



HAL
open science

La reproduction du martinet pâle (*Apus pallidus*, Shelley) sur des îlots satellites de la Corse: ses relations avec les facteurs climatiques

Jean-Claude Thibault, Daniel Brunstein, Eric Pasquet, Isabelle Guyot

► To cite this version:

Jean-Claude Thibault, Daniel Brunstein, Eric Pasquet, Isabelle Guyot. La reproduction du martinet pâle (*Apus pallidus*, Shelley) sur des îlots satellites de la Corse: ses relations avec les facteurs climatiques. *Revue d'Écologie*, 1987, 42 (3), pp.277-296. hal-03529491

HAL Id: hal-03529491

<https://hal.science/hal-03529491>

Submitted on 17 Jan 2022

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

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

LA REPRODUCTION DU MARTINET PÂLE
(*APUS PALLIDUS*, SHELLEY)
SUR DES ÎLOTS SATELLITES DE LA CORSE :
SES RELATIONS AVEC LES FACTEURS CLIMATIQUES

Jean-Claude THIBAUT*, Daniel BRUNSTEIN**,
Eric PASQUET*** et Isabelle GUYOT**

Le Martinet pâle (*Apus pallidus*) est une espèce largement répandue dans le Paléarctique, des îles Canaries à l'ouest, au Proche-Orient à l'est (Cramp, 1985). En Corse, il niche dans quelques villes du littoral, dans des falaises maritimes et sur certains îlots satellites. D'une façon générale, les informations sur sa reproduction sont peu nombreuses, surtout en raison de la difficulté d'accéder aux nids pour en connaître les contenus. Cette espèce a fait l'objet d'investigations à Gibraltar, Péninsule ibérique (Finlayson, 1979) et dans le Piémont, Italie (Boano, 1979). Dans les deux cas, les colonies d'étude étaient situées dans des villes. C'est ce qui nous a incités à présenter des informations sur la reproduction de populations établies sur des îlots, dans des conditions « naturelles ».

Les résultats furent obtenus au cours des saisons de reproduction 1983, 1984 et 1985, sur trois îlots des Réserves naturelles des îles Cerbicale et Lavezzi. Ce travail, réalisé dans le cadre du Comité Scientifique des Réserves Naturelles, fait l'objet d'un Programme de baguage du Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux (Paris).

I. — MATÉRIEL ET MÉTHODE

I.1. — Description des sites d'étude

Différentes informations sur les sites d'étude sont données dans le tableau I. Précisons que les trois îlots abritant les colonies étudiées ont une nature géologique cristalline (Gauthier, 1984) et ne possèdent pas de véritable sol. La végétation se limite à quelques rares espèces dont le recouvrement est tout à fait hétérogène. Seule la grande île Poraggia a un plateau de quelques centaines de mètres carrés, recouvert d'Obione (*Atriplex portulacoïdes*) et de Lavatère arborescent (*Lavatera arborea*). Les martinets nichent dans des zones dépourvues de végétation.

* Parc Naturel Régional de la Corse, B.P. 417, F-20184 Ajaccio.

** Centre Régional de Bagueage de la Corse, B.P. 417, F-20184 Ajaccio.

*** Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux, 55, rue du Buffon, F-75005 Paris.

Ces îlots abritent une seule espèce de martinet, le Martinet pâle, alors que celui-ci niche en sympatrie avec le Martinet à ventre blanc (*Apus melba*) sur d'autres îlots de la côte occidentale de la Corse. Une troisième espèce, le Martinet noir (*A. apus*) habite certaines agglomérations de la côte, associée parfois au Martinet pâle (Géroudet, 1961).

Les îlots abritant les colonies étudiées ne possèdent pas de constructions humaines et tous les nids de martinets pâles y sont établis dans des « conditions naturelles ». De plus, aucun vertébré terrestre (rats, Carnivores), susceptible d'exercer une prédation sur les couvées ou les nichées, n'habite ces îlots. Si beaucoup de nids sont accessibles à la main, précisons que durant la période d'étude, aucun nid ne semble avoir fait l'objet de prédation de la part des goélands leucophaea (*Larus cachinnans*) qui nichent sur les trois colonies étudiées. On sait pourtant que les goélands peuvent attraper des martinets noirs en vol (Launay, 1984). Les Corvidés (*Corvus corone*, *Corvus corax*) qui visitent souvent les îlots et capturent à l'occasion des œufs ou des poussins de cormorans huppés (*Phalacrocorax aristotelis*), n'ont pas été observés sur les colonies de martinets pâles durant la période d'étude. Signalons aussi que la réglementation des réserves naturelles qui interdit le débarquement sur les îlots, assure une grande tranquillité aux oiseaux.

I.2. — Identification des nids

De façon à les retrouver sans difficulté, les nids suivis sont identifiés sur le terrain à l'aide d'un numéro peint. Leurs positions sont, de plus, reportées sur un plan. Les proportions respectives de nids marqués et de nids suivis, par rapport à l'ensemble des populations sont indiquées dans le tableau I.

TABLEAU I
Données générales sur les îlots abritant les colonies étudiées.

Nom de l'île	Distance à la côte (en kilomètres)	Superficie (en hectares)	Altitude (en mètres)	Estimation des effectifs de Martinets pâles (en couples reproducteurs)	Pourcentage de nids étudiés
Vacca (I. Cerbicale)	3,2	0,48	24	90-100	60 %
Sperduti (I. Lavezzi)	6	0,68	12	30-35	50 %
Poraggia (deux îlots) (I. Lavezzi)	1,7	1,17	19	35-40	90 %

I.3. — Identification des oiseaux

Certains adultes sont bagués, mais leur contrôle est irrégulier et leur nombre faible. C'est pourquoi dans les quelques cas où nous avons constaté des pontes successives dans un même nid, il a été impossible de vérifier s'il s'agissait des mêmes adultes qui avaient pondu deux fois, ou d'autres oiseaux, faute

d'en connaître les occupants. Les poussins sont bagués dès l'âge d'une dizaine de jours, ce qui permet d'identifier ceux mesurés plusieurs fois. Dans le cas particulier des poussins dont la croissance fut étudiée, un marquage des tarsi avec des stylo-feutres permit de les reconnaître individuellement durant les jours qui suivirent leur éclosion, en attendant de pouvoir les baguer.

I.4. — Rythme des passages

Les colonies furent visitées de mai à octobre, mais comme l'état de la mer ne permet pas toujours d'effectuer la traversée vers les îlots, le rythme des passages fut parfois irrégulier. En 1983, nous avons effectué 6 visites à Vacca, 4 à Poraggia et 3 à Sperduti. En 1984, elles furent plus nombreuses : 22 à Poraggia (tous les 3 à 6 jours), 10 à Sperduti (tous les 10 jours) et 7 à Vacca (tous les 15 à 18 jours). En 1985, nous avons contrôlé les colonies de Vacca (4 fois), Poraggia (5 fois) et Sperduti (3 fois).

I.5. — Relevé des informations

Nous avons suivi les nids, de leur construction à l'envol des jeunes, en notant à chaque visite l'état et le contenu du nid. L'aile des poussins a été mesurée avec une précision de 0,5 mm, et leur poids relevé avec un peson à ressort (précision à 0,5 g).

I.6. — Données météorologiques

Les informations concernant la Corse nous furent aimablement transmises par le Service de la Météorologie Nationale (Ajaccio). Elles furent enregistrées au Sémaphore de la Chiappa (67 mètres, Porto-Vecchio), station la plus proche des îles Cerbicale. Elles concernent la température (en degrés Celsius) que nous exprimons en moyenne (*moyenne des minima + moyenne des maxima/2*) et les précipitations (hauteur totale exprimée en millimètres).

I.7. — La longueur d'aile comme indicateur de l'âge des poussins et le calcul de la période de ponte.

La longueur d'aile a été utilisée pour attribuer un âge aux poussins mesurés dont la date d'éclosion était inconnue, cela dans le but de construire le plus précisément possible l'histogramme dans le temps des éclosions et des pontes.

Une courbe de référence de la croissance de la longueur d'aile a été construite à l'aide du modèle logistique en s'appuyant sur les deux échantillons suivants :

— 5 individus dont la date d'éclosion est précisément connue. Ils ont fourni la longueur d'aile moyenne à l'éclosion, $l_0 = 7,8$ mm.

— 22 individus dont la date d'éclosion a pu être estimée avec une certaine fiabilité directement sur le terrain (± 1 jour). C'est sur l'ensemble des mesures de ces 22 individus (7 à 8 mesures en moyenne par individu) qu'a été ajusté le modèle logistique (Fig. 1).

L'utilisation de l'échantillon précédent de 5 individus eut été bien préférable pour cet ajustement, mais sa faible taille, et la présence d'un individu particulièrement extrême, nous a contraints à nous appuyer sur ce deuxième échantillon. L'estimation des dates d'éclosion a été réalisée :

- 1) en prenant d'abord en compte l'aspect du poussin, puis,
- 2) en supposant que dans une même nichée les éclosions interviennent à un jour d'intervalle entre chaque poussin et enfin,
- 3) en tenant compte de la présence ou de l'absence des poussins lors des contrôles successifs si ceux-ci n'étaient pas distants de plus de 3 jours.

Ces estimations des dates d'éclosion sur le terrain nous paraissent suffisamment fiables pour permettre l'ajustement de la courbe de croissance.

La fonction logistique a pour équation :

$$LA = L_{\infty} / [1 + [L_{\infty} - l_0 / l_0] \exp^{-at}]$$

LA : longueur d'aile en mm

l_0 : longueur d'aile à l'éclosion

L_{∞} : longueur d'aile asymptotique

a : taux de croissance intrinsèque

t : temps en jour

Afin de réduire le nombre de paramètres estimés au cours de l'ajustement, l_0 a été fixée à la valeur 7,8 (voir ci-dessus). L'ajustement a été réalisé avec le logiciel SAS, en utilisant la procédure NLIN et la méthode de Marquadt.

$$K = 169,64 \pm 4,3$$

(longueur maximale de l'aile atteinte par les jeunes au nid)

$$a = 0,136 \pm 0,0034$$

Nous en déduisons la formule inverse suivante :

$$t = - 7,35 L_n [(8,175/LA) - 0,048]$$

qui nous permettra de calculer l'âge, et donc de déduire la date d'éclosion des 308 autres individus observés.

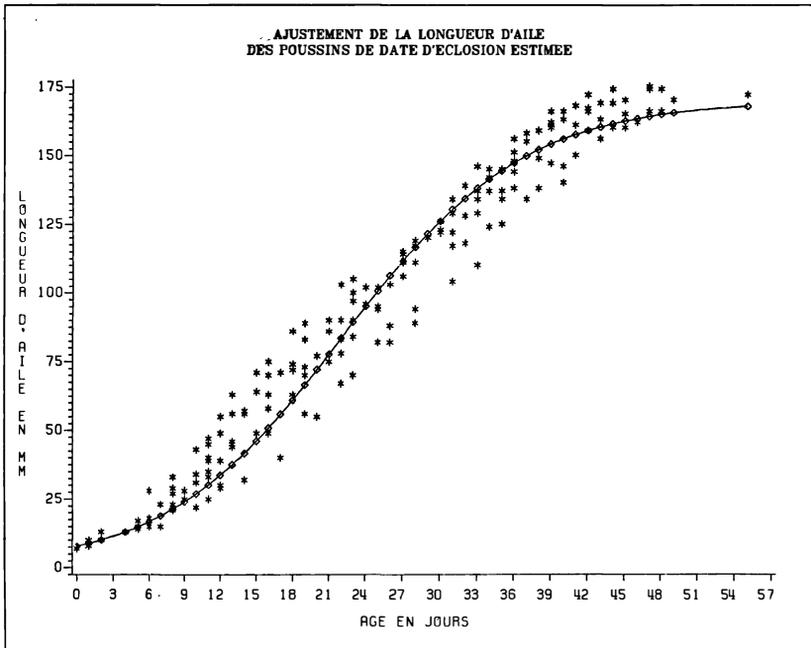


Figure 1. — Ajustement de la longueur d'aile des poussins — de date d'éclosion estimée — à un modèle logistique.

Pour établir la période de ponte, nous avons convenu que la durée moyenne de l'incubation était de 21 jours (voir II.1). Du fait que les pontes et les nichées sont plus importantes en début qu'en fin de reproduction (voir II.3.3), la période de ponte a été déduite en utilisant une date moyenne de ponte pour chaque couvée.

II. — RÉSULTATS

II.1. — Période et déroulement de la reproduction

Au printemps, les premiers oiseaux arrivent sur les colonies dans les derniers jours d'avril (premières observations dans l'archipel des Lavezzi : 25 avril 1978, 27 avril 1982, 24 avril 1984).

La construction du nid qui dure de 6 à 10 jours, intervient plus ou moins rapidement selon les années. En 1983, elle débuta à partir du 10 mai et se prolongea jusqu'à la première décade de juillet pour les derniers nicheurs. En 1984, la construction des nids fut entreprise plus tardivement et d'une façon plus synchronisée (début juin à début juillet).

La ponte peut s'étaler sur plus de deux mois (28 mai - 3 août), mais la majorité des œufs est déposée au mois de juin (Fig. 2). On constate des décalages d'une huitaine de jours dans les dates moyennes de ponte, et dans le début de la ponte entre les saisons 1983 et 1985 d'une part et la saison 1984 d'autre part. En 1983 et 1985, la période de ponte était plus précoce, mais aussi plus étalée qu'en 1984.

D'un façon irrégulière et marginale, des pontes sont aussi déposées au cours de la première décade de septembre (voir II.3.1.).

La ponte comprend un à trois œufs couvés en moyenne 21 jours (20-23 j., $N = 7$). Les œufs sont pondus à 1,5 jours d'intervalle environ.

Durant les trois années d'étude, l'élevage des jeunes s'est déroulé du 15 juin à la seconde décade de septembre. La durée d'élevage est en moyenne de 45,5 jours (42-49 j., $\sigma = 2,57$, $N = 10$).

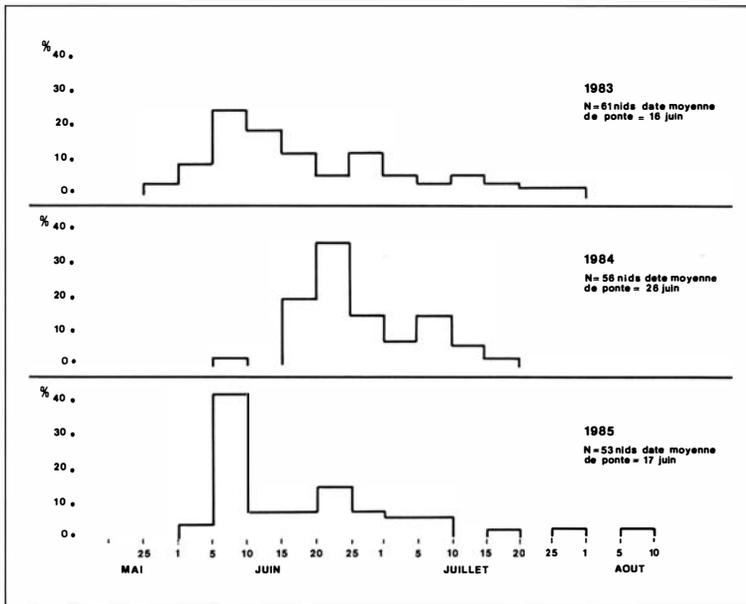


Figure 2. — Périodes de ponte en 1983-85. Données exprimées en pourcentage par période de 5 jours. Voir I.7 pour la méthode.

Pour la période 1983-85, la plupart des oiseaux avaient quitté les colonies étudiées dès les premiers jours de septembre, les derniers oiseaux ayant déserté les colonies entre le 26 août et le 18 septembre en 1983, entre le 20 septembre et le 5 octobre en 1984.

II.2. — Description et situation des nids

Le nid est une structure composée de matériaux attrapés en vol par les adultes. Nécessairement légers, ces matériaux sont le plus fréquemment des herbes, de la paille, des feuilles sèches de posidonies (*Posidonia oceanica*) et des plumes du corps de goélands (*Larus* spp.). Ils sont fixés entre eux et à la paroi par de la salive.

La plupart des nids sont construits à découvert, mais les oiseaux utilisent de préférence des sites un peu abrités. Nous avons distingué quatre types de sites différents dont un échantillon de 106 nids donne la distribution suivante :

— (1) faille inclinée (44 %) ; lorsque le nid repose à la fois sur un agglomérat de pierres et une paroi (de 45° à 90° d'inclinaison par rapport à l'horizontale).

— (2) faille horizontale (31 %) ; lorsque le nid est construit à même une paroi (dont l'inclinaison varie de 1 à 45°).

— (3) trou ou cavité (21 %). Ce sont des anfractuosités dans la roche dont l'ouverture ne dépasse pas 30 cm de diamètre. Le nid est alors établi sur le sol, sur une vire ou dans des blocs de pierres.

— (4) paroi (4 %) ; le nid est alors accroché au rocher par deux côtés entre deux parois verticales.

Ce sont dans les catégories (2) et (3) que les nids sont les mieux protégés des intempéries. La proportion élevée de nids situés dans des failles (75 %) est en rapport avec la structure géologique des îlots. Les failles y constituent le relief abrité le plus fréquent.

La hauteur des nids n'est pas un facteur appréciable, tant l'altitude des îlots est basse (voir tableau I) ; toutefois nous avons trouvé des nids situés à 2,50 m au-dessus du niveau de la mer. C'est plutôt leur exposition face aux embruns qui limite les possibilités de construction.

Dans les trois colonies étudiées, les nids des martinets pâles sont espacés au minimum d'une soixantaine de centimètres, lorsqu'ils sont situés dans une même faille. Certaines salanganes (*Aerodramus* spp, *Collocalia* spp.) construisent des nids agglomérés occupés simultanément (Becking, 1985), mais chez les martinets paléarctiques (*Apus* spp.), les nids sont toujours éloignés les uns des autres.

La grande majorité des nids disparaît d'une année à l'autre, mais ils sont reconstruits pour la plupart au même emplacement. Ainsi, sur 51 sites occupés à Vacca en 1983, 45 l'étaient à nouveau en 1984 et 40 en 1985. Des nouveaux nids sont souvent édifiés à quelques dizaines de centimètres des sites abandonnés.

II.3. — Paramètres démographiques

II.3.1. — Taille moyenne des pontes

Les oiseaux pondent de un à trois œufs et la moyenne est comprise entre 2,1 et 2,4 œufs par nid (Tab. II), les pontes de deux œufs étant les plus nom-

breuses (68.3 %, voir Fig. 3). Ces données concernent seulement les premières pontes. En 1983, nous n'avons pas remarqué de pontes successives dans un même nid. Par contre, en 1984 et 1985, nous avons noté dans huit nids (3 %, N = 249 pontes, 1983-85) où une première nichée avait été élevée avec succès,

TABLEAU II

Paramètres démographiques cumulés pour les trois stations.

La moyenne des pontes comprend seulement des pontes contrôlées au moins deux fois durant l'incubation. La moyenne des nichées à l'envol comprend les nichées contrôlées une fois ou plus. Nous avons exclu les données sur les nichées recueillies à Poraggia (en 1984), localité où les passages furent nécessairement nombreux pour établir la courbe de croissance des poussins. En effet, la taille moyenne des nichées ayant été assez faible, pourrait être en relation avec les visites répétées des observateurs (voir Bart 1978). X = moyenne, σ = écart-type, N = taille de l'échantillon.

	1983			1984			Total des deux années		
	X	σ	N	X	σ	N	X	σ	N
Moyenne des pontes	2.13	0.46	23	2.33	0.58	18	2.21	0.52	41
Moyenne des nichées à l'envol	1.89	0.6	66	2.09	0.68	42	1.97	0.62	108

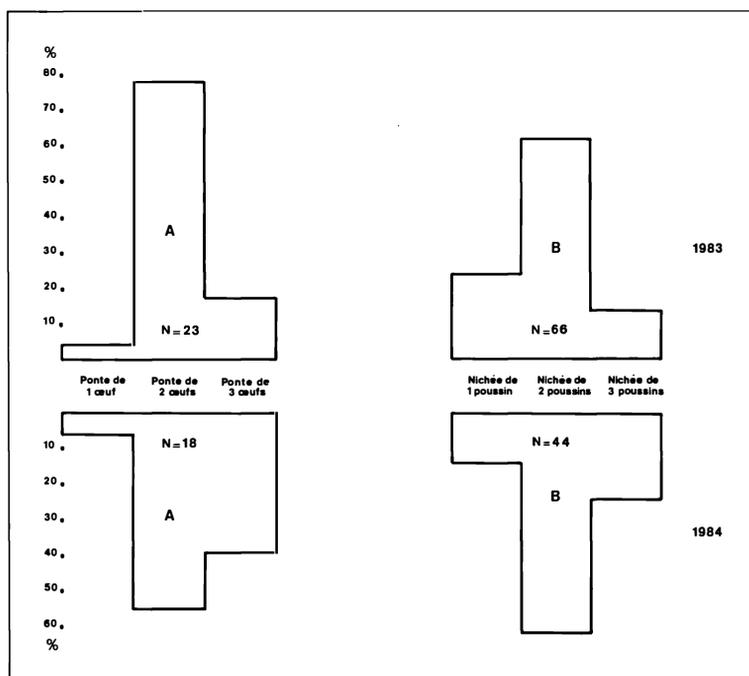


Figure 3. — Données sur le nombre d'œufs par ponte (A) et de poussins par nichée (B).

des pontes comprenant un ou deux œufs et déposées durant la première décade de septembre (Fig. 4). La seule de ces pontes dont les œufs aient éclos n'a pas donné de poussin à l'envol. Il est possible qu'il s'agisse de secondes pontes, mais nous ne pouvons pas en être certain, faute d'avoir contrôlé les adultes. On remarquera que le nombre de ces « pontes tardives » est indépendant des conditions climatiques rencontrées en septembre. Leur nombre est resté faible, alors que le temps du mois de septembre de chacune des trois années d'étude a été très différent (Fig. 4). Nous ne sommes pas certains non plus d'être en présence de pontes de remplacement dans les trois nids où nous avons constaté deux pontes successives à 10 jours d'intervalle, la seconde ponte seulement donnant une nichée. Ces pontes comprenaient un ou deux œufs. Mais, qu'il s'agisse de « secondes pontes » ou des « pontes de remplacement », ces phénomènes sont marginaux.

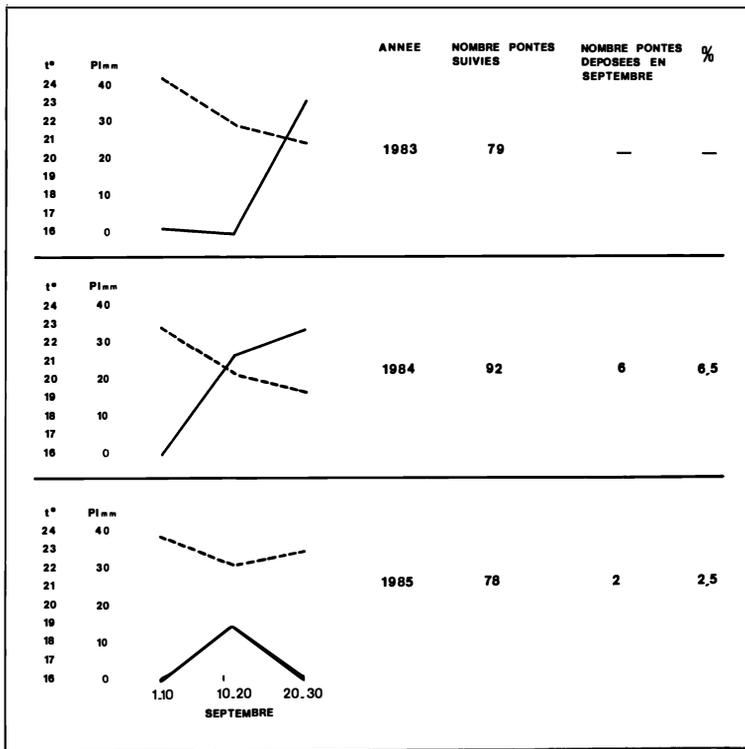


Figure 4. — Données sur la proportion de pontes déposées en septembre. A droite, pour chaque colonie et par année, le nombre total de pontes, le nombre de « secondes pontes » et leur pourcentage par rapport au nombre de nids occupés. A gauche, la température (t : en pointillé) et la pluviométrie (pl : en trait plein) figurées par décade. Les conditions climatiques étaient très différentes d'une année à l'autre. Malgré la sécheresse et la chaleur de septembre 1985, par rapport à 1984, on ne relève pas plus de « pontes tardives » cette année là.

II.3.2. — Taille moyenne des nichées

La mortalité des poussins durant l'élevage est faible (Fig. 6). Ces données sur la taille moyenne des nichées à l'envol sont indiquées au tableau II. Les nichées de deux poussins étaient majoritaires, représentant 62 % du total en 1983 et 1984 (Fig. 3).

II.3.3. — Taille des pontes par rapport à l'avancement relatif de la période de reproduction

Il apparaît qu'en 1983 et en 1984, les pontes de trois œufs étaient majoritaires en début de reproduction, et celles de un et deux œufs majoritaires en fin de reproduction (Fig. 5). On trouve ainsi une différence de près de deux semaines dans les dates moyennes de pontes de trois œufs d'une part, de un et deux œufs d'autre part. La séparation en deux moitiés des périodes de reproduction 1983 et 1984 cumulées montre que cette différence de production est significative (test $\chi^2 = 24,53$).

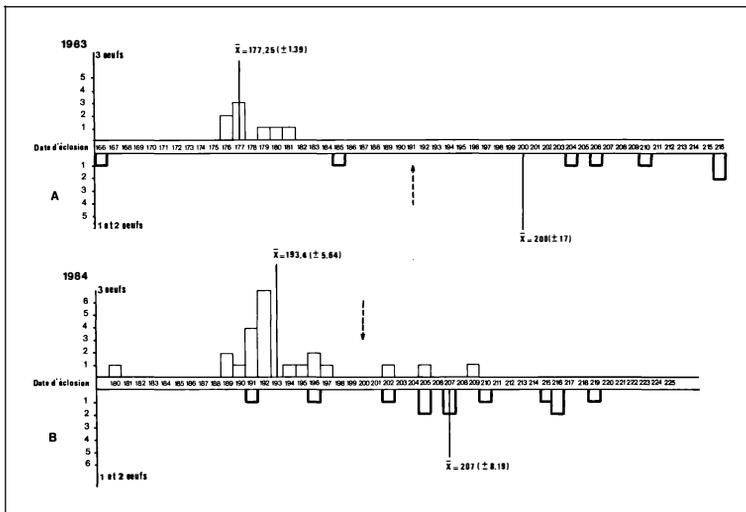


Figure 5. — Répartition dans le temps des pontes de trois œufs d'une part, d'un et de deux œufs d'autre part. En abscisse, les jours de l'année (civile) et en ordonnée, le nombre des pontes.
(A) Année 1983. En haut, pontes de trois œufs, en bas pontes de un et deux œufs.
(B) Année 1984. En haut, pontes de trois œufs ; en bas pontes de un et deux œufs.

II.3.4. — Succès de reproduction

Il est élevé. Pour 39 nids suivis de la ponte à l'envol, le taux d'éclosion était de 92,9 % et le succès de reproduction (de la ponte à l'envol des jeunes) de 83,8 % (Fig. 6). Il est rare que des pontes soient abandonnées et ne donnent pas de poussins, puisqu'elles ne représentaient que 3 % d'un échantillon de 150 nids occupés (5 échecs au stade de la ponte à Vacca et Poraggia en 1984 et 1985).

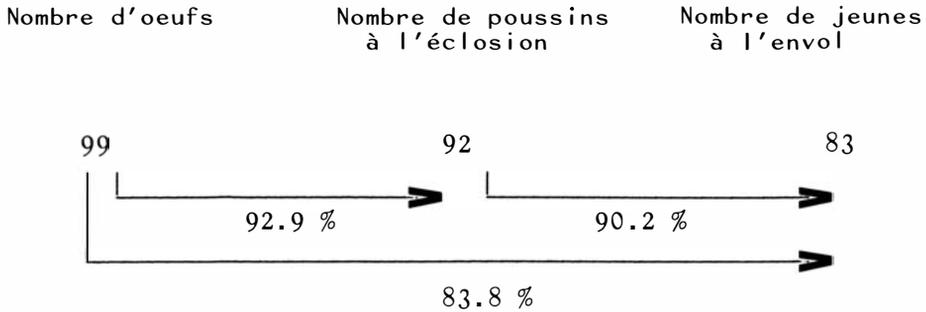


Figure 6. — Succès de reproduction de 39 nids suivis de la ponte à l'envol des jeunes à Vacca (1984 et 1985, 34 nids) et Poraggia (1985, 5 nids).

II.4. — Facteurs influençant la nidification

II.4.1. — *Les conditions climatiques et le début de la ponte*

La répartition du Martinet pâle (Cramp, 1985) correspond à quelques exceptions près, aux régions du Paléarctique et de ses proches limites qui possèdent un climat de type méditerranéen.

Les stations extrêmes sont les suivantes : au nord, Toulouse dont le climat est méditerranéen humide, à l'est et au sud le centre de l'Arabie Saoudite et du Tchad dont le climat est aride. D'une façon générale, la température moyenne annuelle dans l'aire de répartition de l'espèce est égale ou supérieure à 12 °C. Rappelons que le climat méditerranéen peut être défini comme un régime intermédiaire entre les climats tempéré et tropical ; il est caractérisé par une concentration des pluies en hiver, un été sec et chaud de longueur variable selon les régions, une grande irrégularité du régime des pluies selon les mois et selon les années, des hivers froids et un ensoleillement estival intense (Di Castri, 1981 ; Nahal, 1981 ; UNESCO-FAO, 1963).

Nous avons vu que la date moyenne de ponte du Martinet pâle en Corse se situait dans la seconde quinzaine de juin (Fig. 2). Or les relevés de température et de pluviométrie montrent que c'est à partir du mois de juin que la température augmente significativement ; de la même façon la pluviosité baisse sensiblement pour devenir presque nulle, après des mois d'avril et de mai généralement pluvieux (Fig. 7).

Il existe toutefois des différences d'une année à l'autre. Ainsi, en 1984, le début et la date moyenne de ponte avaient 8 jours de retard sur le déroulement de la nidification constatée en 1983 et en 1985. En 1984, les conditions climatiques étaient différentes de celles enregistrées en 1983 et en 1985, avec au mois de mai, des températures plus basses et une pluviométrie plus élevée que la moyenne (Fig. 8). Les différences des dates de ponte constatées d'une année à l'autre sont en relation avec le temps des semaines précédant la ponte.

Deux phénomènes peuvent expliquer pourquoi la ponte est retardée certaines années. Chez les martinets, au moment de la formation des œufs, les femelles ont besoin de surplus alimentaires pour compenser l'effort énergétique (O'Connor, 1979), ce qui n'est pas le cas, d'ailleurs, chez tous les migrateurs dont certaines espèces arrivent sur leurs lieux de nidification avec des réserves

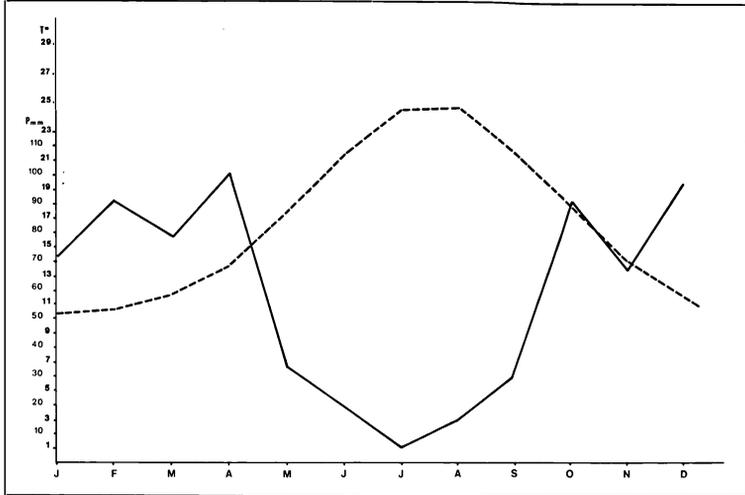


Figure 7. — Diagramme ombrothermique : Station météorologique La Chiappa. Période : 1962-1983. En abscisse, les mois de l'année ; en ordonnées, les températures en degrés Celsius et la pluviométrie en millimètres.

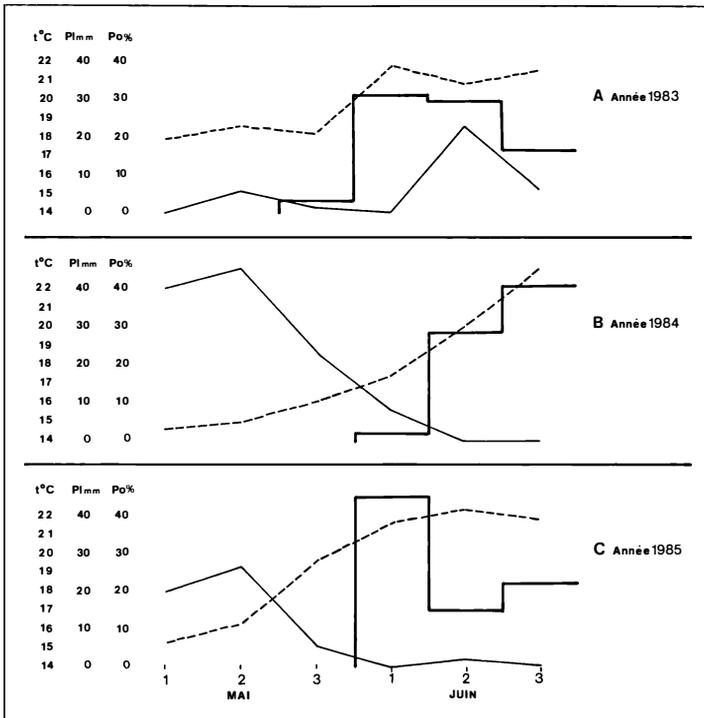


Figure 8. — Comparaison des données climatiques (température en pointillé, pluviométrie en trait plein) et du début de la période de ponte (histogrammes) au cours des 3 années d'étude. t = température, Pl = pluviométrie et Po = pontes exprimées en pourcentages. Informations présentées par décade.

suffisantes pour pondre (Perrins, 1985). Si les conditions climatiques se révèlent défavorables aux proies (insectes), les femelles de martinets peuvent alors retarder leur ponte. On connaît en effet l'importance des facteurs climatiques, notamment de la température de l'air sur l'abondance des insectes aériens (Taylor, 1963).

L'autre phénomène est lié aux conséquences directes de la pluie. Nous avons vu que dans les trois colonies étudiées, les nids étaient, en grande majorité, exposés au vent, mais surtout à la pluie, et le ruissellement des eaux peut prendre des proportions importantes sur ces îlots de roches cristallines où la terre est absente. Avec le risque d'avoir leur nid trempé, voire emporté, les oiseaux peuvent être contraints de reporter construction et ponte.

II.4.2. — Influence des conditions climatiques sur la croissance des poussins

L'examen des courbes de croissance de la longueur de l'aile et du poids (Figs. 1 et 9) montre que ces deux paramètres ne suivent pas la même progression. Si la croissance de l'aile est régulière, l'augmentation du poids ne l'est pas. La croissance pondérale de six poussins mesurés à intervalles rapprochés subit notamment deux baisses sensibles au cours des mêmes périodes, alors que la longueur de l'aile croît ou se stabilise. De même, en considérant à chaque passage l'ensemble des poussins mesurés, quelque soit leur âge, on s'aperçoit qu'au cours d'une même période, la plupart des sujets voient leur poids varier dans le même sens (perte ou gain) (Fig. 10). En comparant ces variations aux données météorologiques, il apparaît que les chutes de poids correspondent aux passages des perturbations matérialisées par des vents forts, une chute de la température ambiante et un peu de pluie. On sait que sous nos latitudes, les

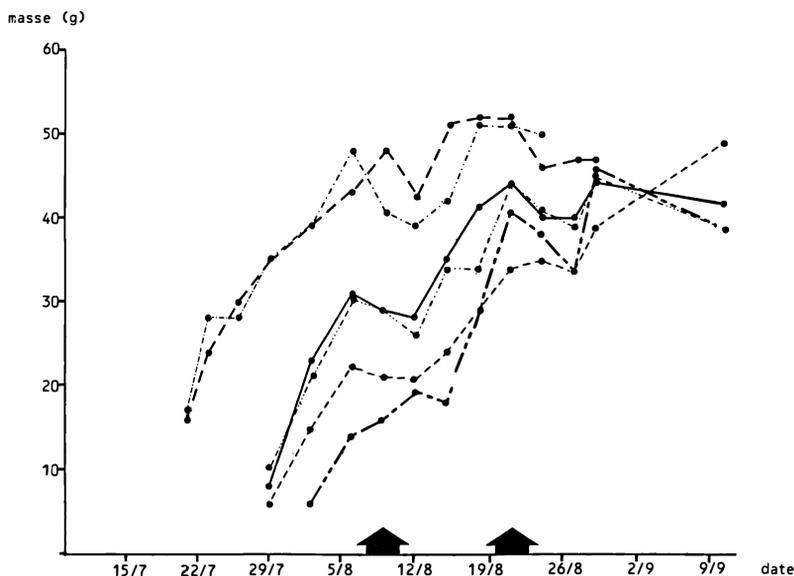


Figure 9. — Courbe de croissance pondérale de six poussins éclos à des dates différentes. Les flèches indiquent le passage des perturbations.

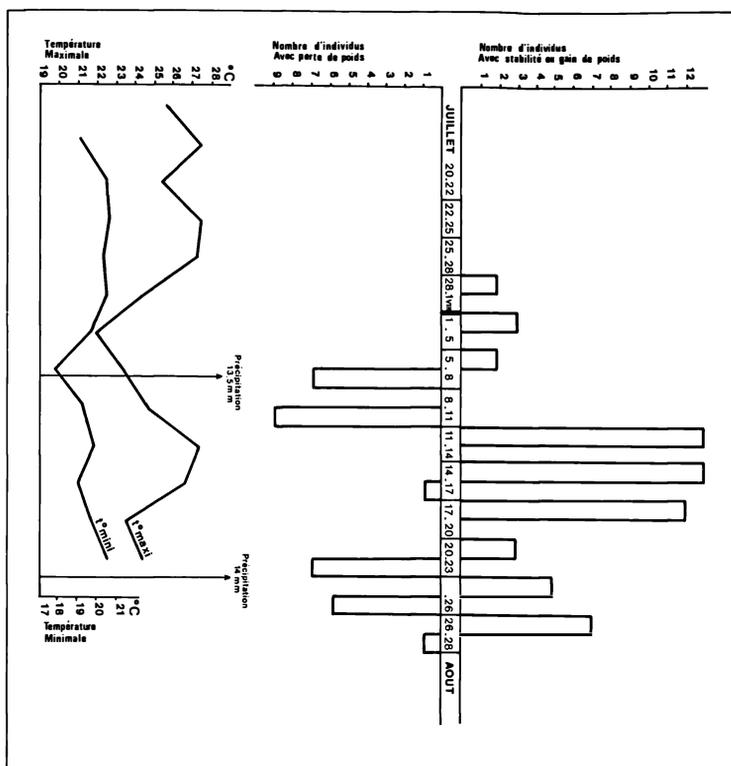


Figure 10. — Variations du poids des poussins en août 1984. Lors des deux perturbations (baisse des températures, suivie d'une pluie — en bas —), on constate qu'il y a une majorité d'oiseaux qui perdent du poids — en haut —. Les poussins suivis ont tous un âge supérieur ou égal à 24 jours. Les mesures sont effectuées à intervalles de 2 à 4 jours.

insectes aériens sont beaucoup moins nombreux pendant le passage des dépressions, ce qui contraint les martinets à parcourir de plus grandes distances pour rechercher leur nourriture (Elkins, 1983). Une telle relation entre les conditions climatiques et l'évolution du poids des poussins a été montrée chez le Martinet noir (Lack et Lack, 1951 b).

III. — DISCUSSION : SYNOPSIS DE LA REPRODUCTION EN MÉDITERRANÉE

III.1. — Le décalage des dates et sa relation avec les conditions climatiques

En regroupant les données détaillées de régions où la reproduction a été étudiée (Italie, Boano, 1979 ; Gibraltar, Finlayson, 1979) et des données plus éparses trouvées dans la littérature, on s'aperçoit qu'il existe des différences non négligeables selon la latitude entre les dates d'arrivée, de ponte et de départ des colonies. Ces données sont présentées dans le tableau III.

TABLEAU III

Données comparatives sur les dates de nidification, d'arrivée et de départ sur les sites de reproduction du Martinet pâle.

Les mois sont indiqués en chiffres romains, de I à XI.

On sait que cette espèce fait l'objet d'observations régulières en hiver dans la zone paléarctique (Cramp, 1985).

Latitude	Localité	Date d'arrivée	Date des premières pontes	Date moyenne de ponte	Départ des colonies	Références
45°	Nord de l'Italie (Turin)	17 IV - 2 V	18 V	—	X, fin XI	Boano (1979) Pulcher (1980)
43°30' - 42°30'	Sud France (Toulouse et Banyuls)	?	?	—	X, mi XI	Affre et Affre (1967) Hoffmann <i>et al.</i> (1951)
42°30'	Corse (Bastia)	fin IV - V	V	—	X, mi XI	Mouillard (1938), ce travail
41°30'	Corse (Cerbicale - Lavezzi)	fin IV - V	fin V - VI	17-26 VI	VIII - IX	ce travail
36°	Tunisie	II - III	V	—	VIII, fin IX	Thomsen et Jacobsen (1979), Lauthé (1967), Castan (1955)
36°	Gibraltar	fin II	V (15 IV)	3 ^e semaine V	IX, mi X	Finlayson (1979)
34°-32°	Maroc (Rabat et Essaouira)	I - II	fin III - V	—	VIII - X	Thévenot <i>et al.</i> (1980), (1982), de Naurois (1962)
28°	Iles Canaries	?	fin I	—	fin IX	Bannerman <i>in</i> Heim de Balsac (1949-50)
28°	Libye (Cyrénaïque)	I - III	—	—	VIII	Bundy (1976)
24°	Arabie saoudite (centre)	début III	—	—	VI - VII	Jennings (1980)

On peut s'interroger sur les causes de ce décalage, car la distance à parcourir entre le sud et le nord du Bassin méditerranéen ne suffit pas à expliquer de telles différences dans les périodes de reproduction d'un oiseau migrateur.

Nous avons vu que l'aire de répartition du Martinet pâle correspond, à quelques exceptions près, à des régions possédant un climat méditerranéen où la température moyenne annuelle est égale ou supérieure à 12 °C. Il est donc intéressant de détailler la situation climatique dans les différentes régions méditerranéennes et de la comparer à l'état d'avancement de la reproduction. La température est un facteur important ; nous avons vu que la date de ponte dans les colonies étudiées était en relation avec la température des semaines précédentes. Chez le Martinet noir, en Grande-Bretagne, la date moyenne de ponte est chaque année en relation avec la température de l'air des trois semaines précédentes (O'Connor, 1979).

Les données sur les températures sont extraites de l'Atlas climatique de l'Europe (UNESCO-FAO, 1963). Schématiquement, on peut distinguer deux

zones, le sud du Bassin méditerranéen (sud de 36° de latitude nord) et le nord du Bassin (nord de 41° de latitude nord).

Dans le sud, les martinets pâles arrivent en janvier ou février, quand la température moyenne mensuelle de l'air atteint 12°5 C. La ponte intervient dès mars ou avril, quand la température est supérieure à 15 °C. En juillet, alors que la température est supérieure à 20 °C, certains oiseaux entreprennent une seconde ponte. Ils désertent les colonies entre août et octobre.

Dans le nord, les premiers oiseaux arrivent en avril, quand la température moyenne de l'air atteint 12 °C. La ponte débute en mai et juin, quand la température dépasse 15 °C. Elle intervient surtout en juin quand la température atteint 20 °C. L'élevage des jeunes se déroule en juillet et août, période durant laquelle la température est élevée et relativement stable. En septembre, les températures moyennes sont comprises entre 17,5° et 22,5° ; c'est l'époque où certains martinets déposent des œufs que l'on peut attribuer à des secondes pontes. En novembre, les températures moyennes de l'air baissent sensiblement (entre 7,5 et 14 °C) et les derniers oiseaux quittent la région. Les dates d'arrivée et de ponte des martinets des colonies étudiées en Corse sont similaires à celles des oiseaux du Piémont (Italie) et du sud de la France continentale. Si leur désertion est plus précoce, intervenant en septembre à l'issue de l'élevage d'une seule nichée, la période de reproduction des colonies urbaines en Corse (Bastia) correspond néanmoins à celles des régions voisines (Tab. III).

On remarque que dans le sud aussi bien que dans le nord de l'aire de répartition, la saison de reproduction est relativement contractée. Dans le nord, la reproduction semble bien être conditionnée par des contraintes d'ordre climatique et par le délai maximal qu'un migrateur transsaharien peut consacrer à sa reproduction. En revanche, dans le sud, les oiseaux ont achevé leur reproduction alors que la température de l'air est encore élevée.

III.2. — Le nombre de pontes et de nichées

Heim de Balsac (1949-50) en présentant un panorama de la période de reproduction de l'espèce en Afrique-du-Nord suggérait que l'espèce pouvait élever deux nichées. Le tableau IV résume les informations connues sur le nombre des nichées élevées par les différentes populations. Les indications sont encore bien incomplètes, notamment sur les preuves de l'existence de secondes nichées et sur leur proportion par rapport aux premières nichées. A Gibraltar, Finlayson (1979) évalue à 63 % la proportion de couples élevant une seconde nichée (pour une année d'étude et 19 nids). Dans le nord de l'aire de répartition, il est régulier que des nichées prennent leur envol en octobre et en novembre (Tab. III) et l'on est tenté de les attribuer à des secondes pontes (Lack et Lack, 1951 a ; Affre et Affre, 1967). Dans les colonies étudiées sur les îlots, les rares « pontes tardives » de septembre n'ont jamais produit de jeunes à l'envol. Dans l'avenir, il serait intéressant de s'attacher à étudier, sur l'ensemble de l'aire de répartition, les « pontes tardives » : s'agit-il uniquement de secondes pontes, quelle est leur proportion par rapport aux premières pontes et leur chance de succès varie-t-elle avec le type d'habitat ?

III.3. — Taille moyenne des pontes et des nichées

Les comparaisons des données entre les différentes régions se heurtent à l'hétérogénéité des méthodes d'estimation. On constate dans le tableau V que

TABLEAU IV

Données sur l'existence d'une seconde nichée chez le Martinet pâle

Localité	Nombre de nichées	Références
Toulouse (France)	2 (probables)	Affre et Affre (1967)
Banyuls (France)	2 (probables)	Lack et Lack (1951 <i>a</i> et <i>b</i>)
Piémont (Italie)	2 (faible proportion)	Boano (Comm. pers.)
Bastia (Corse)	2 (probables, faible proportion)	Mouillard (1938), Mayaud (1951), ce travail
Tunisie	2 (1 cas sur 19)	Castan (1955)
Tanger (Maroc)	2 (probables)	Pineau et Giraud-Audine (1979)
Gibraltar	2 (63 % des premières nichées, N = 19)	Finlayson (1979)
Ilots de Corse	1	Ce travail
Centre Arabie saoudite	1 (probable)	Jennings (1980)

TABLEAU V

Données comparatives sur la moyenne des pontes dans trois colonies de Méditerranée.(N = taille de l'échantillon, σ = écart-type).

Localité	Première ponte	N	Ponte tardive ou seconde ponte	N	Références
Ilots de l'étude (Corse)	2.21 ($\sigma = 0.52$)	41	1.37 ($\sigma = 0.52$)	6	ce travail
Piémont (Italie)	2.64 ($\sigma = 0.56$)	28	Pas d'information		Boano (1979)
Gibraltar (Péninsule ibérique)	2.89 ($\sigma = 0.46$)	19	1.95 ($\sigma = 0.58$)	22	Finlayson (1979)

TABLEAU VI

Données comparatives sur la moyenne des nichées à l'envol(N = taille de l'échantillon, σ = écart-type)

Localité	Moyenne de la première nichée	N	Références
Ilots de l'étude (Corse)	1.97 ($\sigma = 0.62$)	108	ce travail
Piémont (Italie)	2.00 ($\sigma = 0.68$)	14	Boano (1979)

la taille moyenne des pontes de trois colonies méditerranéennes est comprise entre deux et trois œufs. Pour la taille moyenne des nichées, le seul point de comparaison est avec le Piémont où les résultats diffèrent peu de ceux obtenus en Corse (Tab. VI).

Par ailleurs, nous avons vu que les pontes de trois œufs étaient plus fréquentes en début qu'en fin de reproduction. Un phénomène similaire a été décrit chez le Martinet noir (O'Connor, 1979). Cet auteur a montré aussi que la proportion de pontes de trois œufs variait d'une année à l'autre, selon les conditions climatiques des semaines précédant la ponte.

III.4. — Durée d'incubation et d'élevage

Une comparaison n'est possible qu'avec les données obtenues à Gibraltar (Finlayson, 1979). Les résultats sont voisins de ceux trouvés en Corse (Tab. VII). Pour la durée de l'élevage, cet auteur ne précise pas s'il s'agit de première ou de seconde nichée. Quoiqu'il en soit, les poussins de ces éventuelles secondes nichées — dont la moyenne est inférieure à celle des premières — ont une croissance pondérale aussi forte.

Chez le Martinet noir en Grande-Bretagne, Lack et Lack (1951 b) ont montré qu'il existait des différences importantes dans la durée de l'élevage, d'une nichée à l'autre, et surtout d'une année à l'autre, si les conditions climatiques étaient favorables ou au contraire défavorables. De telles variations doivent se rencontrer d'une façon beaucoup plus rare chez les nichées de martinets pâles en raison de la plus grande stabilité du climat méditerranéen, en été.

TABLEAU VII

Données comparatives sur les durées de l'élevage et de l'incubation (en jours)
(σ indique l'écart-type et N taille de l'échantillon en nombre d'œufs ou d'individus)

Localité	Durée de l'incubation en jours	N	Durée de l'élevage en jours	N	Références
Ilots de l'étude (Corse)	21 (20-23)	7	45,5 ($\sigma = 2.57$)	10	ce travail
Gibraltar	21,4 ($\sigma = 1.4$)	8	46,4 ($\sigma = 2.18$)	10	Finlayson (1979)

IV. — CONCLUSION : ORIGINALITÉ DES COLONIES MICRO-INSULAIRES AU SEIN DES POPULATIONS DU NORD DE LA MÉDITERRANÉE

Nous avons vu que dans les trois colonies étudiées, les nids sont peu — ou pas du tout — abrités, conditions rendues possibles grâce à l'absence de prédateurs terrestres. Ceci conduit les oiseaux à utiliser un mode de nidification peu contraignant qui permet à un nombre relativement élevé d'individus de nicher

sur un espace restreint. Mais il présente au moins un désavantage important, c'est le risque de voir leur nid détruit par les intempéries, pour les nidifications les plus tardives. Le climat méditerranéen leur assure une assez grande sécurité pour une première nichée de juin à août, en revanche les pluies abondantes en septembre et surtout en octobre (Figs. 4 et 7) les empêchent de nicher plus tardivement.

A l'inverse, les autres grandes colonies dont les nids sont établis dans des bâtiments urbains bénéficient d'une plus grande protection où ils n'ont pas à souffrir directement des caprices du temps. Dans ces conditions, les oiseaux ont moins de difficultés à élever des nichées en octobre, mais ils éprouvent des contraintes supplémentaires pour rechercher des sites inaccessibles aux prédateurs, ce qui les obligent bien souvent à nicher isolément. Cette constatation peut apparaître comme un désavantage chez une espèce coloniale.

Toutefois, la situation n'est pas toujours aussi contrastée et Lack (1956) fait remarquer que les nids d'*Apus pallidus* sont souvent établis dans un lieu où ils sont visibles, qu'ils soient construits dans un site naturel ou dans un bâtiment, alors que les nids d'*Apus apus* et *Apus melba* sont généralement cachés. *Apus pallidus* semble faire preuve de beaucoup plus de souplesse dans le choix des sites de nidification : nids construits dans les rochers, dans des stipes de palmiers (Laferrère, 1972 ; Thévenot *et al.*, 1980), dans d'anciens nids de *Delichon urbica* (Hoffmann *et al.*, 1951), à l'extérieur de bâtiments (gouttières, avancées de toitures, nids posés sur des chevrons), cachés dans des cavités de bâtiments (Affre et Affre, 1967 ; Boano, 1979).

De nombreux martinets pâles nichent dans des villes, mais beaucoup n'ont pas pour autant cessé de se reproduire dans des sites qui devaient être les seuls auparavant : falaises, grottes et îlots. Alors que d'autres espèces, certainement favorisées par le développement des constructions humaines, nichent aujourd'hui rarement ailleurs que dans des bâtiments (*Apus apus*, *Hirundo rustica*...), l'éclectisme d'*Apus pallidus* est d'autant plus étonnant que sa répartition correspond à des régions où l'architecture urbaine est développée depuis beaucoup plus longtemps que dans le nord de l'Europe.

S'il se confirmait que les martinets pâles qui nichent dans des bâtiments élèvent régulièrement et en proportion non négligeable, une seconde nichée, les populations étudiées sur les îlots auraient une production inférieure en jeunes. Le fait de n'élever qu'une seule nichée sur les îlots, même les années où les conditions climatiques sont favorables, apparaîtrait alors comme un trait particulier. En colonisant les bâtiments où ils trouvent une sécurité pour nicher tardivement, les oiseaux mettraient à profit le caractère de « seconde ponte », inutilisée chez les populations des îlots.

L'effort de reproduction, inégal entre les deux modes de nidification, devrait se traduire par une différence de stratégie démographique. Plusieurs hypothèses peuvent être formulées pour expliquer comment se maintiennent les petites populations nichant dans des « conditions naturelles », désavantagées par une production plus faible. On pense d'abord à une émigration de sujets nés dans des bâtiments vers les sites naturels. Mais il est possible aussi que la survie des sujets adultes et (ou) immatures soit plus élevée chez les oiseaux nichant sur des îlots. Enfin, troisième hypothèse, on ne peut exclure que le nombre de jeunes à l'envol soit sensiblement le même sur une longue période, dans un cas comme dans l'autre. En effet, la plus forte production des nids établis dans des bâtiments pourrait être diminuée, certaines années, par des

phénomènes régulateurs, comme par exemple le parasitisme externe. Une meilleure connaissance des modalités de la reproduction en milieu urbain devrait permettre de tester ces hypothèses.

RÉSUMÉ

Cette étude présente des informations sur la période et le succès de reproduction de trois colonies de martinets pâles (*Apus pallidus*) nichant sur des flots du sud de la Corse. La ponte est étalée sur près de deux mois, mais la plupart des œufs sont déposés durant les trois premières semaines de la période. Il semble que le début de la ponte soit en relation avec le climat (pluie et température) des deux semaines précédentes, mais la différence entre les dates moyennes n'excède pas une huitaine de jours d'une année à l'autre.

Une comparaison des périodes de reproduction des populations de l'aire de répartition laisse apparaître des décalages de date qui correspondent aux différences de température moyenne mensuelle entre les régions. Les données démographiques sont sensiblement les mêmes entre les colonies étudiées et celles recueillies chez d'autres populations ; toutefois, les martinets des flots n'élèvent pas de nichées tardives, contrairement à certaines populations urbaines.

SUMMARY

Three colonies of pallid swifts (*Apus pallidus*) were studied from 1983 to 1985 on three islets off the coast of Corsica.

Egg laying was spread over nearly two months, but most of the eggs were laid during the first three weeks of the breeding season. The onset of egg laying was apparently influenced by the weather conditions prevailing during the preceding two weeks. However, yearly differences of average laying dates did not exceed a week. Differences of laying dates between different breeding areas generally correspond to differences in monthly average temperatures between these areas.

The demographic structure of the population studied did not differ much from that of other populations. However, pallid swifts did not lay late clutches on these Corsican islets, contrary to what happens in some urban populations.

REMERCIEMENTS

Il nous est agréable de remercier toutes les personnes qui nous ont facilité la réalisation de ce travail : Christian Hily pour son efficacité sur le terrain lors des relevés réguliers durant la saison 1984, Marc Audibert, André Faby, Roger Miniconi, Jean-Pierre Panzani et Olivier Patrimonio pour leur aide lors des visites durant les trois années de l'étude, le Service de la Météorologie nationale (en la personne de M. Guardiola) pour les renseignements transmis, G. Boano pour les échanges fructueux qu'il a eus avec l'un de nous (D.B.) et Roger Prodon qui a pris le temps de relire le manuscrit, nous prodiguant des conseils judicieux. Jocelyne Bigot s'est chargée de la dactylographie et Jean-Jacques Luciani a réalisé les figures.

RÉFÉRENCES

- AFFRE, G. et AFFRE, L. (1967). — Observations automnales sur une colonie de Martinets pâles, *Apus pallidus*, à Toulouse. *Alauda*, 35 : 108-117.
- BART, J. (1978). — Impact of human visitations on avian nesting success. *The Living Bird*, 16 : 187-192.
- BECKING, J.H. (1985). — Article « Edible - nest ». In Campbell, B. et Lack, E. (Eds). *Dictionary of Birds*. Poyser, Calton.
- BOANO, G. (1979). — Il Rondone pallido *Apus pallidus* in Piemonte : *Riv. it. Orn.*, 44 : 1-23.
- BUNDY, G. (1976). — *The Birds of Libya*. B.O.U. Check-list n° 1. 102 pp.
- CASTAN, R. (1955). — Le Martinet pâle à Gabès *Apus pallidus Brehmorum* (Hartert). *Ois. Rev. fr. Orn.*, 25 : 172-178.
- CRAMP, S. (ed.) (1985). — *The Birds of Western Palearctic*, Volume IV. Oxford University Press.
- DI CASTRI, F. (1981). — Mediterranean-type shrublands of the world. In Di Castri, F., Goodall, D.W. et Specht, R.L. (eds). *Mediterranean-type shrublands. Ecosystems of the World*, volume 11, Elsevier, pp. 1-52.
- ELKINS, N. (1983). — *Weather and Bird Behaviour*. Poyser, Calton.
- FINLAYSON, J.C. (1979). — *The ecology and behaviour of closely related species in Gibraltar (with special reference to swifts and warblers)*. Ph. D. Thesis, University of Oxford.
- GAUTHIER, A. (1984). — *Première contribution à la connaissance de la géologie des îles Cerbicale et des îles Lavezzi*. Parc naturel régional de la Corse. 58 pp.
- GÉROUDET, P. (1961). — Gîtes nocturnes de Martinets pâles à Bastia (Corse). *Alauda*, 29 : 147-149.
- HEIM DE BALSAC, H. (1949-50). — Les dates de migration et de reproduction du Martinet pâle en Afrique du Nord. *Alauda*, 27-28 : 108-112.
- HOFFMANN, L., HUE, F., SCHWAZ, M. et WACKERNAGEL, H. (1951). — Nouvelles observations sur les Martinets pâles. *Ois. Rev. fr. Orn.*, 21 : 304-309.
- JENNINGS, M.C. (1980). — Breeding birds in Central Arabia. *Sandgrouse*, 1 : 71-81.
- LACK, D. (1956). — A review of the genera and nesting habits of swifts. *Auk*, 73 : 1-32.
- LACK, D. et LACK, E. (1951 a). — Découverte de la reproduction d'*Apus pallidus* en France. *Alauda*, 19 : 49.
- LACK, D. et LACK, E. (1951 b). — The breeding biology of the swift *Apus apus*. *Ibis*, 93 : 501-546.
- LAFERRÈRE, M. (1972). — Sur le mode de nidification d'*Apus pallidus* (Shelley) et d'*Apus affinis* (Gray). *Alauda*, 40 : 290-292.
- LAUNAY, G. (1984). — *Dynamique de population du Goéland leucopée sur les côtes méditerranéennes françaises*. Parc National de Port-Cros, 22 pp.
- LAUTHÉ, P. (1967). — Observations sur les dates de nidification de Martinets pâles. *Alauda*, 35 : 74.
- MAYAUD, N. (1951). — Martinet pâle et Martinet noir. *Alauda*, 19 : 49-51.
- MOUILLARD, B. (1938). Note sur le Martinet noir en Corse. *Alauda*, 10 : 209-210.
- NAHAL, I. (1981). — The mediterranean climate from a biological viewpoint. In Di Castri, F., Goodall, D.W. et Specht, R.L. (eds.). *Mediterranean-type shrublands. Ecosystems of the World*, volume 11, Elsevier, pp. 63-86.
- NAUROIS, R. de (1962). — Recherches sur l'avifaune de la côte atlantique du Maroc, du détroit de Gibraltar aux îles de Mogador. *Alauda*, 29 : 241-259.
- O'CONNOR, R.J. (1979). — Egg weights and brood reduction in the European swift (*Apus apus*). *Condor*, 81 : 133-145.
- PERRINS, C.M. (1985). — Article « Breeding seasons ». In Campbell, B. et Lack E. (eds.). *Dictionary of Birds*. Poyser, Calton.
- PINEAU, J. et GIRAUD-AUDINE, M. (1979). — Les oiseaux de la Péninsule Tingitane. *Trav. Inst. Scient.*, Rabat (38) : 1-132.
- PULCHER, C. (1980). — Nidificazione tardiva del Rondone Pallido *Apus pallidus* in Piemonte. *Avocetta*, 4 : 43-44.
- TAYLOR, L.R. (1963). — Analysis of the effect of temperature on insects in flight. *J. Anim. Ecol.*, 32 : 99-117.
- THÉVENOT, M., BERGIER, P. et BEAUBRUN, P. (1980). — Compte-rendu d'ornithologie marocaine, année 1979. *Documents, Inst. Scient. Rabat*. (5).
- THÉVENOT, M., BEAUBRUN, P., BAOUAB, R.E. et BERGIER, P. (1982). — Compte-rendu d'ornithologie marocaine, année 1981. *Documents, Inst. Scient. Rabat*. (7).
- THOMSEN, P. et JACOBSEN, P. (1981). — *The birds of Tunisia*. Copenhague. 176 pp.
- UNESCO-FAO, 1963. — *Carte bioclimatique de la zone méditerranéenne*. Recherches sur la Zone Aride, XXI, 66 pp.