ne soit pas une conséquence involontaire de l'affirmation du droit de propriété, mais qui traduise au contraire une réelle volonté de partage ?

Une structure paysagère fabriquée, souvent citée dans le monde naturaliste comme un exemple de biodiversité optimale en zone tempérée (SOLTNER, 1976), est cette mosaïque fine de petites prairies de pâture entourées de haies vives à végétation étagée : le bocage. Le système bocager était répandu, au moins depuis la période romaine, dans une bonne partie de l'Europe (de l'Espagne à l'Angleterre et au Danemark, de l'Italie à l'Allemagne, de la Crète à l'Ukraine) ; plus récemment, des colons venus d'Europe l'ont reproduit dans quelques parties de l'Amérique du Nord (BAUDRY *et al.*, 2000). L'établissement des réseaux de haies est consécutif à des changements d'usage de l'espace, du collectif vers l'individuel (XVIII^e et XIX^e siècles en France et Grande-Bretagne), à une volonté d'appropriation, de définition des limites du « chez soi » (ORESZCZYN & LANE, 2000) ; les haies sont des limites physiques de propriété au moins depuis la période romaine (RACKHAM, 1986). En Haute-Marche (Creuse), terre peu peuplée, sous-urbanisée, au sol acide et climat humide où la culture du seigle et l'élevage ovin sur landes communales étaient dominants durant le Moyen Âge, un bocage structuré a progressé lentement depuis l'ouest à partir du dernier siècle médiéval, surtout dans la moitié nord à

une altitude inférieure à 600 m ; ce bocage sous-entend des pratiques agraires et des usages propres, mais aussi une mentalité : la haie affirme une barrière sociale entre les terres pauvres sous servage et les propriétés acquises, à gestion autonome (BLOCH, 1999). De création religieuse au XIII^e siècle, puis seigneuriales, les métairies installent l'élevage bovin et la production de fourrage, qui réorganisent le paysage en prés clos, et passent d'une économie de survie à une production de négoce (GLOMOT, 2011). Ainsi, les origines du bocage puisent dans des intérêts humains de types territorial, social et économique, et leur capacité d'accueil pour la flore et la faune sauvages est bien une vertu par défaut. Puis l'avènement de l'agriculture industrielle au XX^e siècle a largement fait disparaître cette structure bocagère ; ce « remembrement » institutionnalisé et subventionné a laissé place à de mornes plaines aux cultures chimiquement assistées, confirmant – n'en déplaise à nos technocrates – que diversité et démembrement relèvent du pléonasse. La « question rurale » aujourd'hui comme par le passé, positionne l'environnement comme une nécessité de réponse à nos besoins présents et futurs (RIEUTORT, 2011), donc uniquement une ressource à exploiter.

Le bilan est consternant pour un naturaliste. La pensée de ce dernier se réduit, tel un caractère non dominant mais à la survivance têtue, à une fioriture dans nos sociétés de production, un luxe intellectuel sans influence dans la marche de l'Histoire. Qu'elle soit individuelle ou collective, pacifique ou guerrière, légale ou forcée, démocratique ou totalitaire, toute forme d'appropriation de la terre induit globalement une utilisation gourmande des ressources, sans le souci de réserver une place notable aux autres formes de

vie. Ce phénomène est surtout prégnant depuis le néolithique, mais il est probable que cela résulte plus d'une augmentation des moyens d'actions (démographiques et technologiques) que d'une modification des concepts psychologiques¹.

Alors... après plusieurs millénaires d'histoire néolithique, comment espérer le développement spontané d'une psychologie de dépossession de territoires conquis ou usurpés, un abandon à ce qui est sauvage ?

Ce n'est pas gagné... L'humain – ses populations occidentales notamment (HALLÉ, 2010) – s'est culturellement très éloigné d'une reconnaissance de la liberté qu'a la nature de s'exprimer librement, sans son intervention. Cette tension contre la nature s'explique aisément lorsque cette dernière interfère avec les fonctions vitales des humains : la compétition alimentaire par exemple ; mais cette volonté de maîtrise, par son extension à toutes les circonstances, se présente comme l'application évidente – souvent irraisonnée – d'une puissance d'action hors normes. Le fait que chaque parcelle « appartienne » à une personne qui paye un impôt foncier à son Etat y contribue aussi beaucoup : « Ce terrain me coûte des taxes, il faut bien qu'il me rapporte ». Mais il y a autre chose... Une pression sociale (liée aux principes judéo-chrétiens, et au cartésianisme de l'après renaissance) incite le propriétaire à montrer qu'il « travaille » son bien pour mériter son statut ; le laisser à l'abandon est taxé de paresse ou d'incompétence. Combien de fois ai-je entendu un propriétaire forestier, financièrement aisé, dire « Il fallait bien que je m'occupe de ces bois... » ? (s'en

occuper sous-entendant une coupe rase des chênes et hêtres centenaires) ; le rapport financier est souvent faible, et dans de nombreux cas superflu, mais la satisfaction sociale est forte. Vous avez un très grand jardin dont une partie est en prairie naturelle : laissez pousser l'herbe haute (dite « folle » ou « mauvaise ») pour permettre le cycle des insectes, et observez le regard consterné et effrayé (« avez-vous pensé aux vipères !? ») de vos voisins qui se rassureront bien vite en retrouvant leur gazon uniforme et bien ras. Posséder, c'est forcément cultiver.

Nos sociétés technologiques hautement hiérarchisées, à la démographie obèse, utilisent l'instrument législatif pour tenter de modifier les comportements. Ainsi le droit de l'environnement apporte de récentes restrictions aux usages (GRIMONPREZ, 2015). Mais les règlements instituant des zones de protection intégrale de la nature portent sur des surfaces ridicules et souvent inhospitalières ; et puis... reconnaître et instituer un droit de propriété à l'entité « nature » est une autre manière d'appliquer un statut assumé de maître régisseur des biens sur Terre. Ces lois sont par ailleurs contestées : le droit de l'environnement est perçu actuellement par les propriétaires agricoles et forestiers, comme interférant de plus en plus avec leur gestion des biens fonciers. Ils déplorent un éclatement du droit de propriété provoqué par l'importance croissante des préoccupations environnementales (HERNANDEZ ZAKINE, 2018). Ces plaintes relèvent de la fable d'Esopé du « garçon qui criait au loup » lorsqu'on fait le bilan des impacts désastreux de l'agriculture et de la

¹ Simone de BEAUVOIR (1949, p. 96-101), commentant la théorie de ENGELS (1884) sur la transition néolithique et la propriété, conclut que si les inventions de cette période (et notamment l'usage du bronze) ont modifié les comportements de l'homme vers un tel asservissement du sol et de ses semblables (y compris sa femme), une volonté antérieure de dominer son environnement était certainement présente dans la conscience humaine.

ylviculture actuelles sur les écosystèmes, et de la liberté que laisse le législateur et/ou le politique aux propriétaires en dépit des conséquences de leurs abus. Mais ces revendications préventives révèlent surtout des siècles d'imprégnation d'une certitude : les sentiments de liberté et de puissance sociale de l'humain occidental sont étroitement reliés à l'appropriation exclusive d'un coin de terre ; ceux – nombreux – qui ne sont que locataires se sentent fragiles, moins forts, moins riches. En milieu rural, l'importance sociale est associée à la surface possédée et au droit d'y être souverain. C'est dire le chemin qui resterait à parcourir pour que nous nous considérions comme des colocataires respectueux de nos territoires vitaux.

Ainsi, l'urgence à conserver des « coins de nature préservée » puisque nous en sommes réduits à nous contenter du dérisoire, réside sûrement dans l'utilisation

des mêmes armes mais braquées vers un autre objectif : la propriété individuelle dans un but de partage, voire de dépossession exclusive. Lorsqu'on en a les moyens, acheter à titre privé des parcelles de nature pour elles-mêmes, peut jouer un rôle intéressant de refuge en mosaïque pour les espèces les moins exigeantes en surface.

Mais nos vies d'humains sont bien courtes en regard des cycles écologiques des différents habitats et de l'impératif de durabilité de leur protection qui en découle : le problème de pérennité apparaît à chaque succession, la volonté de préservation pouvant s'éteindre avec le propriétaire. La maîtrise foncière dans un but de conservation assurée par les Conservatoires ou les collectivités (de la commune à l'Etat) donne une meilleure garantie de durée, et doit être une priorité dans le monde naturaliste.



© M. Barataud

Lande et tourbière en Corrèze, sous gestion du Conservatoire des Espaces Naturels

Encore faut-il que les modes de « gestion » des habitats soient imprégnés de la reconnaissance du « sauvage » ; car faire de la nature un jardin bien entretenu où chacun peut appliquer son propre concept de la biodiversité, peut être considéré comme un progrès en regard de nos exactions habituelles, mais reste dans l'idée d'une nature sous contrôle.

Ce réflexe de jardinier, y compris chez les naturalistes, résulte aussi de la petite échelle à laquelle nos prétentions de conservation sont réduites, c'est-à-dire à notre impuissance actuelle : un hectare de lande ou de tourbière reconquis par la forêt n'est une perte de biodiversité qu'à l'échelle locale ; que l'on rende à la nature tout le Massif Central, les Pyrénées, la vallée de la Loire... et nous serions moins tentés d'interventionnisme gestionnaire. Certains pays se donnent les moyens de créer des grands parcs où la protection de la nature est plus ou moins intégrale, mais ces zones par définition non habitées par les humains sont si rares que leur rôle à l'échelle globale est faible.

La véritable mutation commence par l'intime ; que chacun, dans sa manière de ressentir sa place dans ce monde, devienne moins avide, plus tolérant, plus humble. Une philosophie appliquée dans tous nos actes, qui érigerait comme principe fondateur la reconnaissance et la compréhension de l'altérité.

Mais ce n'est pas à l'échelle individuelle que cette culture serait nouvelle, elle a déjà laissé des traces éparses dans l'Histoire, sans jamais l'influencer. Karl Marx faisait coïncider la relation entre l'homme et la femme avec celle entre l'homme et la nature (ELLUL, 2003, p. 58) ; Robert HAINARD (1986, p. 39) écrivait que la plénitude de l'être s'affirme face à ce qui est autrement... Cette culture minoritaire a certainement eu refuge de tout temps

chez des individus, ici et là. Ce serait son extension, par effet de facilitation sociale, à une grande majorité d'humains, qui serait absolument révolutionnaire (WELZER, 2009).

Une mutation profonde, comme celle que Romain GARY (1956) considérait comme l'unique voie de réconciliation possible. Une nouvelle règle de droit, qui permettrait de considérer la terre non comme un bien commun, mais comme une communauté à laquelle nous appartenons (ZABALDA, in CORNU *et al.*, 2017, p. 1144).

Au terme d'une tentative de réflexion construite sur un mode descriptif rationnel, nous voici en plein onirisme : vous imaginez une Terre où le prestige social chez les humains consisterait à considérer le Renard et la Tégénaire comme des concitoyens honorables, un arbre comme un Hêtre à part ?

Certes, dans ce monde-là il n'y aurait peut-être pas d'ordinateur pour écrire et lire cet essai, mais de fait son contenu serait inutile...

Remerciements

Merci à Alain Giosa, Sylvie Giosa, Philippe Grimonprez, Jacques Lamaud et François Schwaab pour la fourniture de références bibliographiques ; à Jean-François Desmet et Alain Giosa pour la fourniture de photographies ; à Sylvie Giosa, Philippe Grimonprez et Véronique Jorland pour la relecture du manuscrit.

Bibliographie

BARATAUD, M. 2018. Bois, forêts et forestiers ; l'histoire et le sens des mots. *Plume de Naturalistes* 3 : 191-198.

BAUDRY, J., R.G.H. BUNCE & F. BUREL. 2000. Hedgerows: An international perspective on their origin, function and management. *Journal of Environmental Management* 60, 7-22.

BLOCH, M. 1999. *Les Caractères originaux de l'histoire rurale française*. Paris, Armand Colin, (rééd.), 310 p. (édition originale Oslo, 1931).

CHOUQUER, G. 2016. La propriété foncière est-elle toujours éminemment utile ou joue-t-elle désormais les utilités ? Rapport PDF 8 p.

COMBES, C. 2001. *Les associations du vivant. L'art d'être parasite*. Flammarion, Paris. 347 p.

CORNU, M., F. ORSI & J. ROCHFELD. 2017. *Dictionnaire des biens communs*. Presses Universitaires de France, Paris. 1240 p.

DAWKINS, R. 1982. *The extended phenotype*. W.H. Freeman, Oxford.

DEACON, R.T. 1999. Deforestation and Ownership: Evidence from Historical Accounts and Contemporary Data. *Land Economics* 75(3): 341-359.

DE BEAUVOIR, S. 1949. *Le deuxième sexe. T1. Les faits et les mythes*. Gallimard, Paris. 395 p.

DESPRET, V. 2019. *Habiter en oiseau*. Actes Sud, Paris. 208 p.

DORST, J. 1974. *Avant que nature meure. Pour une écologie politique*. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel. 542 p.

DUPARC, P. 1973. Histoire de la propriété foncière en France. In : *École pratique des hautes études. 4^e section, Sciences historiques et philologiques. Annuaire 1972-1973*. p. 579-582.

DUPUY R-J. 1958. Le statut de l'Antarctique. In: *Annuaire français de droit international, volume 4*, p. 196-229. DOI : <https://doi.org/10.3406/afdi.1958.1374>

ELLUL, J. 2003. *La pensée marxiste*. La Table Ronde, Paris. 255 p.

ENGELS, F. 1848. *L'origine de la famille, de la propriété privée et de l'État*. Costes, Paris, 1931 pour la traduction française. http://classiques.uqac.ca/classiques/Engels_friedrich/Origine_famille/Origine_famille.html

FAROUKI, N. 2020 (consultation). Histoire de la propriété individuelle, chapitres I à IV. <http://www.homo-rationalis.com/histoire-de-la-propriete-individuelle-chapitre-i/>

FLANNERY, T. 2006. *Agissons pour sauver la planète*. Héloïse d'Ormesson, Paris. 247 p.

GARNSEY, P. 2013. *Penser la propriété. De l'Antiquité jusqu'à l'ère des révolutions*. Les Belles Lettres, Paris. 368 p.

GARY, R. 1956. *Les racines du ciel*. Gallimard, Paris. 443 p.

GLOMOT, D. 2011. *Bocage et métairies en*

Haute-Marche au XV^e siècle. Aux origines du système d'élevage en prés clos. *Histoire & Sociétés Rurales* 2(36) : 41-74.

GOREN-INBAR, N. N. ALPERSON, M. E. KISLEV, O. SIMCHONI, Y. MELAMED, A. BEN-NUN & E. WERKER. 2004. Evidence of Hominin Control of Fire at Gesher Benot Ya'aqov, Israel. *Science* 304, 725-727.

GOSEWINKEL, D. 2014. Introduction. Histoire et fonctions de la propriété. *Revue d'histoire moderne & contemporaine* 61-1 : 7-25.

GRIMONPREZ, B. 2015. La fonction environnementale de la propriété. *Revue trimestrielle de droit civil*, Dalloz 3 : 539-550.

HAINARD, R. 1986. *Le miracle d'être*. Sang de la Terre, Paris. 189 p.

HALLÉ, F. 2010. *La condition tropicale*. Actes Sud, Paris. 576 p.

HARARI, Y.N. 2015. *Une brève histoire de l'humanité*. Albin Michel, Paris. 497 p.

HARTENBERGER, J.-L. 2001. *Une brève histoire des mammifères. Bréviaire de mammalogie*. Belin, Paris. 288 p.

HÉRICHON, E. 1970. Le concept de propriété dans la pensée de Karl Marx. In : *L'Homme et la société*, N. 17. Sociologie et idéologie : marxisme et marxologie. 163-181.

HERMON ELLA. 2006. Le concept d'ager *publicus* et l'équivalence *ager occupatorius* / *ager arcifinius* dans la définition des terres publiques par les *Gromatici*. In: *Les vocabulaires techniques des arpenteurs romains*. Actes du colloque international (Besançon, 19-21 sept. 2002) Besançon. Institut des Sciences et Techniques de l'Antiquité, p. 183-192. (Collection « ISTA », 993). https://www.persee.fr/doc/ista_0000-0000_2006_act_993_1_2172

HERNANDEZ ZAKINE, C. 2018. Agriculture

et environnement : de la propriété individuelle à la propriété commune. *Le Déméter* 281-339.

LAVIGNE, C. 2005. Assigner et fiscaliser les terres au moyen âge. trois exemples. *Études rurales* 175-176 : 81-108. <http://etudesrurales.revues.org/8175>

LE GOFF, J. 1999. *Un Autre Moyen Âge*. Gallimard, Paris, coll. Quarto. 1400 p.

LE ROY, E. 2011. *La Terre de l'autre. Une anthropologie des régimes d'appropriation foncière*. Lextenso, Paris. 441 p.

MAC DONNELL, J.A. 1991. *The dispossession of the American Indian, 1887-1934*. Indiana University Press.

ORESZZYNY, S. & B. LANE. 2000. The meaning of the hedgerows in the English landscape: different stakeholder perspectives and the implications for future hedge management. *Journal of Environmental Management* 60, 101-118.

RACKHAM, O. 1986. *The History of the Countryside*. London: J.M. Dent.

RENOUX-ZAGAMÉ, M.-F. 1987. *Origines théologiques du concept moderne de propriété*. Librairie Droz, Genève, Paris.

RIEUTORT, 2011. *La géographie française et la question rurale*. In : *Dynamiques des espaces ruraux dans le monde*. 408 p.

SCOTT, J.C. 2019. *Homo domesticus. Une histoire profonde des premiers Etats*. La Découverte, Paris. 301 pp.

SOLTNER, D. 1976. *L'arbre et la haie*. Collection Sciences et techniques agricoles. 100 pp.

TASSIN J, 2012. Un agrosystème est-il un écosystème ? *Cah Agric* 21 : 57-63. Doi : 10.1684/agr.2012.0541

TEMPLE, D. 2015. Propriété privée et

propriété inaliénable. <https://www.pauljorion.com/blog/2015/06/30/propriete-privee-et-propriete-inalienable-par-dominique-temple/>

WELZER, H. 2009. *Les guerres du climat. Pourquoi on tue au XXI^e siècle.* Gallimard, Paris. 365 p.

WIDGREN, M. 2012. Landscape research in a world of domesticated landscapes: The role of values, theory, and concepts. *Quaternary International* 251: 117-124.

WIKIPEDIA. Les biens communaux. https://fr.wikipedia.org/wiki/Biens_communaux

WOHL, E. 2013. Wilderness is dead: Whither critical zone studies and geomorphology in the Anthropocene? *Anthropocene* 2: 4–15.

Pour citer cet article :

BARATAUD, M. 2020. Le sens de la propriété foncière chez les humains, et ses conséquences sur la nature. *Plume de Naturalistes* 4 : 245-264.

Pour télécharger tous les articles de Plume de Naturalistes:
www.plume-de-naturalistes.fr

ISSN 2607-0510

*Plume
de
poète*



Illustration : Aurélie Pourriau

AP_2018

PLUME DE NATURALISTES

numéro 4
déc. 2020

SOMMAIRE

Bivouac

par Michel Barataud

p. 265

Cayenne

par La Griotte

p. 270

Orlu

par La Griotte

p. 266

Les bougies du marais

par La Griotte

p. 271

Piège de nuit

par La Griotte

p. 267

Le figuier

par La Griotte

p. 272

Grozèg

par La Griotte

p. 268

Le vampire

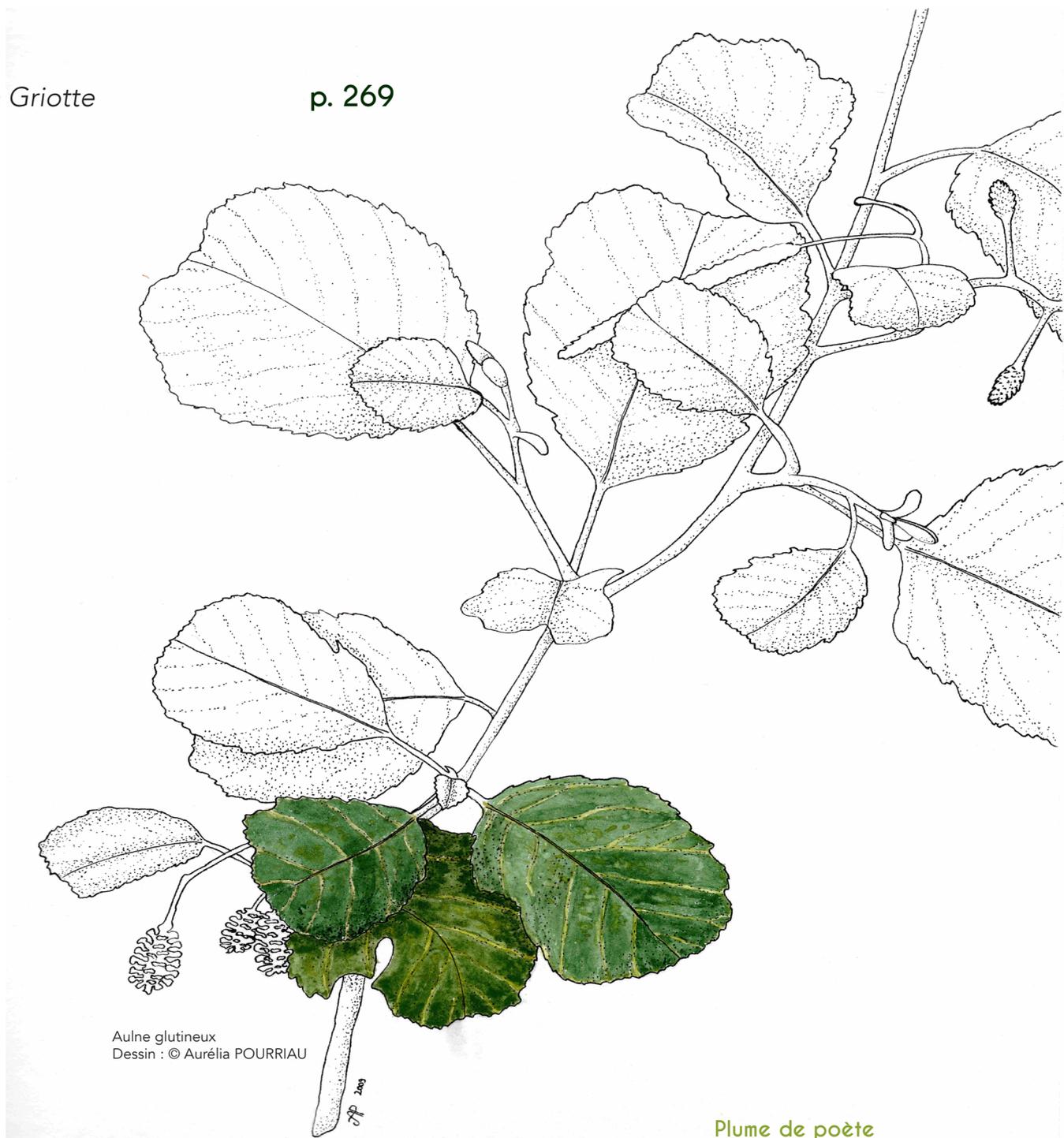
par La Griotte

p. 274

Aix

par La Griotte

p. 269



Alnus glutinosa
Dessin : © Aurélie POURRIAU

Bivouac

| Par Michel BARATAUD

Happée par les bruits du monde
Cernée par le train des ondes
La pensée sauvage s'ébroue
Le sang piétine dans les vaisseaux

Le temps de la fuite est venu
Où les jours tiennent dans un sac
Où le regard façonne l'horizon
Où l'équilibre est dans la marche

Par les sentiers abandonnés des hommes
Par les coulées honorées des bêtes
A travers branches, herbes folles et ruisseaux
Les pas furètent la nature entre parenthèses

A l'heure où le ciel s'abaisse
Où les ombres s'allongent
On guette une place sous les arbres
Un nid dans les feuilles endormies

Le corps fourbu se love
Se glisse au chaud dans la nuit fraîche
Volupté dans le temps suspendu
Le mouvement s'éteint, commence l'affût

Précieuses nuits où le regard monte au ciel
Voûte discrète aux nuages fuyants
Voûte scintillante de mille yeux
Voûte cyclopéenne où la lune rôdeuse se fait gardienne

Les cimes frémissent sous les caresses de l'air
Le tympan s'habille du velours sensuel de la hulotte
Les gouttes de l'alyte tintent sur le miroir de l'ornière
Les pas du chevreuil hésitent sur la litière sèche

On coule dans ses rêves sans transition
On se réveille pour le plaisir de se sentir là
Puis l'aube nous ravit à nos songes
Etonné de cette lumière sonore
Riche de ces nuits dehors
Où nulle part ailleurs on se sent aussi vivant

photo : © Jean-François DESMET

Orlu

Par La Griotte

Dans la jasse inondée
La lumière perfuse
Au ventre des rochers,
Au creux de la tourbière

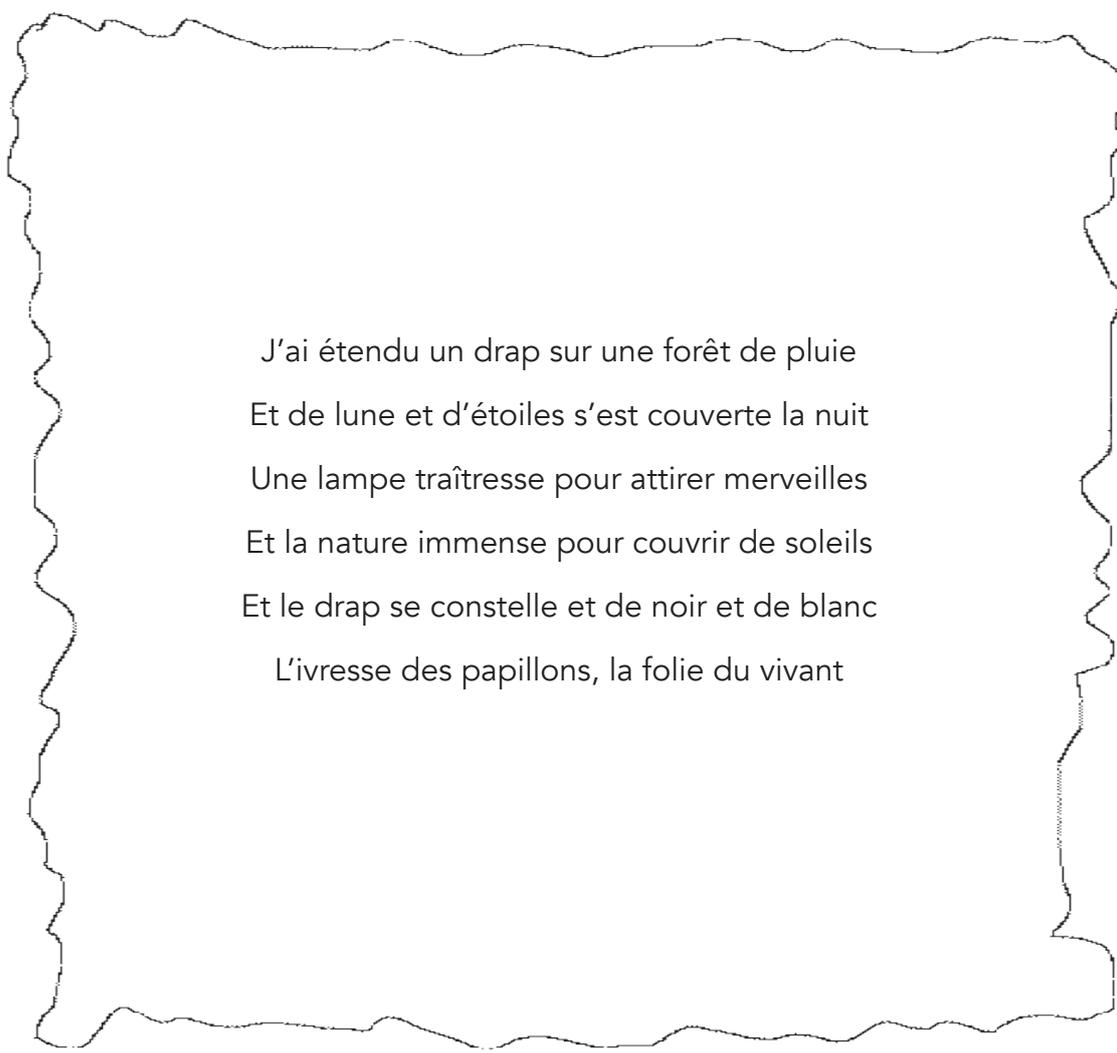
A l'ombre des sorbiers
Un lézard sur la roche
Dans l'éboulis, des cris
Un chocard, une marmotte

Minéral, vertical,
Au hasard d'un isard
Un claquement, une amorce
Des murins sous la lune

Dans la jasse inondée
La lumière enveloppe
Sous le toit, des dormeurs
Dans un rêve d'Ariège

Piège de nuit

| Par La Griotte



J'ai étendu un drap sur une forêt de pluie
Et de lune et d'étoiles s'est couverte la nuit
Une lampe traîtresse pour attirer merveilles
Et la nature immense pour couvrir de soleils
Et le drap se constelle et de noir et de blanc
L'ivresse des papillons, la folie du vivant

Grozèg

Par La Griotte

Grozèg perché sur émergeant
Surveille forêt tranquillement
Nuages dérivent sur le fleuve
Caïmans glissent sous les feuilles

Grozèg perché sur émergeant
Surveille baboune, surveille toucan
Pour son souper, cochon piment
Pour déjeuner, hocco qui pend

Grozèg s'envole de l'émergeant
La huppe baissée lé tout content
Mais tout en bas li coupe forêt
La huppe dressée lé tout inquiet

Aix

| Par La Griotte

La nuit repose encore sur l'oreiller de plume
Emmêlés à mes rêves mes cheveux sous la lune
La mer s'est retirée, je la sens à mes pieds
Sous un drap de tellines, un sommier de rochers

L'île coupée en fragments craque un peu sous le vent
Jetée sur les remparts au milieu du Ponant
Une chanson d'écume berce doucement l'enfant

Quand j'avance une main vers le couffin de brume
Elle siffle en ronronnant et s'enroule sous la lune

Cayenne

Par La Griotte

Sous la lune de Cayenne, y a un serpent qui dort
D'or de terre sous la roche, fiel amer sur mine serpent
Sous la mer de Cayenne, y a le ciel qui attend
A temps pourri de bleus sur terre
Fouille un peu, c'est noir marron
Dans les airs de Cayenne, y a l'urubu un rien géant
Qui donne soif du grozèg et de croquer le goût piment

Les bougies du marais

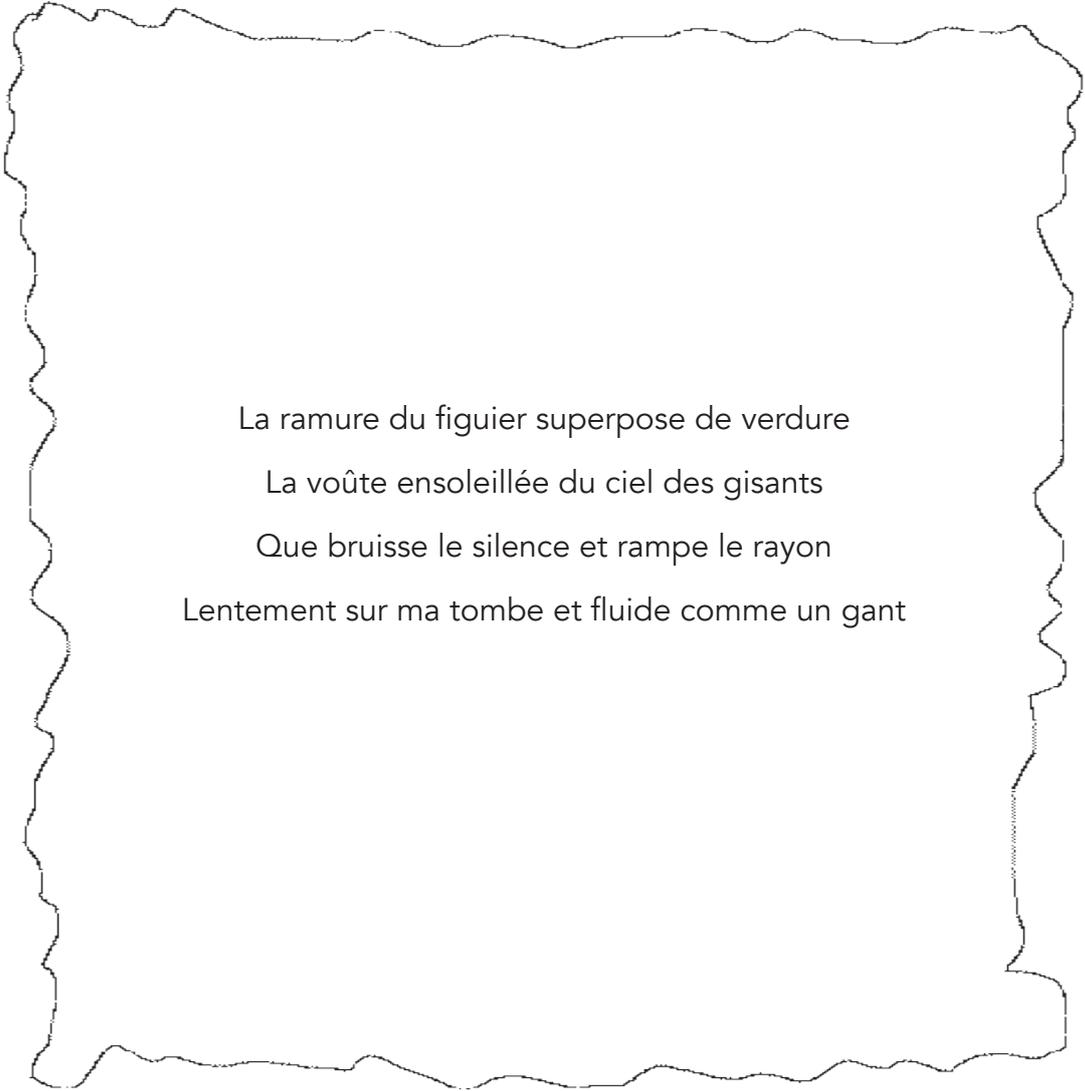
Par La Griotte



Petit triton marche dans les bois
Trois fois un trois
Sur la rive un Trithémis
Trois fois deux six
Sur les carex un bel oeuf
Trois fois trois neuf
Qu'a déposé la grosse goose
Trois fois quatre douze
Coupe de champagne et belle Guinze
Trois fois cinq quinze
Autrement dit une jolie cuite
Trois fois six dix-huit
D'anniversaire, une belle fête
Trois fois neuf vingt-sept
Compte les bougies sous ma tente
Trois fois dix trente

Le figuier

| Par La Griotte



La ramure du figuier superpose de verdure
La voûte ensoleillée du ciel des gisants
Que bruisse le silence et rampe le rayon
Lentement sur ma tombe et fluide comme un gant

Marchand
de
plumes



Poèmes

pour les petits



PLUME DE NATURALISTES

numéro 4
déc. 2020

Le vampire

Par La Griotte

Le soir à la tombée, il quitte sa cavité
Et de par la forêt s'en va chercher souper
Au-dessus des Fromagers, point de vache à lécher
Mais non loin des savanes et des vieilles rizières
Au bord de la Guyane, il trouve son repère
Il se pose en espion dans le pré des bufflons
Et rampe doucement sur ses pouces géants

Pour toutes dents, deux canines, fines comme des aiguilles
Pour tout repas, du sang, de celui qu'on répand
Le buffle n'a rien senti
Le zébu a souri
Quand au creux du talon il a lapé doucement

Repu, le vampire s'éloigne et repart en arrière
Il rejoint sa famille, nourrit ses congénères
La rage aux dents, peut-être, mais le cœur sur la main
Rangez bien vos orteils, bivouaqueurs de demain !

PLUME DE NATURALISTES



La nature en littérature



© Michel BARATAUD

numéro 4
déc. 2020

SOMMAIRE

Richard POWERS.

L'Arbre-Monde.

présenté par : Michel Barataud

p. 275

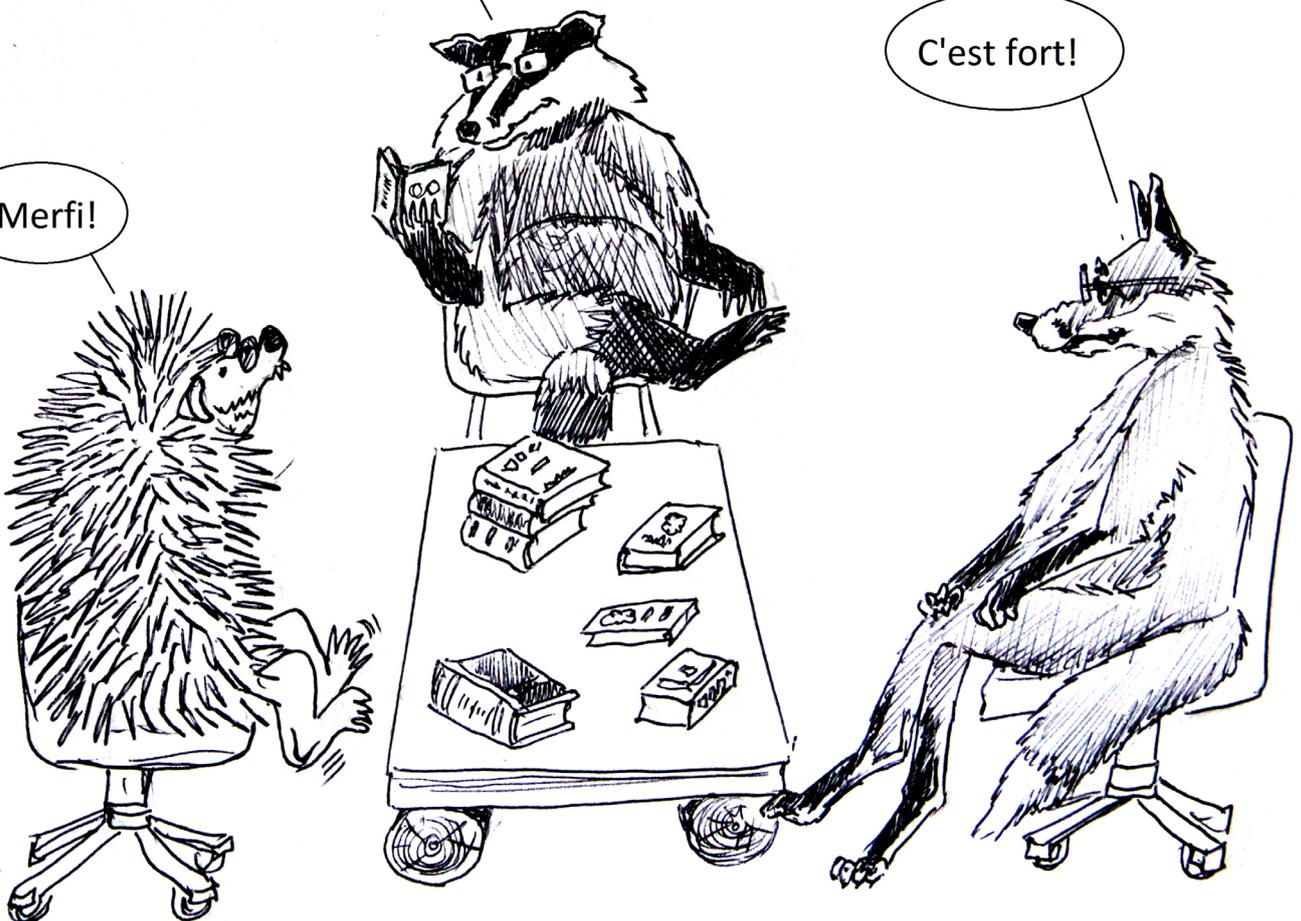
...et là, page 64, cette phrase glaçante: "Alors, allongé sur le macadam, je vis foncer vers moi, les deux soleils de la nuit."

C'est terrible!

Prenez un chewing-gum !

Merfi!

C'est fort!



L'Arbre-Monde

de Richard POWERS

| Par Michel Barataud

« Il penche la tête, se concentre sur la page. Cet article alimente sa détresse. Faut-il accorder un statut aux arbres ? Le mois dernier à la même heure, il se serait délecté à mettre à l'épreuve l'ingénieuse argumentation. Que peut-on posséder, et qui peut posséder ? Qu'est-ce qui confère un droit, et pourquoi les humains seraient-ils les seuls de la planète à en avoir ?

Mais ce soir les mots sont troubles. La terrible logique de l'argumentation commence à s'épuiser. Les enfants, les femmes, les esclaves, les aborigènes, les malades, les aliénés, les handicapés : tous au cours des siècles métamorphosés impensablement en personnes par la loi. Alors pourquoi les arbres, les aigles, les fleuves, les montagnes vivantes ne pourraient-ils pas faire un procès aux humains pour vol et dommages sans fin ? Toute cette idée est un cauchemar mystique, une danse de mort de la justice comme celle qu'il endure à présent en regardant les grandes aiguilles de sa montre refuser de bouger. Toute sa carrière jusqu'à cet instant - protéger la propriété de ceux qui ont un droit de croissance - commence à lui paraître un seul et long crime de guerre, quelque chose qui lui vaudra la prison quand éclatera la révolution.

Cette proposition est vouée à paraître étrange, effrayante ou risible. En raison notamment du fait que, jusqu'à ce que la créature dépourvue de droits les acquière, nous ne pouvons la concevoir

que comme une chose destinée à « notre » usage : à nous qui détenons déjà des droits.

Il serait vain de répondre que les rivières et les forêts ne peuvent avoir un statut légal sous prétexte qu'elles ne peuvent pas s'exprimer. Les entreprises non plus ne peuvent pas s'exprimer ; pas plus que les Etats, les personnes morales, les nourrissons, les incompetents, les municipalités ou les universités. Ce sont des avocats qui s'expriment pour eux.

Qu'y a-t-il en nous qui nous donne ce besoin non seulement de satisfaire nos exigences biologiques de base, mais d'étendre notre volonté aux choses, de les objectifier, de les faire nôtres, de les manipuler, de les tenir à distance psychique ?

L'article clignote sous ses doigts. Il n'arrive pas à le suivre, à déterminer s'il est brillant ou bidon. Tout son moi se dissout. Tous ses droits et privilèges, tout ce qu'il possède. Un immense cadeau qui lui appartient depuis sa naissance lui est enlevé. C'est un geste grandiose et flamboyant d'aveuglement délibéré, et un mensonge pur et simple, que cette affirmation de Kant : Quant aux créatures non humaines, nous n'avons aucun devoir direct envers elles. Tout n'existe que comme moyen en vue d'une fin. Et cette fin est l'homme. »

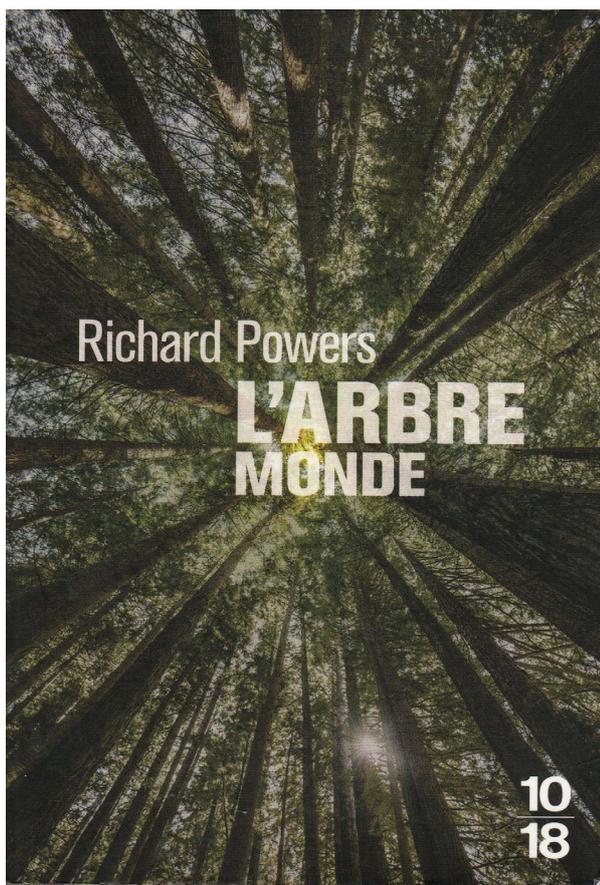
Richard Powers. 2018. L'Arbre-Monde. Recherche Midi, Paris. 738 p.



Rajhenaski Rog (Slovénie) - 2005
© photo Michel BARATAUD

Nos convictions d'amoureux de la nature et de militants pour sa cause, ne trouvent généralement un écho que dans la littérature factuelle : presse spécialisée et essais. Rares sont les romans où l'on retrouve nos rêves comme nos colères

avec une telle précision qu'ils nous éclairent sur ce que l'on croyait déjà ressentir. L'Arbre-Monde est fait de cette fibre. Richard Powers nous fait suivre le parcours temporel - sur parfois plusieurs générations - de quelques personnages hétéroclites à travers le monde, qui vont converger en divers lieux de l'ouest des Etats-Unis où se joue l'avenir de quelques lambeaux de forêts très anciennes. De Nich l'artiste porteur symbolique de l'épopée du châtaignier d'Amérique, à Ray l'avocat spécialiste de la propriété privée, en passant par la biologiste Patricia, le psychologue Adam, Douglas, Olivia, Neelay... tous vont vivre une lente ascension, frôler les cimes et connaître le vertige, chacun à sa manière. L'écrivain met en scène la confrontation entre les intérêts humains et ceux du vivant avec un talent engagé ; le parti est pris pour l'essentiel contre le dérisoire. Merci pour cette lucidité.



PLUME DE NATURALISTES



La nature en musique



numéro 4
déc. 2020

SOMMAIRE

Jacques HIGELIN

Coup de lune

présenté par : Michel Barataud

p. 277

The BEATLES

Blackbird

présenté par : Michel Barataud

p. 279



Coup de lune

de Jacques HIGELIN

Par Michel BARATAUD

Paroles :

*Ce soir, dans la clairière cernée par la forêt,
Se sont réunis, en grand conciliabule,
Les adeptes, les plus sélects, de la secte des insectes.*

*Nobles et gracieux cancrelats, entrez,
entrez dans ma case.
Légères libellules, hannetons dégingandés,
touillez la vase, touillez.*

*Élégantes asphodèles, agitez le bout de vos ailes.
Grillons en smoking, garez vos cocinelles au parking.
Tintinnabulantes tarentules qui déambulez dans mon vestibule,
Serrez les rotules, ça va commencer.*

*Ce soir, Abélard premier, roi des magiciens,
Va tenter pour vous, de décrocher la lune.*

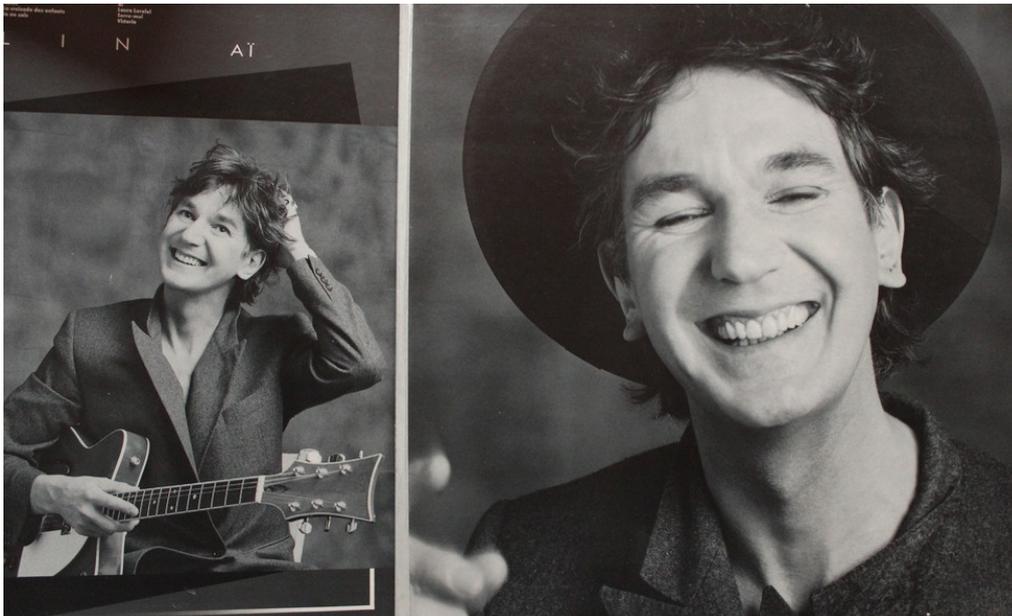
*Malicieuses limaces et jolis colimaçons,
gros cafards, gros crapauds.
Sortez de ma besace chenilles polissonnes et voilez-vous la face.
Doux coléoptères, éphémères papillons,
Alunissez à la lumière de mes hallucinations.*



*Ce soir, dans la clairière cernée par la forêt,
Se sont réunis, en grand conciliabule,
Les adeptes, les plus sélects, de la secte des insectes.*

Jacques Higelin ; album « Aïe » (1985)

<https://www.youtube.com/watch?v=q864IL3fRxg>



Il est difficile de réduire la carrière de Jacques Higelin (1960 - 2018) à quelques mots. Pianiste et guitariste, auteur-compositeur, explorateur de nombreux styles musicaux, troubadour fantasque, poète rêveur et rockeur énergique... Sa créativité débridée fait de son oeuvre une source abondante et variée où toujours puiser le reflet de son état d'âme du moment.

Après la sortie décoiffante en 1979 de son double opus grandiose « Champagne pour tout le monde » et « Caviar pour les autres », il n'a cessé de travailler le style et le son (accompagné par des musiciens hors pair), jusqu'à ce double album « Aïe » sorti en 1985, qui dresse une bonne synthèse de ses talents.

Ce titre « Coup de lune » fait partie des morceaux dont la poésie surréaliste n'est pas sans rappeler celle de Charles Trenet (la photo d'intérieur de la pochette, avec chapeau et sourire exagérément joyeux, est à tout coup un clin d'oeil !); la mise en scène du monde des insectes est suffisamment rare dans la chanson (et unique dans l'oeuvre d'Higelin) pour manquer l'occasion de l'inclure dans cette rubrique...

Sur un tempo claudiquant et une musique emphatique, rentre progressivement en scène un bestiaire disparate, pour un sabbat vespéral qui ne manquera pas de vous traverser la mémoire lors de vos pérégrinations lunaires.

L'oeil affûté du naturaliste relèvera bien sûr l'approximation de l'asphodèle « qui agite le bout de ses ailes », et les arachnide, mollusques et amphibien qui se retrouvent dans cette danse entomologique... Mais déclarons avec Ferrat « que le poète a toujours raison » ! Tchao l'artiste, nous te regrettons.



Trithemis pourpre *Trithemis annulata*

© Philippe FAVRE

Blackbird

de The BEATLES

Par Michel Barataud

Paroles :

*Blackbird singing in the dead of night
Take these broken wings and learn to fly
All your life
You were only waiting for this moment
to arise*

*Blackbird singing in the dead of night
Take these sunken eyes and learn to see
All your life
You were only waiting for this moment
to be free*

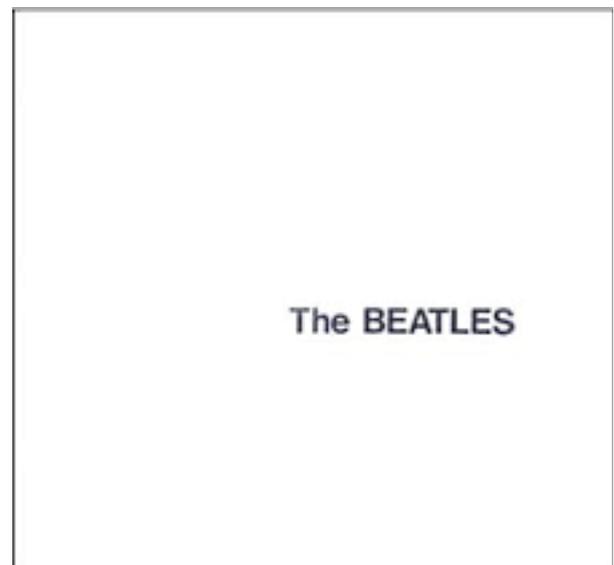
*Blackbird fly, blackbird fly
Into the light of a dark black night
Blackbird fly, blackbird fly
Into the light of a dark black night*

*Blackbird fly, blackbird fly
Into the light of a dark black night*

*Blackbird singing in the dead of night
Take these broken wings and learn to fly
All your life
You were only waiting for this moment
to arise*

The Beatles ; « Album blanc » (1968)

<https://www.youtube.com/watch?v=Man4Xw8Xypo>

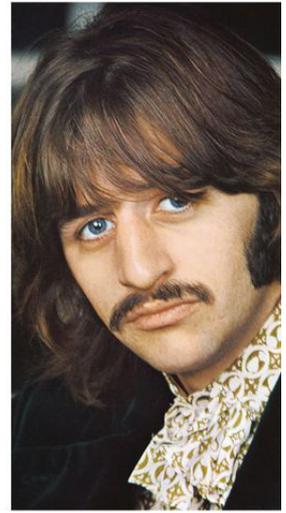
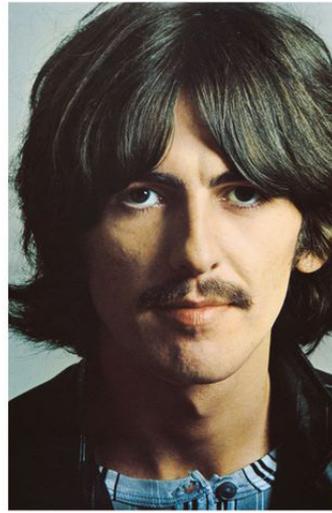


Bienvenue chez les monstres sacrés...

Beaucoup d'entre nous ont constaté que la musique écoutée durant la jeunesse imprègne nos cellules, constituant une culture de référence à laquelle tout le reste sera comparé.

Une enfance et une adolescence bercées par The Beatles, garantit une fidélité à toute épreuve à cette production musicale hors normes. Et le fameux « Album blanc » contient une splendide perle noire.

Lorsque j'entends Paul Mc Cartney chanter « Blackbird », plusieurs décennies après la première fois, le frisson opère encore tant tout est parfait. Le style est à la fois épuré et très recherché : une voix chaude ;



une guitare sèche dont les montées et descentes d'accords épousent la mélodie de l'oiseau ; un battement de pied qui sonne clair ; une résonance particulière due à une ambiance d'extérieur par une douce soirée du mois de juin.

Le chant du Merle noir m'envoûte depuis la petite enfance ; harmonie et calme... il évoque un refuge contre la violence et la vitesse.

Il est présent dans l'enregistrement de cette chanson, mais il s'en est fallu de peu (erreur de l'assistant ingénieur John Smith, corrigée juste à temps par l'ingénieur du

son Ken Scott) pour que ce soit un chant de grive !

Le texte subtil joue sur un double sens : lors de l'écriture, Paul avait à l'esprit le combat des noirs américains pour la dignité et la liberté, et « Blackbird » désigne autant une femme noire que le Merle noir, dont le chant empreint d'une certaine mélancolie colle bien avec une aspiration à plus de douceur dans ce monde.

Si vous ne connaissez pas « Blackbird », découvrez-le sans attendre ; si vous êtes un adepte, écoutez-le encore...



© Jean-François DESMET

La revue Plume de naturalistes
est ouverte
à vos manuscrits,
vos idées et vos suggestions
que vous pouvez envoyer
à cette adresse :
revue-plume@outlook.com

Les informations sur la revue
et les instructions aux auteurs
sont disponibles sur le site
www.plume-de-naturalistes.fr
(onglet *Écrire un article*)

Cette revue est référencée
dans le catalogue de la
Bibliothèque Nationale de France :

ISSN 2607-0510

