

CHRONOLOGIE COMPORTEMENTALE DU MARTINET NOIR *APUS APUS* SUR UN SITE DE REPRODUCTION CHOISIR UNE CAVITÉ, LA PARTAGER, LA DÉFENDRE

BERNARD GENTON



B. Genton

Emulation collective sonore de Martinets noirs *Apus apus* immatures, ou ronde d'été, en face du Château de Rolle VD. 13 juillet 2009.

La saison de reproduction des Martinets noirs présente plusieurs niveaux chronologiques, qui se superposent et interagissent : d'une part, un calendrier d'arrivées bien différencié selon les générations, la recherche d'un nid, puis d'un partenaire selon des étapes structurées, complexes et souvent longues par les plus âgés des immatures ; d'autre part, un calendrier progressif des turbulences colonisatrices et vindicatives, que subissent les reproducteurs pendant une nidification où ils défendent leur cavité et son contenu avec pugnacité. Cet article a pour vocation de les préciser sur la base d'observations naturalistes quotidiennes.

Certains comportements de Martinets noirs établis en nichoirs dans une colonie à Féchy VD ont déjà fait l'objet d'une publication (GENTON 2005). Nous y décrivions notamment le calendrier d'installation des oiseaux selon leur âge. Nos observations avaient conduit à distinguer quatre cohortes, ou générations, de martinets,

d'après leurs comportements hors nichoirs, indicateurs de leur maturité sexuelle, des plus jeunes aux plus âgés :

- les « effleureurs », immatures de 2^e, 3^e et éventuellement 4^e année civile (a. c.), qui frôlent les cavités sans quasiment jamais pénétrer ;

- les «*pré-nicheurs*», immatures de (3^e), 4^e, éventuellement 5^e a. c., qui, après être passés par un stade d'«*explorateurs*» (visites de diverses cavités), finissent par en choisir une, ébauchent un nid et, exceptionnellement, y pondent – mais sans suite ;
- les «*jeunes nicheurs*», qui pondent et se reproduisent pour la première fois, généralement dans la cavité sélectionnée par eux l'année précédente, lorsqu'ils étaient «*pré-nicheurs*» ;
- les «*adultes reproducteurs*», fidèles à leur cavité (souvent à vie), qui composent la base solide et stable de la colonie.

Situation et méthodes

La description des diverses modulations du cri et la classification des types de vols du Martinet noir, dont le vol copulatoire, ainsi que la fréquente évocation des spectaculaires rondes sonores, ont été l'objet de l'attention de bon nombre d'auteurs. Par contre, les allusions aux autres comportements prénuptiaux, observables hors cavités, nous semblent plus rares et nous paraissent un peu le parent pauvre d'une pourtant très riche littérature consacrée à cette espèce.

Un grand nombre de publications sur la nidification du Martinet noir se concentrent sur les relations qu'entretient cette espèce avec les conditions géo-climatiques, et surtout sur les différents aspects de sa biologie de reproduction observables et mesurables à l'intérieur des nids. Cette dernière approche n'est pas possible dans les conditions des quelques colonies dont j'opère le suivi. La démarche choisie est donc de type observation quotidienne systématique, ciblée sur les comportements visibles hors cavités.

La grande majorité des constats et des comportements décrits dans cet article proviennent du suivi de proximité de la colonie occupant ma maison, à Féchy VD, altitude 440 m, dans le bassin lémanique (coordonnées : 46°29'N/06°22'E). Dans cette colonie rurale, dite «*du Jordil*» (42 nichoirs en 2010), je pratique très régulièrement des observations comportementales depuis 1997. De 2002 à 2004, mes affûts sont devenus rigoureusement quotidiens à raison d'environ 50 h par année, et, dès 2005, de 250 à 500 h annuelles. Ces

observations me permettent, par exemple, des distinctions d'individus à leurs comportements, leurs habitudes, leurs vols, leurs trajectoires rituelles d'arrivée au nid. Depuis mon poste, toutes les entrées et les sorties des nichoirs sont visibles simultanément. En 2005 a par ailleurs commencé le baguage des jeunes au nid – et, dès 2008, leur baguage en couleur.

En 2009, j'ai ainsi effectué 475 h d'observations, qui m'ont permis de répertorier 4944 entrées en nichoir (relevés : N° nichoir ; heure ; comportement, cas échéant).

Cet article est orienté vers les comportements se rapportant avant tout à quatre aspects de la saison de nidification : 1) la **recherche et le choix d'une cavité** ; 2) les **stratégies pour qu'un partenaire l'adopte et le partage** ; 3) la **défense du nid et les perturbations de la nidification** ; 4) le **premier envol des juvéniles**.

Effectif de la colonie et dynamique de colonisation

Dès le début de la saison 2008, pour la première fois, l'effectif de la colonie du Jordil a approché la vingtaine de couples reproducteurs. Dès lors le changement de dynamique de colonisation annuelle a été spectaculaire : jusque-là, le gain annuel de nouveaux reproducteurs était d'un, voire rarement deux couple(s), presque toujours constitué(s) de «*pré-nicheurs*» de l'année précédente. Or, en 2009, 9 nouveaux couples reproducteurs se sont installés, dont 5 ont fait leur apparition initiale. Les 4 autres étaient arrivés au cours de la saison 2008, avec le statut de «*pré-nicheurs*». Ajoutons encore deux autres nouveaux couples de «*pré-nicheurs*», apparus en 2009 et potentiels reproducteurs dès 2010. Tout cela est impressionnant !

Faut-il pour autant en déduire que l'effectif des couples reproducteurs d'une colonie constitue un facteur déterminant dans son attractivité vis-à-vis de nouveaux occupants potentiels ? Dans ce cas, le volume d'une vingtaine de couples présents pourrait bien constituer la taille critique à partir de laquelle la dynamique de groupe induit une forte intensité de stimulation-incitation à la colonisation du site par de nouveaux couples.

Pour étayer cette suggestion (et éliminer l'éventualité d'un transfert massif d'une colonie privée de ses cavités par une rénovation de



bâtiment), il vaut la peine de comparer le taux d'accroissement 2009 de ma colonie avec celui de la population nicheuse de la région :

- la maison voisine située à moins de 40 m : 10 nichoirs en place, dont 8 libres, et gain d'un seul couple ;
- l'église de Féchy (GENTON 2009), 600 m au nord-ouest : 23 cavités en place, dont 20 libres, et gain d'un seul couple ;
- l'arsenal de Morges VD, 9500 m à l'est : 24 nichoirs en place, dont 23 libres, et gain d'un seul couple.

L'inventaire des nouveaux sites de nidification que j'ai visités en 2009, dans un rayon de moins de 10 km de mon domicile, a abouti au total de 88 nichoirs libres et de 0 à 3 couples nicheurs par site... pour un gain total de 4 couples seulement. Même si une colonie de la région avait subi la fermeture de ses cavités pour cause de rénovation de bâtiments, il n'y aurait eu aucune raison apparente pour que ses nicheurs ne se répartissent pas dans ces cavités à disposition plutôt que d'affluer massivement au Jordil (près d'une dizaine de couples d'un coup). Une quantité minimale de couples nicheurs (la vingtaine constituerait-elle la taille critique?) pourrait ainsi représenter le facteur qui détermine une forte attractivité d'un site sur de potentiels futurs reproducteurs.

Chercher et choisir un nid

Phase préliminaire et ambiguë : les effleurements des immatures, sorte de pseudo-territorialité

Entre deux déclenchements des célèbres rondes sonores en trombe, les immatures de 2^e a. c., 3^e, voire de 4^e a. c. pratiquent des moments d'effleurement collectif des trous d'envol de la colonie. La tentation serait forte d'assimiler ces jeux aériens à la première étape de reconnaissance d'un site potentiel de nidification. Mais l'affirmation me paraîtrait hâtive, tant la composante territoriale de ces comportements semble faible : à tenter de décoder objectivement le détail des conduites et des types de vol de ces immatures, ce sont bien plutôt des aspects sociaux et ludiques

qui transparaissent, dans la mesure où ils ne comportent pas de véritable agressivité ni d'actes de colonialisme intrusif.

Ces dernières années, les très nombreuses photos que j'ai prises en parallèle à mes observations mettent d'ailleurs clairement en évidence des attitudes de vol totalement saugrenues et surprenantes à proximité immédiate des nichoirs ; ces arabesques n'ont rien à voir avec des trajectoires de véritables pénétrations dans les cavités. L'intention n'est sans doute pas foncièrement d'accaparer ces dernières, mais juste de les frôler dans une curiosité assez débridée (photo du bas, p. 256).

Il semble aussi qu'il y ait une focalisation des « effleureurs » sur des cavités particulières. Serait-ce lié à une sorte de mémoire de la dynamique familiale, ou tout au moins sociale, des nids de naissance ? Sinon, comment expliquer le fait que, selon mes observations, les nichoirs traditionnellement occupés soient effleurés des milliers de fois par saison, alors que les nichoirs libres ne le sont que quelques petites centaines de fois ?

La différence entre une arrivée de reproducteur et un effleurement d'immature est claire et manifeste : les premiers arrivent selon des trajectoires linéaires simples, rapides et souvent ritualisées, avec engouffrement immédiat, alors que les immatures ont des trajectoires compliquées, hésitantes, avec battements d'ailes, loopings et déséquilibres divers. Pour cette génération, les effleurements débouchent quelquefois sur un accrochage à la porte du nichoir, et, rarement, sur une hésitante pénétration partielle du corps, immédiatement suivie d'un retrait fébrile et d'un envol.

Si l'on prend en considération non pas les effleurements, mais les véritables entrées en nichoirs, il est alors frappant de constater que la génération des effleureurs n'en effectue qu'exceptionnellement. C'est l'engouffrement total du corps de l'oiseau, momentané ou non, que j'appelle une entrée. En 2009, sur 4944 entrées répertoriées dans ma colonie du Jordil, seules 44 (0,89%) ont été effectuées par la génération des effleureurs. Il faut aussi souligner l'absence totale des effleureurs pendant les jours de bise modérée à forte, de vent d'ouest soutenu ou de temps pluvieux, alors que tous les reproducteurs sont présents.



B. Genton

Accrochage de recherche d'un « pré-nicheur » contrecarré à coups de bec par un adulte reproducteur.
Féchy VD, 2 juillet 2009.

En tout état de cause, cette phase peut difficilement être considérée comme une véritable étape de colonisation, ni même vraiment de reconnaissance au sens strict du terme, mais comme un épisode saisonnier de curiosité et de jeux spatiaux assez débridés, liés à l'attraction sociale de la colonie.

Phase 1 : une vraie pré-sélection de la cavité par les « accrochages » des pré-nicheurs

A son arrivée printanière à la colonie, le martinet en âge d'être vraiment motivé par la colonisation d'une cavité se met, dès le premier jour, à pratiquer des reconnaissances au vol sous forme de petits arcs de cercle reproduits fidèlement à de très nombreuses reprises : les vols en boucle. Selon les structures spatiales de l'environnement du site, le diamètre de ces arcs peut généralement mesurer de 7 à 15 m. GORY (1991) appelle ce type de trajectoires aériennes les « vols circulaires ». Ce mode de reconnaissance consiste à s'agripper furtivement, mais de façon répétitive, à un seul (parfois à plusieurs, mais proches) trou(s) d'envol et à s'y maintenir plusieurs secondes. Ces manifestations sont le signe du début d'une véritable volonté de colonisation par les « pré-nicheurs », génération dont on pourrait dire qu'elle se trouve dans un stade « pubertaire ».

Il semble admis que ce sont les mâles qui effectuent généralement la recherche initiale et le choix originel de l'emplacement du nid (GÉROUDET 1998).

Si, au tout début de cette phase, le compor-



B. Genton

Nouvel occupant : encore curieux et méfiant.
Féchy VD, 26 juin 2008.

tement d'accrochages ressemble un peu aux effleurements, il n'en est pas moins d'une tout autre nature : il est pratiqué par des individus isolés et ne comporte jamais la connotation sociale ou collective presque toujours à l'œuvre pendant les phases d'effleurements. C'est donc par opposition aux « effleureurs » que j'ai attribué l'appellation « d'explorateurs » aux individus qui manifestent ces comportements de véritables colonisateurs.

Leurs accrochages successifs et répétitifs aux parois des nichoirs sont souvent marqués par la caractéristique suivante, que je nomme « reconnaissance frappante » : l'impact des pattes et du corps avec le nichoir produit un bruit marqué, plus fort que celui engendré par l'arrivée d'un adulte reproducteur. Cela provient-il de la maladresse due à l'inexpérience ? J'ai souvent eu l'impression que cette résonance était délibérée, dans l'intention de pouvoir alerter les « propriétaires » éventuels, de les faire se manifester vocalement et d'éviter ainsi des conflits, en ayant alors la possibilité de se rabattre sur la reconnaissance d'autres cavités. En effet, lors de suspicion d'intrusions, un couple d'adultes reproducteurs installés vient se positionner au bord du nid et pousse de concert des cris stridents spécifiques, à fin de dissuasion (attitude visible sur les photos des pp. 248 et 256).

La durée d'un accrochage peut être très variable : d'une seconde à plus de quarante minutes. Dans le cas, peu courant, d'insistance du jeune vis-à-vis d'un nichoir déjà occupé, le « maître des lieux » harcèle le visiteur indésirable à coups de bec, technique peu douloureuse pour le « pré-nicheur » et rarement aussitôt dissuasive (visible sur photo p. 246).

Phase 2 : choix d'une cavité et fidélisation au nid

Après accrochages innombrables et engouffrements partiels, puis complets, dans différents nichoirs, le jeune colonisateur finit par occuper une cavité précise, de façon épisodique et peu stable pendant les premiers jours. A ce stade de la colonisation, il est susceptible de se tromper de trajectoire à de nombreuses reprises et d'occuper momen-

tanément d'autres cavités. Par la suite, il se concentre progressivement sur le nid de son choix, consolide et fixe une trajectoire d'arrivée personnelle et privilégiée. Au fil des jours, le geste d'engouffrement dans la cavité se fait plus précis et plus fluide. Au début, le colonisateur s'accroche, hésite, entre avec difficulté, ressort parfois aussitôt, comme paniqué. Après deux ou trois jours, il pénètre de façon plus instantanée et reste souvent quelques minutes à l'intérieur. Quelques jours plus tard, la pénétration se déroule avec aisance, dans la continuité du vol ; chez certains individus elle finit par se dérouler à très grande vitesse et semble presque être partie constitutive du vol ! VAN ARKEL (1997) indique d'ailleurs que : « *Le Martinet noir arrive devant l'ouverture de son nid à la vitesse de 70 km/h (...)* », quand l'accès aux cavités est dégagé.

Dès ce stade, le nouvel occupant séjourne pendant de longs moments dans la cavité et y passe très souvent la nuit. Il vient aussi parfois « s'asseoir » sur le trou d'envol, le corps à moitié émergeant du nichoir et tend le cou dans tous les sens pour observer les environs immédiats (photo en p. 246). J'ai observé à maintes reprises un comportement très similaire, bien que beaucoup plus nerveux, immédiatement avant le tout premier envol d'un jeune au nid (développé en p. 258). Le martinet s'approprie alors la cavité en solitaire absolu, pendant généralement une semaine à dix jours (à l'exception pas plus de deux jours) ; ce laps de temps de solitude est rarement dépassé. Il défend systématiquement son nichoir contre les tentatives de visite de tous ses congénères, donc, certainement, contre des individus de l'autre sexe qui constitueraient pourtant des partenaires potentiels. C'est la phase d'obstruction absolue. Les visites non désirées sont souvent le fait d'un martinet qui suit, de près et à l'improviste, un congénère. Il faut en effet noter qu'un Martinet noir (ou un couple), en plongée vers son nid, est souvent suivi de très près par un autre individu, sans incitation préalable. Il me semble qu'il ne s'agit souvent que d'un réflexe social d'imitation, qui me paraît s'apparenter bien plus à du jeu et de la curiosité qu'à de l'agressivité ou de la compétition, du moins dans ces conditions-là.



Entrée ratée, distance trop courte. Féchy VD, 1^{er} juillet 2007.



B. Genton

Entrée peut-être réussie ? Féchy VD, 1^{er} juillet 2008.

Attirer un partenaire et partager le nid

Séduire et attirer

Après la période de défense absolue du nid en solitaire, l'occupant de la cavité – possiblement un mâle (GÉROUDET 1998) et ainsi nommé par la suite par simplification rédactionnelle – cherche à attirer une partenaire. La technique de séduction consiste, en particulier, dans la pratique des « vols vibrés de contact » aux battements d'ailes très rapides et de faible

amplitude (GENTON 2005) : le « solliciteur », aux ailes frissonnantes, vole d'abord latéralement en direction de sa cible, en multipliant les tentatives. Ce type de vol est à tous moments entrecoupé par un relèvement typique des ailes en V, manifestation ou geste « de convivialité » et d'incitation chargé de donner confiance à la (au) partenaire. Au moment où la femelle répond favorablement (en le manifestant par la pratique du même type de vol vibré), on observe alors des « pas de deux » : des vols en duo à vitesse moyenne, pendant lesquels les individus se suivent de près, rémiges frissonnantes, avec des chassés-croisés de dépassements aériens entre les partenaires.

Consolider le couple

Si la femelle entre bien dans le jeu et qu'une cohésion du duo semble se préciser, le mâle se place devant. A partir de ce moment-là, c'est elle qui le suivra. Cette structure de vol semble d'ailleurs le but stratégique du mâle à ce stade de complicité du couple. Dès lors, les vols vibrés ne sont plus utilisés qu'à l'occasion de leurs rencontres, après séquence de chasse individuelle par exemple, ou alors combiné avec le relèvement des ailes en V, en prélude à un accouplement aérien par exemple, comme le signalent aussi GARINO (1998) et GÉROUDET (1998).

Si ces vols vibrés en duo sont appelés à réapparaître sporadiquement par la suite, ils se transforment maintenant surtout en de longs circuits aériens ludiques à grande vitesse, pendant lesquels la paire se suit à courte distance (à peine à 30 cm l'un de l'autre et probablement à beaucoup plus de 100 km/h) au-dessus du quartier de la colonie. Cette conduite spectaculaire constitue une des manifestations de la consolidation d'un nouveau couple, mais, pour un œil non habitué, elle n'est pas facile à différencier d'une poursuite/combat entre mâles.

On pourrait nommer ce comportement aérien des « rondes duettistes d'attraction ».

Inciter à partager la cavité

Une fois que la femelle a pris goût à ces poursuites mouvementées, le mâle établit un circuit fixe qui se raccourcit progressivement et se resserre pour finalement frôler l'entrée de la cavité choisie. Chaque fois qu'il passe

devant l'orifice du futur nid, il pousse des cris particuliers : dans une première phase, il s'agit d'une émission unique, du type « cri strident », mais particulièrement aigu, appuyé et puissant ; dans une deuxième phase, il pousse des séries de cris à tonalité nasale, plus doux, plus bas, plus sourds et assez brefs. Ceci se répète à tous leurs passages devant la cavité sélectionnée, jusqu'à ce que le mâle se risque à y entrer devant sa partenaire, lorsque leurs vols sont parfaitement synchrones. Lors de cette première tentative, la femelle ne réussit pas son entrée imitative, si bien que le mâle doit ressortir à sa recherche, généralement après un laps d'attente à l'intérieur variant entre 20 secondes et 3 minutes. Il doit alors « récupérer » sa femelle (parfois déjà harcelée au vol par un autre mâle), puis l'inciter à reprendre son circuit fétiche, pour finalement, au bout de plusieurs tours, l'entraîner à sa suite dans le nid. Ce manège ne peut fonctionner qu'au moment où la distance de vol entre les deux membres du couple est parfaitement réglée par rapport à la trajectoire et au « timing » d'engouffrement. En effet, entre l'instant où le mâle agrippe le substrat solide de l'entrée de la cavité avec ses pattes et celui où son corps a complètement pénétré, s'écoule un certain laps de temps. Cette durée dépend de la forme, de la structure de l'accès à l'orifice d'entrée, ainsi que de l'habileté de l'individu. Si la femelle arrive trop tôt, lorsque les ailes du mâle dépassent encore, elle repart ; *a contrario*, si elle arrive trop en arrière de son partenaire, elle n'est pas suffisamment incitée à entrer (photos p. 248). Cette difficulté d'ajustement peut se prolonger pendant des jours. Durant toute cette phase initiale, à chaque ratage, le mâle ressort pour reprendre le circuit rituel en duo, tenter de donner confiance et de faire entrer sa partenaire. Par la suite, quand celle-ci est capable d'entrer seule, sans incitation aérienne par le mâle, elle est accueillie à l'intérieur par les cris bien connus.

Dans de rares cas, toute cette longue phase aérienne spectaculaire de mise en confiance et d'incitation à partager une cavité est totalement absente. Il « suffit » alors au deuxième partenaire de se crocher longuement au trou d'envol d'un nouveau jeune « propriétaire ». Après un minimum de 25 minutes de patience

(et de défense de moins en moins agressive du premier occupant !), le nouvel arrivant est parfois accepté. Ce n'est pas fréquent. De plus, il me semble que ces nouveaux jeunes couples sont encore moins stables que les autres.

Pendant toute la phase de familiarisation avec une cavité... et un partenaire, les engouffrements ratés, suivis d'essais réitérés, sont fréquents, de même que des entrées erronées et involontaires dans des cavités proches, susceptibles d'engendrer des bagarres.

A l'occasion des rondes duettistes d'attraction, un troisième individu se mêle souvent au duo et complique beaucoup les opérations : le circuit ludique et pacifique en couple peut alors se transformer en poursuite sauvage, puis en combat aérien entre l'intrus et un membre du couple, vraisemblablement entre mâles.

A partir du moment où le couple de « pré-nicheurs » nouvellement installé est bien fixé dans une cavité, sa saison de « pré-nidification » connaît encore souvent bien des aléas et des hésitations en lien, entre autres, avec une présence irrégulière dans la cavité (GORY 1991). Ces jeunes paires peuvent aussi entamer la construction d'un nid et, très rarement, y déposer une ponte qui ne sera pas couvée. Le départ post-nuptial est souvent assez précoce, comme le notent aussi LACK & LACK (1951), mais j'ai cependant souvent aussi constaté la présence de jeunes couples solidement formés après le départ de certains reproducteurs et de leur nichée.

Fait rarissime, je n'ai relevé aucune installation sérieuse de couples de « pré-nicheurs » en 2010 : à part un épisode furtif en 2006, c'est la première fois que j'observe des comportements qui ressemblent à ceux de cette génération, mais qui s'en différencient par une totale instabilité spatiale, temporelle et partenariale. Six ou sept individus ont adopté temporairement et tardivement trois ou quatre cavités, puis se sont rabattus sur trois ou quatre autres. Finalement, à l'exception de l'un d'eux, ils se sont éclipsés vers le 9 juillet. Fait encore plus surprenant, deux d'entre eux étaient des jeunes d'une année issus de cette colonie (bagués en bleu en 2009), alors que je n'avais jamais observé d'immatures pratiquant des entrées fréquentes en nichoir, et encore moins des occupations « accompagnées ». Les immatures



Non, la punition n'est pas finie... mais les dégâts sont déjà visibles (voir rémiges défaites de l'aile gauche). Féchy VD, 4 mai 2008.



Sortie bloquée (plus de 8 min suspendu) et harcèlement avec le bec. Féchy VD, 17 mai 2006.



« Pré-nicheur » souffrant, « effleuré » curieux et Moineau domestique *Passer domesticus* intrigué-inquiet. Eglise de Féchy VD, 29 juin 2009.

tures sont-ils hyper-stimulés lors des périodes exceptionnellement chaudes ?

Des couples d'adultes reproducteurs sont parfois confrontés à la condamnation de l'accès à leurs nids traditionnels. Après de vaines et insistantes tentatives sur le site originel (GENTON 2005), ils passent à la recherche de nouvelles cavités en d'autres lieux. Cette phase de prospection et de colonisation présente alors bien des similitudes avec celle décrite pour les véritables « pré-nicheurs », mais elle s'en différencie par deux aspects :

- la recherche peut se pratiquer en couple, le cas échéant à plusieurs couples sur le même site ;
- la prise de risques est plus élevée (impression « que le temps presse ») ; toutes les



Sortie bloquée et longue souffrance silencieuse. Féchy VD, 13 mai 2008.

B. Genton

étapes sont plus courtes, ce qui implique une colonisation plus rapide, de même qu'un risque de bagarres plus important.

Lorsque toutes les cavités de nidification d'une colonie ont disparu ou ont été condamnées, la durée de recherche d'un nid de substitution peut alors s'allonger jusqu'à la perte d'une saison entière.



Autres applications des vols de séduction et des rondes duettistes d'attraction

La pratique des vols de séduction et des rondes d'attraction ne constitue pas l'apanage exclusif des « jeunes célibataires ». De façon générale, un individu, revenu de son aire d'hivernage avant son partenaire traditionnel, utilise ces stratégies aériennes de communication au moment de l'arrivée de ce dernier ; le processus est alors instantanément efficace et les voltiges acrobatiques ne durent alors qu'un court moment.

Pendant toute la saison de nidification, deux membres d'un couple pratiquent quelques instants le vol vibré et le relèvement des ailes en V en tant que « salutations aériennes », à chaque fois qu'ils se rencontrent au vol après un bon moment de séparation.

Enfin, les vols de séduction et les rondes d'attraction peuvent aussi se pratiquer en des circonstances particulières, comme en témoigne l'exemple qui suit. Un individu revenu beaucoup plus tôt que les premiers arrivants de ma colonie (le 8 avril 2009, ce qui constitue peut-être un record de précocité au nid pour la Suisse) a bénéficié de conditions météorologiques douces et sèches jusqu'à l'arrivée des premiers autres martinets dans la région, douze jours plus tard. Gorgé de nourriture et chargé d'énergie, il n'a pas eu la « patience physiologique » d'attendre : à grand renfort de vols vibrés de séduction, puis de rondes d'attraction en boucles, il a harcelé un individu de passage (ou d'une colonie voisine) et a fini par attirer ce deuxième partenaire dans son nichoir. Cependant, ce « flirt », n'a duré que deux journées, jusqu'à disparition du deuxième individu. Cet exemple peut être mis en relation avec le rôle d'« électrons libres » potentiels (voir *infra* « Calendrier des turbulences »).

Défendre son nid

Quelques indications à propos des combats

Les affrontements peuvent être extrême-

ment violents chez les Martinets noirs : leurs enjeux sont avant tout la défense ou l'acquisition d'un nid. Il semble que les combats sont surtout l'apanage des mâles : « *Si les deux partenaires sont dans une cavité, le mâle prend une part très active à la bataille tandis que la femelle reste tapie.* » (FRÉDÉRIC 1994).

La conservation d'une femelle nouvellement « séduite » par un mâle, et soudainement courtisée par un intrus, donne généralement lieu à des affrontements aériens pouvant être acharnés. Ils peuvent durer de longues minutes, le plus souvent à proximité plus ou moins immédiate de la colonie, et se poursuivre dans une cavité. C'est peut-être à cela que fait référence FRÉDÉRIC (1994) : « *On a également observé trois Martinets qui ont pénétré temporairement dans une cavité pour se battre, suggérant que les combats peuvent commencer dans les airs.* »

Le risque de blessures n'intervient qu'à l'intérieur d'une cavité : les assauts se pratiquent alors à grands coups d'ailes et de bec, mais ce sont les pattes, courtes mais surpuissantes, qui constituent l'arme principale, aussi bien en dissuasion qu'en agression.

Comparativement à beaucoup d'autres espèces d'oiseaux, les disputes ne sont pas des simulacres de combat et ne se limitent pas à de brèves escarmouches. Toujours selon Frédéric (1994) : « (...) *seize combats chronométrés ont duré entre 20 et 343 minutes.* » et : « *Les deux adversaires se ruent l'un sur l'autre, toujours de côté pour laisser le champ libre aux pattes ; ils visent les pattes adverses avec leurs griffes, frappant l'autre oiseau de leurs ailes et de leur bec, sans cesser de crier* » ; finalement : « *Le Martinet vaincu exprime alors sa défaite en émettant un cri de soumission, propre à cette circonstance bien particulière. Ce sifflement plaintif, lancé à plusieurs reprises, marque les derniers moments du combat.* »

J'ai cependant assisté à plusieurs combats où le dominant continuait à maintenir le dominé dans des positions très inconfortables, pendant plusieurs dizaines de minutes après le signal vocal de reddition (par exemple pendant 175 minutes, 34 minutes et 28 minutes) : les vaincus avaient partiellement franchi le trou d'envol et essayaient vainement de fuir au vol... (voir photos en p. 250). Dans un cas simi-



B. Genton

Deux combats différents se poursuivent de nuit; celui de droite a pris fin entre 00h15 et 1h05, soit après au moins 175 min. Féchy VD, 12 mai 2008.

laire et spectaculaire, un martinet dominant a maintenu dans ses griffes l'extrémité des rémiges primaires d'un individu; celui-ci est resté suspendu dans le vide pendant plus de 8 minutes !

Au paroxysme de l'agressivité, j'ai noté que le dominant fait souvent durer la phase de soumission et de souffrance le plus longtemps possible, comme pour dissuader le dominé de toute tentative de renouvellement d'intrusion.

J'ai constaté des trous d'envol entourés d'une constellation de gouttes de sang et ai même observé un combat avec issue fatale pour l'un des belligérants, ce qui semble rare puisque FRÉDÉRIC (1994) parle de: «*L'affrontement, souvent violent, mais jamais mortel (...)*».

Calendrier des turbulences chez les Martinets noirs

Deux champs chronologiques se superposent dans cet article :

- 1) une chronologie large et trans-annuelle, au cours de 3 à 4 ans au minimum : les effleurements ou pseudo-territorialité des immatures (2^e à 4^e a. c.), puis « Chercher et choisir un nid » (p. 245), de même que « Attirer un partenaire et partager le nid » (parfois en 3^e et surtout en 4^e a. c. ; p. 248), puis, enfin, « Se reproduire » (non traité car déjà très documenté), dès les 4^e-5^e a. c. ;
- 2) une chronologie purement intrinsèque à une saison, celle du « Calendrier des turbulences », traitée ici.

L'observation quotidienne des martinets

à mon domicile permet de dresser quelques généralités, non seulement dans leur installation (GENTON 2005) mais aussi dans la fréquence des interactions entre individus et entre classes d'âge. Les faits présentés ci-dessous peuvent naturellement souffrir d'exceptions au cas par cas. La numérotation des semaines proposée est fonction d'une arrivée possible du 15 au 21 avril, qui correspond à la semaine N° 1 ; dans ce cadre, la semaine N° 20 sera celle du 26 août au 2 septembre. Des chevauchements entre arrivées de générations successives expliquent les recouvrements de certaines numérotations.

Semaines 1 à 4 : arrivée tranquille des adultes reproducteurs

Les adultes reproducteurs étant généralement fidèles à leur cavité habituelle (WEITNAUER 1975) et les jeunes générations turbulentes n'étant pas arrivées à cette période, on ne constate que très peu d'interférences spatiales et donc de conflits. C'est le temps paisible où les reproducteurs récupèrent des efforts migratoires, en particulier pour les femelles qui doivent accumuler des réserves énergétiques pour la formation des œufs (GORRY 2008).

A ce moment de la saison, la tranquillité entre martinets est donc presque absolue dans cette colonie, alors que dans de nombreuses autres, cette période correspond à d'intenses luttes territoriales avec les Moineaux domestiques *Passer domesticus* pour essayer de récupérer les cavités que ces derniers ont « squattées » pendant les mois précédents (GENTON 2009).

Semaines 3 à 5 : relations parfois complexes entre « jeunes nicheurs » et adultes reproducteurs

A leur retour au printemps, les jeunes couples formés l'année précédente et habitués à une cavité déterminée en tant que « pré-nicheurs » passent au statut générationnel de « jeunes nicheurs ». Bien que moins fortement imprégnés à leur cavité que les adultes reproducteurs, ils vont presque toujours s'y réinstaller (GENTON 2005). Cependant, si ces deux jeunes partenaires reviennent d'Afrique de façon très décalée dans le temps et qu'un des « vieux » membres traditionnels de la colonie n'a toujours pas retrouvé son partenaire après deux semaines d'attente environ, le jeune isolé peut être attiré par l'adulte « veuf » ou solitaire. Après quelques jours d'occupation de



son nichoir initial de « pré-nicheur », suivis de quelques jours d'hésitation sous les sollicitudes d'un « ancien », le jeune peut finir par former un nouveau couple avec celui-ci. Jusqu'à maintenant, sur les 11 cas observés, j'ai à chaque fois constaté que cette paire « recomposée » s'installe dans la cavité du plus âgé. WEITNAUER (1980) a même relevé le cas d'une femelle qui a attiré un nouveau mâle dans son nid alors que le cadavre de son partenaire traditionnel n'avait été trouvé au pied de la maison que le jour précédent ! Dans la dynamique de la colonie, c'est ainsi que certains « jeunes nicheurs » isolés (de même parfois que les « pré-nicheurs », plus tard dans la saison) jouent parfois en quelque sorte le rôle d'électrons libres.

Dans la majorité des cas, les Martinets noirs réinvestissent la même cavité d'année en année (WEITNAUER 1975). Dans ce même article, l'auteur relève aussi une pérennité marquée des couples, bien que cela soit moins systématique. Ce deuxième aspect me semble en effet présenter de grandes variations selon les individus. Depuis plusieurs années, mes observations me laissent à penser qu'à leur retour printanier, certains individus parmi les plus âgés sont susceptibles d'être impatients de trouver un partenaire, quel qu'il soit. *A contrario*, les membres des « jeunes couples » (ensemble depuis 1 à 2, éventuellement 3 ans) semblent plus strictement attachés à leur « conjoint » habituel. En 2010 par exemple, les épisodes météorologiques du printemps (bise violente, froid, humidité) ont engendré des retours de migration très échelonnés et chaotiques : pendant que certains membres (solitaires) de vieux couples « volaient et vibraient après tout ce qui bougeait », les partenaires esseulés de quatre « jeunes couples » ont attendu paisiblement et très longuement le retour de leur partenaire habituel. Les conditions météorologiques ayant possiblement été à l'origine d'une mortalité supérieure à la moyenne, tous les « pré-nicheurs » traditionnels potentiels ont peut-être simplement joué leur rôle d'électron libre cette année-là auprès des anciens reproducteurs « veufs » (voir *supra* : pas de véritables pré-nicheurs en 2010).

A posteriori, cette redistribution des individus peut être à l'origine de combats violents

si le vieux partenaire revient quand même, plus tardivement. En effet, dans ce cas, il entre sans hésitation dans une cavité qu'il pense être « la sienne » ... et cela peut se passer très mal avec le « petit nouveau ». Ce fut probablement le cas, le 12 mai 2008, où des interférences complexes ont commencé vers 21h05 dans la colonie du Jordil et se sont transformées en bagarre dès 21h15. Depuis 21h20, un individu a passé la moitié de la nuit le corps rivé au trou, agrippé qu'il était par un autre depuis l'intérieur. Il s'en est extirpé entre 00h15 et 1h05 (minimum 175 minutes de calvaire) et je n'en retrouverai pas la trace (photo en p. 252).

Dans la plupart des cas cependant, les « jeunes nicheurs » se retrouvent entre eux, dans leur cavité de l'année précédente ; cette génération n'est pas majoritairement génératrice des conflits. Ses représentants sont toutefois à l'origine de pas mal d'escarmouches à cause d'inexactes et involontaires trajectoires d'entrée (inexpérience, forts vents...), qui les amènent parfois à entrer dans un autre nichoir, proche du leur ! De plus, au tout début de leur retour, leur mémoire spatiale semble susceptible de leur jouer ponctuellement des tours.

Semaines 6 à 10 : période mouvementée à cause des « pré-nicheurs »

Rappelons qu'aux premières heures de leur retour, les « pré-nicheurs » manifestent encore une partie du comportement qui était le leur l'année précédente, quand ils étaient des « effleurs » : ils inspectent les trous d'envol en y restant accrochés, sans oser y pénétrer tout de suite. Quand l'un d'entre eux s'agrippe pour « guigner », il déclenche souvent un petit incident : un adulte « propriétaire » de retour de chasse aérienne, ou encore un autre « pré-nicheur » jaloux du risque pris par le premier, s'accroche sur le dos de celui-ci et engendre une chute-bagarre verticale et tourbillonnante. Cette chute est la plupart du temps sans suite et sans dommage, les deux individus cherchant avant tout à éviter le contact avec le sol. Dans les rares cas où l'intensité belliqueuse est trop forte et aveuglante, l'impact avec le « plancher des vaches » est inévitable. Je n'ai jamais constaté de blessure dans ces cas-là, tout au plus un court laps de temps d'étourdissement, suivi d'un envol salvateur.



B. Genton

Bagarre aérienne en chute semi-contrôlée, fréquente chez les « pré-nicheurs ». Féchy VD, 17 juin 2007.

Comme on l'a vu, progressivement, les « pré-nicheurs » s'enhardissent et finissent par entrer dans diverses cavités pour les « évaluer ». Quand la cavité sélectionnée est occupée par des adultes reproducteurs, on peut parfois assister à plusieurs escarmouches au cours desquelles le jeune intrus se fait éjecter facilement et rapidement à de nombreuses reprises (jusqu'à 6-8 fois), avant que l'ultime assaut ne débouche sur une longue et véritable lutte. A noter que la cavité d'à côté, structurellement identique, est parfois absolument libre ! Dans ce cas, les risques pris par « l'explorateur » paraissent excessifs et aberrants... à des yeux humains à tout le moins !

La pulsion colonisatrice des « pré-nicheurs » varie selon les heures : elle est régulièrement élevée à l'aube et au crépuscule et manifeste un pic momentané vers 11h.

A l'occasion d'une bagarre intra-spécifique avec un immature « pré-nicheur » intrusif, il arrive souvent qu'un (parfois plusieurs) œuf(s) roule(nt) dans la cavité hors de la petite cuvette du nid ; dans ce cas, il n'est pas remplacé dans cette dernière par les reproducteurs. A. Georgy (comm. pers.) a observé le même fonctionnement dans ses colonies. En fait, cet œuf déplacé finit souvent, soit par tomber du nid au moment de l'envol d'un des nicheurs, soit

par être volontairement jeté à l'extérieur par un de ces derniers.

A partir du moment où un nichoir semble devenir le favori, les entrées dans d'autres, proches, restent fréquentes pendant un certain temps et il est bien difficile de déterminer ce qui constitue des hésitations ou alors des erreurs involontaires. Par la suite, lorsque le choix semble solidement déterminé, toute entrée dans le site non choisi présente manifestement les caractéristiques d'une erreur ; celle-ci se traduit par un retrait ultra-rapide de la « fausse cavité » suivi d'un engouffrement immédiat dans la « bonne » ! Cependant, si le retrait n'est pas assez rapide, l'intrus peut se faire agripper et agresser. Ce moment, un peu flou dans la phase de colonisation, est donc bien sûr parsemé de nombreuses escarmouches.

Lorsqu'une nouvelle paire de « pré-nicheurs » est en bonne passe de se consolider, en particulier au travers de la fidélisation commune à une cavité, il arrive fréquemment qu'un troisième larron vienne interférer agressivement dans les vols de séduction du couple. Si cela débouche sur des bagarres au sein de la cavité, les interventions du nouveau protagoniste peuvent aller jusqu'à dégoûter définitivement le couple de se fixer dans celle-ci,

même si l'occupation durait déjà depuis plus de deux semaines. Il arrive alors même parfois que le jeune couple ne réapparaisse plus cette saison-là à la colonie.

En règle générale, c'est la génération des « pré-nicheurs » qui me paraît clairement à l'origine de la majorité des sévères bagarres entre martinets. Le nombre de conflits s'amoindrit cependant progressivement au fil de la saison, au moment où les couples de « pré-nicheurs » se fixent plus strictement à une cavité précise.

Dès les semaines 5 ou 6 à 9 (10) : arrivée éventuelle de couples spoliés, venus d'autres colonies

A son retour, un couple de martinets, dont la cavité n'est plus accessible, commence par tourner en boucles, inlassablement, autour de son entrée traditionnelle. Ces tentatives de réappropriation des lieux pourraient rappeler un peu les jeux des « effleurs ». A y regarder de plus près, on voit que ces tentatives aériennes montrent des trajectoires épurées, maîtrisées et sans acrobaties. Ces essais infructueux se prolongent pendant de longs jours. De guerre lasse, ce couple finit par chercher un autre site, d'abord dans les parages, puis, si besoin, de plus en plus loin (GENTON 2005).

Dans ce cas, il s'agit de reproducteurs clairement motivés à la reproduction. C'est pourquoi, lorsque le couple spolié se voit contraint d'essayer de s'installer dans une cavité déjà occupée, les conflits peuvent d'emblée atteindre une extrême intensité.

L'indisponibilité d'un nid traditionnel peut survenir, pour diverses raisons, souvent pour cause de rénovation de bâtiment, n'importe quand pendant la saison de nidification. Si cet événement se produit au-delà de la 11^e semaine, il semblerait que les martinets concernés ne cherchent plus une cavité de substitution au cours de cette année-là et n'engendrent donc pas de conflits supplémentaires.

Semaines (6) 7 à 11 : arrivée des « effleurs », mouvants et bruyants mais pas intrusifs

Les « effleurs » arrivent tardivement et, plus encore que toutes les autres générations,

par vagues successives réparties sur plusieurs semaines. Si les premiers individus immatures de la classe d'âge des 4^e a. c. peuvent arriver dès la troisième semaine de mai, mes baguages en couleur indiquent que les 2^e a. c. n'apparaissent que dès la deuxième décennie de juin. En 2009, mes contrôles photographiques ont montré qu'aucun jeune de l'année précédente n'était présent jusqu'au 18 juin ; dès ce jour, ils ont par contre représenté 41 % des immatures visibles photographiés. En 2010, un jeune de l'année précédente était visible le 14 juin, un le 18 juin, tandis que le gros de l'effectif est arrivé dès le 24 juin. Plus surprenant encore, les 3^e a. c. sont arrivés tout aussi tardivement : un le 11 juin et le gros de l'effectif dès le 24 juin aussi !

Rappelons que les membres de cette génération des « effleurs » vont frôler les nichoirs de façon peu ordonnée, tels des saltimbanques, et qu'ils ne manifestent que très rarement une réelle velléité d'y entrer, à peine s'y accrochent-ils parfois de courts instants. Les adultes reproducteurs exercent une totale domination sur eux. WEITNAUER (1980) affirme qu'ils peuvent les impressionner et les chasser simplement par leurs cris, ce qui se vérifie totalement dans les colonies que je visite : ces émissions vocales consistent en des séries enchaînées de cris stridents modulés sur deux tons.

A cette période, les adultes reproducteurs utilisent souvent une autre technique « douce » de dissuasion pendant les moments d'effleurement : un des membres du couple « s'assied » de dos dans le trou d'envol et laisse dépasser pendant plusieurs minutes sa queue, ainsi qu'une bonne partie de ses rémiges primaires. Je constate ce comportement des dizaines de fois par saison (photos p. 256).

Il n'en reste pas moins qu'au moment où une phase « d'effleurements » se dessine, si l'adulte non-couveur se trouve dans les parages à ce moment-là, il se hâtera de rentrer au nid pour défendre celui-ci en compagnie de son partenaire. Les têtes des reproducteurs sont alors souvent visibles dans le trou d'envol, nombre de mes observations le confirment (photo du bas, pp. 248 et 256).

Ces observations me renforcent dans mon impression que les célèbres et endiablées rondes de martinets aux beaux jours d'été sont



Dissuasion douce en prévention. Féchy VD, 18 juin 2009.



Dissuasion douce en situation. Féchy VD, 1^{er} juillet 2009.



Effleureurs, plus turbulents qu'intrusifs. Féchy VD, 29 juin 2010.

essentiellement composées d'immatures, à tout le moins dans les colonies de mon environnement lémanique. En effet, ces rondes d'été alternent, en phases successives et bien dissociées, avec les moments d'effleurements des cavités; elles sont par ailleurs effectuées par les mêmes groupes d'oiseaux, alors que les reproducteurs défendent les nids.

A contrario, au début et à la fin de la saison, ces manifestations collectives ne sont composées quasiment que de reproducteurs. Ainsi, la proportion des âges des individus constitutifs des rondes évolue-t-elle au cours de la saison, de même que l'expression chorégraphique et vocale de ces ballets aériens, qui se module selon de subtiles variations.

La plupart des couples de reproducteurs sont très protecteurs avec leur ponte et leurs jeunes poussins; certains d'entre eux, par contre, semblent avoir « compris » que la présence de grands jeunes qu'émendant au trou d'envol est largement suffisante pour impressionner les effleureurs!

Semaines 13-14: démotivation progressive des non-reproducteurs pour les cavités; départs échelonnés et retour au calme

Quand bien même ils continuent les grands vols en rondes spectaculaires, les immatures manifestent progressivement moins d'ardeur et de conviction dans leurs effleurements des nichoirs et des cavités. Leur population diminue peu à peu au gré des départs en migration vers l'Afrique. Des pics soudains et brefs d'effectifs d'« effleureurs » doivent être, selon moi,



B. Genton

Même situation, avec des reproducteurs visibles au trou d'envol. Féchy VD, 19 juin 2007.

attribués à des troupes de jeunes migrateurs de passage, en velléité momentanée de jeu social par imitation-attraction des immatures locaux encore sur le site.

Parallèlement, les reproducteurs retrouvent une situation beaucoup plus calme à la colonie, ce qui leur permet de placer toute leur énergie au bénéfice du nourrissage de leurs avides grands poussins.

Semaines 14-20: départs échelonnés des adultes reproducteurs et des pré-nicheurs, puis des jeunes-nicheurs; période sereine

Bien qu'une part non négligeable des jeunes de l'année se soit envolée au 20 juillet, une proportion importante de leurs géniteurs revient par la suite réoccuper le nid pendant quelques jours, parfois en couple, parfois isolément. Au début et au gros de la saison des envols des juvéniles, ce retour momentané intervient généralement entre 24 et 48 h après le départ du dernier jeune, de manière ostensible: les reproducteurs entrent et sortent des nichoirs à tout moment durant tout le matin et la fin de journée et guignent longuement par le trou d'envol. Les attitudes de ces adultes me donnent l'impression qu'ils craignent malgré tout un « squat » tardif de leur cavité... quand bien même les quelques immatures qui restent encore ne sont pas intrusifs! Ils partiront pendant les semaines 14 et 15, au même moment que les « pré-nicheurs ».

Les semaines 16 à 20 voient les départs des « jeunes nicheurs », qui ont presque tous élevé leur première nichée tardivement. Ils quittent la colonie à la même période que les vieux couples qui ont dû procéder à une ponte de remplacement. Relevons que ces derniers sont même susceptibles de s'en aller dans un délai situé au-delà de la 20^e semaine.

Aucun risque de turbulences ne se présente plus au cours de ces 6 dernières semaines. C'est peut-être pour cela que ces nicheurs plus tardifs ne pratiquent qu'exceptionnellement le retour momentané et ostensible au nid après départ des jeunes et, alors, ils ne font qu'y passer discrètement la nuit... Précisons que, dès la 15^e semaine, la quasi-totalité des « effleurs » a disparu.

Envol des jeunes: quitter son nid pour un long périple aérien

Avant l'envol: phase de fébrilité

L'envol des jeunes Martinets noirs est généralement perçu comme un arrachement emblématique, dans la mesure où ces oiseaux n'auront plus aucun contact avec un substrat solide pendant au moins neuf mois; beaucoup d'entre eux ne se poseront plus, à proprement parler, avant 21 mois au moins.

Les jours qui précèdent ce premier envol « mythique » sont marqués par une débauche d'énergie spectaculaire, visible et audible même depuis l'extérieur des cavités :

- les séances d'appui des ailes sur des éléments solides pour l'entraînement des muscles du vol, rémiges primaires posées par exemple sur le trou d'envol et le dépassant parfois sur leur quasi-totalité, sortes d'« appuis faciaux » ;
- dans le même but : les séances de vibrations intenses des ailes, dont le vrombissement, audible à plus de 7 m, fait penser au bruit d'un petit ventilateur mal réglé !
- les séances d'observation attentive de la structure de l'extérieur des nichoirs et des proches environs, la tête et le cou très mobiles, prenant des angles extrêmes et le corps parfois émergé du trou d'envol jusqu'à mi-ventre, puis rentrant et ressortant nerveusement à maintes reprises ;
- les séances d'observation passionnée de tous les insectes qui passent dans le périmètre visuel de l'oiseau posté au trou d'envol : tous sont fébrilement suivis du regard et de la tête, de leur entrée à leur sortie du champ de vision. Simultanément, le juvénile réagit nerveusement à toute apparition d'une silhouette de martinet volant dans un périmètre de moins de 50 m et pouvant potentiellement être pour lui synonyme de nourrissage.

Chez quasiment tous les couples, la fréquence du nourrissage des petits au nid a tendance à se ralentir notablement dans les derniers jours; dans un nombre non négligeable de cas elle s'interrompt même totalement. Le déclenchement de l'envol du jeune



Juvénile : observation acrobatique et passionnée.
Féchy VD, 13 août 2009.



Appui sur rémiges, entraînement des pectoraux.
Féchy VD, 11 août 2009.

B. Genton

pourrait-il être en partie suscité par la sensation de faim? WEITNAUER (1980) et LACK (1956) se posent aussi la question. De son côté, KAISER (1984) a fait plusieurs observations précises où cela ne paraît clairement pas être le cas. Le domicile de mon compère Daniel Regamey abrite 13 nichoirs, dont 6 sont équipés de caméras vidéos. Les images et les observations détaillées qu'il m'a communiquées montrent que, en phase finale d'élevage, les passages des adultes au nid ne correspondent bien souvent pas à des nourrissages, mais à des «visites de vérification ou de convivialité». Les reproducteurs peuvent arriver avec la gorge vide (non distendue par la boulette d'insectes), ce qui est corroboré par mes observations à l'entrée des nichoirs ; à l'arrivée sur le nid, ils détournent la tête lors du quémandage. Dans cette situation, ils s'occupent bel et bien de leur progéniture, mais simplement sous forme de lissage des plumes de la tête ou de la gorge par exemple.

A *contrario*, KAISER (1984) décrit quelques cas de jeunes « complètement désintéressés par un nourrissage » dans les moments qui précèdent leur départ. Les stimuli au déclenchement de l'envol semblent donc être encore mal connus et ils sont probablement variés. Dans ma colonie du Jordil, le laps de temps entre la dernière visite d'un adulte et le déclenchement d'un « envol initial » de juvénile est très variable: le plus bref se résume à 12 minutes et le plus long a duré 61h30 (tabl. 1).

Une bonne partie des 11 visites d'adultes ayant eu lieu peu avant l'envol initial du jeune (entre 10 et 95 minutes) pourrait bien être du type « convivialité ». Par contre, 13 (45 %) de mes observations d'envol initial de juvéniles ont été faites entre 24h et 61h30 après l'observation de la dernière visite d'un adulte. Dans cette situation, il s'agit la plupart du temps d'un nourrissage. Pendant ces laps de temps où les jeunes sont livrés à eux-mêmes, on peut noter des comportements d'une nervosité sans cesse grandissante: ce sont les mêmes que ceux que j'ai décrits plus haut, mais poussés jusqu'à la caricature.

Cette fébrilité culmine dans les minutes qui précèdent immédiatement l'envol. Elle est caractérisée par des observations acrobatiques de l'environnement et des émergences répétées du corps, de plus en plus risquées en termes d'équilibre. Cependant, une toute petite minorité de juvéniles ne manifeste que fort peu ces comportements spectaculaires; j'ai même constaté, dans un unique cas, une absence totale de signes d'entraînement et d'excitation concernant une nichée de deux petits... jusqu'à l'envol, d'ailleurs effectué en l'absence de l'observateur !

L'arrivée dans un nid proche d'un martinet qui n'est pas son géniteur suscite généralement le retrait du jeune au fond du nichoir, mais j'ai noté qu'il pouvait aussi parfois constituer l'élément déclencheur de l'envol.

L'envol définitif: quelques modalités

Au moment précis de l'envol, le juvénile se propulse le plus violemment possible avec ses pattes et initie immédiatement un vol aux battements ultra-rapides et d'amplitude profonde. Ce mode de propulsion ressemble à s'y méprendre au « vol vibré permanent » que pratiquent les Martinets noirs en ascension



vespérale en vue de la prise d'altitude pour le « sommeil aérien ». Lors du premier envol, ce type de vol permet aux juvéniles de limiter leur déperdition d'altitude à moins de 120 cm en moyenne par rapport à la hauteur du nid (extrêmes mesurés : 30 cm et 200 cm). Cette volonté obstinée de perdre le moins d'altitude possible est peut-être liée à l'environnement arbustif de la maison. Cela montre en tous les cas une belle aptitude à garder de la hauteur. Au bout des 5 à 12 premiers mètres, la perte d'altitude est maîtrisée et le vol est horizontalisé. A partir de cette phase de vol, le potentiel de prise d'altitude peut être impressionnant, si nécessaire : j'ai pu calculer le cas d'un vol ascensionnel linéaire de 24 % de pente (angle entre 13 et 14°), initié 9 m après décollage !

Au départ du nid, dès les premiers décimètres de vol, le juvénile procède à l'évaluation immédiate et permanente de la structure de l'environnement frontal et latéral. C'est après les 12 à 15 premiers mètres de vol, et donc d'accélération, que j'ai observé les premiers véritables virages latéraux, pouvant aller jusqu'à un angle de 90° et être « serrés » à 2,5 m de rayon. En fait, dès l'impulsion de sortie, le jeune peut donner un angle à sa toute première trajectoire. Cependant, avec très peu de vitesse, il serait abusif d'affirmer que cette première et immédiate orientation du vol est liée à une aptitude à virer grâce aux ailes et à la queue ; cela me paraît plutôt dû à la capacité de l'oiseau d'orienter sa sortie du nid par une poussée instinctive des pattes, selon un axe sélectionné après analyse de l'environnement immédiat.

Sur 32 observations d'envol initial « normal » de juvéniles (tabl. 1), 31 ont été effectuées le soir : 1 à 19h25, 5 entre 20h25 et 21h27 et 25 entre 21h30 et 21h56, ce qui confirme la propension à un envol vespéral relevée par KAISER (1984). Il faut cependant relever une différence assez nette : ce dernier indique que les 75 % des envols ont lieu entre 20h30 et 21h30 dans sa colonie de Kronberg D, alors que, à Féchy, c'est nettement plus tardivement (entre 21h30 et 21h56) que 78 % des jeunes s'envolent (tabl. 1). Ici, l'axe initial d'envol utilisé est majoritairement le nord (69 % des cas), probablement parce que c'est la trajectoire la mieux dégagée (dénuée

d'arbustes) et aussi la plus lumineuse au départ. L'axe initial par l'est ne représente que le 25 % des départs, bien qu'il soit de loin le plus direct. Quand l'oiseau peut être repéré sur un long parcours, le premier vrai virage au vol, à 90° d'angle, amène l'oiseau à l'ouest dans 92 % des cas ! Dans le seul cas où la destination semblait être l'est, les conditions météorologiques avaient engendré une inversion de la luminosité dominante, qui provenait de l'est. Un autre a fait une très grande boucle qui m'a empêché de le suivre assez longtemps des yeux. A part ces deux exceptions, tous les juvéniles que j'ai pu suivre sur un long parcours ont disparu en direction du soleil couchant, axe qui semblait pour eux aussi important que la prise régulière d'altitude.

La luminosité semble donc manifestement un critère déterminant, d'abord pour le choix des toutes premières trajectoires de vol des Martinets noirs observés, puis dans le choix de leur destination principale du premier soir, l'ouest. Il faut relever que les juvéniles qui empruntent l'axe de départ initial par l'est disparaissent aussitôt de la vue de l'observateur, masqués qu'ils sont par les arbres et les bâtiments de cette partie du quartier.

Concernant la faible perte d'altitude après l'envol (1,2 m en moyenne), il faut peut-être préciser que la hauteur au sol des nichoirs de ma colonie varie de 2,96 à 7 m seulement et que de nombreux arbustes parsèment les environs immédiats de la maison : des situations de nidification plus élevées et plus dégagées permettraient peut-être aux jeunes martinets des envols moins « horizontaux », plus plongeants.

Avant le grand départ vers le haut et vers l'ouest, près de la moitié d'entre eux, font une boucle et repassent sur la colonie une fois arrivés à une altitude d'environ 15 à 20 m au-dessus du sol.

Faut-il voir dans le choix des juvéniles de s'envoler en fin de journée une pulsion instinctive à exploiter des luminosités bien différenciées, qui faciliteraient leur choix des trajectoires initiales les moins dangereuses ? En tous les cas, dans les jours qui précèdent le premier envol, le paroxysme d'excitation des jeunes est lui aussi manifestement atteint en fin de journée.

Tabl. 1 – Caractéristiques et dates des 35 envois initiaux observés chez les jeunes Martinets noirs *Apus apus* au Jordil, Féchy VD, 440 m. En italique, les cas hors normes (blessure ou malformation, maigre ou feu d'artifice proche et bruyant), non pris en compte dans l'exploitation des données. **Conditions météorologiques:** W: vent d'ouest; N-E: vent du nord-est; 3/8: taux de couverture nuageuse. A noter qu'un **axe de départ** par l'est (E) est aussitôt masqué par l'environnement (arbres et bâtiments alentours).

Nichoïr	Date	Heure	Conditions météorologiques	Perte altitude... après x m (m)	Ecart dernière visite adulte	Axe de départ et destination	Divers
S ₁₁	5.7.07	20h25	sec, 3/8; W faible	2	8	Pas noté	N, puis W
S ₇	18.7.07	21h50	beau, chaud	1,8	7,5	Pas noté	N, puis W
S ₇	18.7.07	21h50	beau, chaud	1,2	5	Pas noté	E, puis ?
S ₇	21.7.07	15h15	<i>beau; W faible</i>	<i>empalé Hibiscus</i>	4,5	<i>Pas noté</i>	<i>Blessé-chétif, euthanasié</i>
CHE	29.7.08	21h30	assez beau, chaud	0,8	6,5	26h	N, puis E Axe E = inversion luminosité
S ₆	12.7.09	19h25	assez beau, chaud	2	6	59h30	N, puis W
N ₁₃	15.7.09	± 13 h	<i>assez beau, 3/8; W faible</i>	<i>gazon N terrasse</i>	± 10	4h	N, puis N-W <i>Malformation patte d + maigre (sauvé)</i>
S ₇	16.7.09	14h	beau, calme	1,2	5	24h	N, puis W, puis ? N puis W puis boucle
C	28.7.09	21h	beau, calme; W faible	0,5	5	29h20	N, puis W/N-W
N ₄	30.7.09	21h25	beau; W modéré	1,2	7	7h	E, puis ? Destination masquée
S ₁	06.8.09	21h35	beau, calme	0,8	6	24h	N, puis W Luminosité déjà faible
N ₆	14.8.09	21h27	beau, calme	1	7	61h30	S, puis W Presque nuit
N ₅	18.7.10	20h40	beau; N-E faible	0,9	10	60h50	E, puis ? Destination masquée
N ₁₂	18.7.10	21h42	beau; N-E faible	1	11	49h27	E, puis ? E, puis tourne 3 fois, puis où ?
N ₇	18.7.10	21h46	beau; N-E faible	1,1	9	41 min	E, puis ? Destination masquée
N ₁₂	19.7.10	21h56	beau; N-E faible	1,5	9	16 min	N, puis W
S ₁₂	26.7.10	21h37	éclaircies, calme	0,9	13	1h10	N, puis W
S ₁₂	27.7.10	21h36	éclaircies; N-E faible	1,4	9	24 min	N, puis W
CHE	27.7.10	21h46	éclaircies; N-E faible	1,6	14	12 min	N, puis N-W
N ₁₃	27.7.10	21h49	éclaircies; N-E faible	1,1	9	17 min	S, puis W/S-W
N ₁₃	27.7.10	21h54	éclaircies; N-E faible	2	11	22 min	E, puis ? Destination masquée
N ₁₁	28.7.10	21h37	beau, calme	0,9	8	5h07	N, puis W
S ₁₃	28.7.10	21h45	beau, calme	1,2	7	26h30	N, puis W
D	28.7.10	21h55	beau, calme	3	<1	32 min	N, puis N-W Looping au départ: d'abord S, puis N
C	29.7.10	21h50	calme, 7/8	0,4-0,5	7	24h38	N, puis W
S ₁₁	30.7.10	21h38	beau; N-E faible	1,7	8	14h08	N, puis W
N ₉	30.7.10	21h40	beau; N-E faible	1,9	12	33h10	E, puis ? Destination masquée
S ₅	30.7.10	21h48	beau; N-E faible	0,5	8	14h03	N, puis W
S ₅	30.7.10	21h49	beau; N-E faible	1,4	10	14h04	E, puis ? Destination masquée
S ₇	31.7.10	21h34	beau, calme	0,9	10	1h34	N, puis W/S-W
S ₅	31.7.10	21h43	beau, calme	1,1	11	13 min	N, puis W
S ₃	31.7.10	21h56	beau, calme	± 0,3	8	21 min	N, puis W
S ₃ ou S ₇	31.7.10	22h10	<i>nuit noire</i>	0,3-0,6	± 12	<i>de 35 à 130 min</i>	<i>E, puis ?</i> <i>Feu d'artifice tout proche</i>
S ₃	1.8.10	21h54	assez beau; W faible	<0,3	7	24h19	N-E, puis W
S ₁	9.8.10	21h00	beau, calme	1,3	13	25h15	N, puis W
Tendances/ moyennes	15.7-1.8	21h30	beau; vent faible	1,2	8,5	—	N, puis W
		-21h56					

Lors des soirs avec nombreux envols, un vent léger souffle le plus souvent. Cette condition aérologique serait-elle perçue par les jeunes martinets comme assurant une meilleure portance lors de l'envol initial ?

On peut parfois observer des martinets passer à de nombreuses reprises à proximité d'un nid fraîchement abandonné par la nichée. A chaque passage, ils poussent des cris particuliers qui pourraient se traduire par un « *srrrou* » doux, enrroué, à tonalité « de poitrine ». Sont-ils émis par les reproducteurs qui viendraient vérifier si les petits sont bien partis ? Parmi les retours au nid des reproducteurs un ou deux jours après le départ de la nichée, phénomène connu et assez fréquent, j'en ai même observé un tout à fait aberrant : 48h34 après l'envol des jeunes (et 109h24 après la visite observée du dernier adulte), un reproducteur arrive au nid avec la gorge distendue de nourriture. Il ressort du nichoir six minutes plus tard, exactement dans le même état. Selon ses comportements et d'après l'occupation des nichoirs voisins, il ne peut s'agir d'une erreur de destination !

A une seule occasion, j'ai vu un martinet non juvénile s'approcher à très courte distance d'un jeune en envol initial. Cela constituait-il une rencontre de hasard liée à un contact social de curiosité ou alors les géniteurs ont-ils parfois au vol un rôle momentané de stimulateurs ?

Discussion

Familiarisation du nouveau couple au nid

Les comportements décrits dans cet article ont été majoritairement observés dans des sites (en particulier la colonie de ma maison) où plusieurs dizaines de cavités étaient disponibles sous forme de nichoirs.

Lorsque les cavités de nidification se situent dans les structures architecturales originelles du bâtiment, souvent dans la sous-toiture, et lorsque l'effectif des colonies est comparable, les comportements que j'ai observés sont identiques. Certaines petites nuances sont toutefois probables, en lien avec la structure spatiale des cavités. En effet, dans le cas de la nidifi-

cation en bâtiment, dans des cavités appelées parfois « naturelles », le nid lui-même est la plupart du temps beaucoup plus éloigné du trou d'envol que lorsqu'il s'agit d'un nichoir. Dans le cas du nichoir, cette distance se situe entre 15 et 20 cm ; sous la toiture, elle peut par contre atteindre 1 m (SCHOLL *et al.* 1995) et le cheminement peut présenter plusieurs virages.

Les comportements de défense du nid se déclinent légèrement selon des variantes liées à la structure de l'espace. On sait (FRÉDÉRIC 1994) que le couple défend le « territoire restreint » du nid : en nichoir c'est au « guichet » du trou d'envol ; en bâtiment, c'est au fond d'un couloir plus ou moins long et dans un espace qui peut alors être plus vaste. Cette configuration-là est peut-être à l'origine d'une légère différence : une fois qu'un intrus a pris le risque d'entrer, il se trouve pour ainsi dire « coincé ». Dans ce cadre, il se peut que les bagarres soient plus fréquentes car moins évitables. A *contrario*, en situation de nichoir, bon nombre de colonisateurs intrusifs sont visuellement dissuadés directement par les adultes repérables depuis dehors.

Dans le cas de nidification en sites « naturels », en bâtiment, j'ai remarqué que toutes les phases de vol (effleurements, accrochages temporaires, séduction et attraction) sont rigoureusement identiques dans leurs formes et leurs fréquences. Il est possible cependant que la phase de mise en confiance de la femelle, afin que celle-ci adopte enfin la cavité indiquée par le mâle, soit encore plus délicate si le trou d'entrée possède une forme moins idéale que celle des nichoirs ou si l'accès à l'entrée est moins direct ou, enfin, si le cheminement (couloir) vers la cavité est long.

Conclusions

Recherche du nid et du partenaire

Contrairement à beaucoup d'espèces aviennes de sa taille, la recherche d'un nid, puis d'un partenaire qui le partage, se déroule sur une longue durée chez le jeune Martinet noir : cette période s'étend très souvent sur près de la moitié du temps que cette espèce passe cette année-là sous nos latitudes à cet âge. Tout cela



B. Genton

Confiance mitigée d'un immature. Féchy VD, 5 juillet 2006.

pour ne mener à bien une nidification généralement que l'année suivante! A l'origine de cette longue durée, on trouve avant tout la structure très progressive des stratégies de recherche et d'accaparament du nid par le mâle, ainsi que les procédures longues et complexes que celui-ci doit développer pour séduire, rassurer et fidéliser une femelle. Ceci semble aussi lié à la maturité sexuelle très « partielle » des protagonistes, à l'image de la phase d'obstruction absolue, défense systématique du nid, même contre des partenaires potentiels, ou encore de la méfiance de la femelle vis-à-vis de l'entrée dans un substrat solide inconnu que le mâle vient tout juste de lui « proposer ».

Voici les étapes de façon synthétique :

- accaparament du nid: 1) vols en boucle; 2) reconnaissances « frappantes »; 3) accrochages; 4) pénétrations (éventuellement bagarres); 5) recherche de la trajectoire idéale; 6) occupation et obstruction absolue;
- attraction de la femelle: 1) vols vibrés de contact; 2) « pas de deux frémissants »; 3) rondes duettistes d'attraction; 4) circuits rituels; 5) engouffrements en duo.

Calendrier des turbulences

Au fil de la saison, en fonction des arrivées successives des « jeunes nicheurs », des « pré-nicheurs », enfin, des « effleureurs », puis de leurs départs successifs, les turbulences vindicatives vont d'abord *crescendo*, puis *decrecendo*. Elles culminent avec l'entrée en scène des « pré-nicheurs », génération la plus ardemment colonisatrice, sous forme de violents affrontements avec les reproducteurs qui défendent jalousement leur nichée. Le tout début de la saison (avril, début mai) et la période précédant l'envol des jeunes de l'année (de mi-juillet à août) sont aux antipodes de la période de nidification. Pourtant, ces deux moments présentent une similitude frappante : calme et tranquillité. Il se trouve que ces deux périodes sont aussi probablement celles qui impliquent les plus grandes dépenses énergétiques pour les adultes reproducteurs : formation des œufs pour le début; nourrissage des jeunes de grande taille pour la fin.

L'envol des jeunes

Les jours qui le précèdent sont marqués par un grand stress, provoqué par l'entraî-



nement musculaire, l'observation fébrile des silhouettes d'oiseaux et d'insectes et la reconnaissance visuelle acrobatique de l'environnement extérieur. L'envol lui-même a presque toujours lieu le soir, dans un mode de « vol vibré permanent », avec attraction initiale vers les zones les plus lumineuses, puis orientation générale à l'ouest.

Remerciements – En reconnaissance de leurs judicieuses suggestions de clarifications, mes remerciements les plus chaleureux vont à la commission de lecture composée de MM. Alain Barbalat, Pierre Beaud, Pierre-Alain Ravussin et Bertrand Posse, avec un clin d'œil particulier à ce dernier. Pour sa patience, son enthousiasme et sa collaboration, ma profonde gratitude va à ma compagne Ariane... qui partage, avec bonheur, notre domicile avec les martinets !

Résumé – Chronologie comportementale du Martinet noir *Apus apus* sur un site de reproduction: choisir une cavité, la partager, la défendre. La colonie de Martinets noirs installée sur ma maison, à Féchy VD, compte actuellement plus de 25 couples. Les milliers d'heures d'observations que j'ai consacrées aux phases de déroulement de la nidification depuis 1997, à partir d'un poste d'affût situé à l'extérieur du bâtiment, m'ont permis de découvrir des lignes de structures comportementales complexes et clairement hiérarchisées dans le temps.

Le choix et l'accaparement d'un nid par un jeune de (3^e), 4^e et 5^e année civile: les vols en boucle sont suivis de reconnaissances « frappantes », d'accrochages, de pénétrations dans le nichoir (provoquant éventuellement des bagarres), d'une recherche de la trajectoire idéale, de l'occupation et de l'obstruction absolue. Suit l'attraction de la (du) partenaire par des vols vibrés de contact, puis des « pas de deux frémissants », des rondes duettistes d'attraction, transformés en circuits rituels et aboutissant à des engouffrements en duo dans le nichoir.

Le calendrier des turbulences: au fil de la saison, en fonction des arrivées successives des « jeunes nicheurs », des « pré-nicheurs », des « effleurs », puis de leurs départs successifs,

les turbulences vindicatives vont d'abord *crescendo*, puis *decrecendo*; elles culminent avec l'entrée en scène des pré-nicheurs, génération la plus ardemment colonisatrice.

L'envol des jeunes: les jours qui le précèdent sont marqués par un grand stress, provoqué par l'entraînement musculaire, l'observation fébrile des silhouettes d'oiseaux et d'insectes et la reconnaissance visuelle acrobatique de l'environnement extérieur. L'envol lui-même a presque toujours lieu le soir, dans un mode de « vol vibré permanent », avec attraction initiale vers les zones les plus lumineuses, puis orientation générale à l'ouest.

Zusammenfassung – Zeitlicher Verhaltensablauf beim Mauersegler *Apus apus* am Brutplatz: eine Bruthöhle auswählen, sie mit anderen teilen, sie verteidigen.

Die Mauerseglerkolonie an meinem Haus in Féchy VD zählt im Moment mehr als 25 Paare. Seit 1997 habe ich aus einem Versteck ausserhalb des Gebäudes Tausende von Stunden mit der Beobachtung des Brutgeschäfts der Segler verbracht. Meine Erfahrungen erlauben mir, das Verhalten der Segler im Verlauf der Brut-saison zu beschreiben. Die drei verschiedenen Phasen sind:

1. Die Wahl und Eroberung einer Nisthöhle durch jüngere Vögel im (3.), 4. und 5. Kalenderjahr: auf Kreisflüge folgen Erkundungsflüge, Anhängen, erste Höhlenbegehungen (die manchmal zu Streit mit Artgenossen führen), die Suche nach der idealen Anfluglinie, die Höhlenbesetzung sowie die absolute Verteidigung der gewählten Höhle. Danach folgt die Anziehung eines Partners durch eine Vielzahl von verschiedenen Balzflugtypen, welche zum gemeinsamen Einflug in den Nistkasten führen.
2. Die Zeit der Turbulenzen: im Verlauf der Saison erscheinen hintereinander « junge Brutvögel », « Vorbrutvögel » sowie « Vorbeiflieger » und verschwinden danach wieder. Die lautstarken Turbulenzen steigen in der Intensität an und schwächen sich danach wieder ab. Sie haben ihren Höhepunkt beim Auftauchen der « Vorbrutvögel », jener Altersklasse, die am meisten auf die Besetzung einer Nisthöhle aus ist.

3. Der Ausflug der Jungen: Die Tage vor dem

Ausfliegen sind geprägt von einem grossen Stress, hervorgerufen durch das Training der Flugmuskeln, das wilde Herumblicken nach Silhouetten vorbeifliegender Vögel und Insekten und die optische Erkundung der Nistplatzumgebung. Der Ausflug selber findet fast immer abends statt, in einer Art von «permanenstem Zitterflug». Am Anfang werden die ausgeflogenen Vögel von der Helligkeit angezogen und zeigen danach eine generelle Orientierung gegen Westen. (Übersetzung: M. Kéry)

Summary – Chronology of Common Swift *Apus apus* activities at their nesting site, site selection, sharing, and defence.

A Common Swift colony on my house in Féchy VD currently holds 25 pairs. Many thousands of hours of observation that have taken place since 1997 from a hide located outside the building have brought an understanding of how the comportment of the species varies with time.

The choice and acquisition of a nest by a young swift in its (3rd), 4th, or 5th calendar year, consists initially of circling flights followed by aggressive

reconnaissance with entry into the nest cavity leading in some cases to fights, choice of ideal trajectory, occupation and finally defence of the nest site. Now follows the choice of a partner by means of close flying with fast beating wings, contact, and then close formation flying with ritual circuits, with ultimately both partners entering the nest cavity.

Intra-species disturbances: During the season these increase with the successive arrivals of the «young breeders», the «pre-breeders», and the «fly-bys» and decrease with the successive departures of these cohorts ending with the entry into action of the «pre-breeders», the most strongly colonizing cohort.

Juvenile fledging: The days preceding fledging are extremely stressful, due to muscular development, feverish observations of bird and insect silhouettes and a show of great interest in the exterior environment. The first flight almost always takes place in the evening with continuous fast beating wings, initially towards the best lit areas, then in a westerly direction. (Translation: M. Bowman)

Bibliographie.

- ARKEL, A. VAN (1997): Daklose vogels onder dak. *Dakvisie* 4: 3.
- FRÉDÉRIC, L. (1994): *Le Martinet noir*. Eveil Editeur, Saint Yrieix.
- GARINO, Y. (1998): Vie aérienne du Martinet noir *Apus apus* pendant son séjour estival. *Nos Oiseaux* 45: 19-28.
- GENTON, B. (2005): Une colonie rurale de Martinets noirs *Apus apus* au quotidien. *Nos Oiseaux* 52: 83-98.
- GENTON, B. (2009): Relations interspécifiques du Martinet noir *Apus apus* avec le Moineau domestique *Passer domesticus*. Exemple d'aménagements novateurs en faveur du Martinet noir. *Nos Oiseaux* 56: 67-86.
- GÉROUDET, P. (1998): *Les Passereaux I. Des Coucous aux Merles*. Mise à jour par l'auteur et par Michel Cuisin. Delachaux et Niestlé, Lausanne & Paris.
- GORY, G. (1991): Comportements au nid des Martinets noirs non reproducteurs. *L'Oiseau et la RFO* 61: 203-214.
- GORY, G. (2008): Pontes de remplacement atypiques chez le Martinet noir *Apus apus*. *Alauda* 77: 133-137.
- KAISER, E. (1984): Neue Erkenntnisse über das Ausfliegen junger Mauersegler (*Apus apus*). *Die Vogelwelt* 105: 146-152.
- LACK, D. (1956): *Swifts in a tower*. Methuen & Co Ltd, Londres.
- LACK, D. & E. LACK (1951): The breeding biology of the Swift (*Apus apus*). *Ibis* 93: 501-546.
- SCHOLL, I. (2005): *Sites de nidification pour les Martinets noirs et à ventre blanc. Informations pratiques relatives aux constructions*. Programme de conservation des oiseaux en Suisse, Uster.
- SCHOLL, I., D. PFLUGER, A. ENGELER & H. SCHMID (1995): *Dossiers sur les Martinets*. Station ornithologique suisse, Sempach.
- WEITNAUER, E. (1975): Lebensdauer, Partnerntreue, Ortstreue sowie Fernfunde beringter Mauersegler *Apus apus*. *Ornithol. Beob.* 72: 87-100.
- WEITNAUER, E. (1980): *Mein Vogel*. Basellandschaftlicher Natur- und Vogelschutzverband, Liestal.

Bernard GENTON, Ch. de la Sittelle 12, CH-1173 Féchy; courriel: b.genton@bluewin.ch