

Effets du climat sur la reproduction du Martinet noir (*Apus apus* L.). Synthèse des observations réalisées dans le Sud de la France

GÉRARD GORY

Museum d'Histoire Naturelle, 13^{bis}, boulevard Amiral Courbet - 30000 Nîmes, France

Résumé - L'analyse de 13 années d'observations réalisées sur une colonie de Martinet noir (*Apus apus* L.) implantée dans les murs du Museum D'Histoire Naturelle de Nîmes (Gard-France), montre que le succès de reproduction de cette espèce est en relation avec les facteurs climatiques. Nous constatons que certaines caractéristiques du climat méditerranéen (par exemple les vents) qui, en immobilisant probablement l'entomofaune, ralentissent l'accumulation de l'énergie nécessaire à la production d'oeufs, ont un effet sur l'initialisation, la chronologie et la taille des pontes. De même, l'action de ces facteurs en période d'élevage des poussins perturbe l'évolution de leurs courbes pondérales. Si la présence de fortes précipitations reste rare sous ce type de climat au printemps (1 cas en 13 années), nous constatons qu'une variation importante des températures a des conséquences sur la survie des poussins et celle des adultes reproducteurs. Il ressort de notre étude que si certains facteurs météorologique semblent plus importants (température, précipitation), ce sont surtout les vents de secteur nord-nord ouest qui, en agissant de manière plus marquée sur les disponibilités alimentaires, sont les facteurs les plus déterminants quant à la réussite de la reproduction du Martinet noir.

Introduction

L'étude de la dynamique d'une population d'oiseaux implique une approche démographique de l'espèce concernée, et une analyse des mécanismes impliqués dans sa régulation numérique, qui dépendent à la fois de la structure de la population et de son environnement écologique (Blondel 1975). Nicholson (1945) et Solomon (1959) ont mis en évidence le rôle des facteurs intrinsèques à la population. Au contraire, Andrewartha & Birch (1954) ont considéré que la variabilité des paramètres écologiques extrinsèques à la population (par ex: climat, nourriture...), était l'agent régulateur et limitant des populations. Lack (1954, 1966), a trouvé une corrélation positive entre la densité instantanée d'une population et l'abondance de sa nourriture bien que selon lui, les facteurs extrinsèques n'interviennent pas de façon décisive dans la régulation des effectifs.

Il peut paraître particulièrement intéressant dans ce contexte théorique, d'étudier une espèce chez qui l'abondance ou la disponibilité de la nourriture dépendent directement du climat. Le climat, surtout lorsqu'il est de type contrasté, peut en effet, jouer sur les disponibilités alimentaires, et agit donc indirectement sur la variation des effectifs (Ribaut 1964, Cody 1971, Thibault *et al.* 1987, Gory 1992). Le cas du Martinet noir (*Apus apus*) semble ici

approprié. En effet, Taylor (1963), puis Elkins (1983), ont montré que l'abondance de l'entomofaune était liée à la température de l'air. O' Connor (1979) a mis en évidence une corrélation significative entre la date de la ponte chez le Martinet noir et la température de l'air des trois semaines précédentes, corrélation que Vizyova et Janiga (1986) ont retrouvée lors de la croissance des poussins. Lack et Lack (1951), ont signalé des fluctuations dans la durée d'élevage des poussins, résultant en partie d'une sous-alimentation en période de mauvais temps. Dans les pays méditerranéens, les travaux de Finlayson (1979), Rodriguez de los Santos et Rubio Garcia (1986) en Espagne, ceux de Boano et Cucco (1989), Farina (1980) et Malacarne et Cucco (1991) en Italie, ceux de Gory (1987) et Thibault *et al.* (1987) en France, ont contribué à une meilleure connaissance de la biologie des Apodidae en soulignant bien qu'accessoirement, les effets du climat.

Les caractéristiques du climat méditerranéen (Di Castri 1981, Nahal 1981), nous ont conduits à analyser ses effets sur la reproduction du Martinet noir. Le présent travail se propose de faire la synthèse de 13 années d'observations quotidiennes sur une colonie urbaine implantée dans le Sud de la France (Gory 1988).

Methodes

Site et rythme d'observation. Cette étude repose sur l'observation de 143 cavités, implantées dans une bâtisse de la fin du XVII^e siècle, dont 54 ont été aménagées pour permettre une observation directe (Gory 1988). Nous avons assuré une surveillance quotidienne de ces nids de l'arrivée des oiseaux à l'envol des jeunes, complétée par des enregistrements automatisés en continu (Gory et Jeantet 1986). Quatorze nids ont été équipés de détecteurs de chaleur simplifiés, dont le principe est basé sur la propriété du seuil de conduction directe des diodes à jonction au silicium qui varie suivant une fonction linéaire inverse de la température de la jonction (Gory et Jeantet 1988). Après plus de 12.960 heures d'enregistrements, ces appareils nous permettent d'évaluer le temps de présence d'un oiseau sur son nid. Ainsi, quatre nids ont été suivis pendant trois années (1986, 1987 et 1988), ce qui correspond à 1326 heures d'enregistrement analysées. Les courbes de croissance pondérale des poussins ont été réalisées à partir de relevés quotidiens obtenus grâce à une balance de précision (Mettler P 163 N).

Données météorologiques. Les relevés climatologiques ont été obtenus à la station de météorologie nationale de Nîmes-Courbessac (altitude 59 m), située à trois kilomètres de la colonie. Les données utilisées pour ce travail concernent: la hauteur des précipitations (en mm), la température de l'air sous abri (moyenne des minima + moyenne des maxima /2, en degrés C), la direction et la vitesse du vent vectoriel moyen (en m/s, anémomètre placé à 10 m au-dessus du sol).

Caractéristiques du climat méditerranéen. L'irrégularité du climat méditerranéen nous a conduit à distinguer les années qui présentaient des écarts importants par rapport aux moyennes, ce qui nous permettra d'en évaluer les répercussions sur le déroulement de la reproduction.

Précipitations. La Figure 1 présente la hauteur des précipitations mensuelles entre les mois d'avril et d'août, en données cumulées sur 44 ans, et pour les années 1991 et 1992. Nous avons noté que l'année 1991 était déficitaire en pluie (500 mm contre 734 mm pour la période 1946-1990), en revanche l'année 1992, bien que déficitaire pour les mois d'avril et mai, présentait des précipitations excédentaires en juin, juillet et août.

Températures. L'histogramme de la Figure 2 représente les températures moyennes décadaires relevées

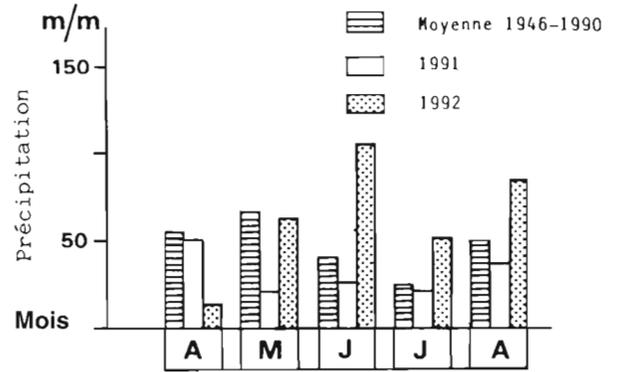


Figure 1. Hauteur des précipitations d'avril à août; 1991 (en blanc), 1992 (grisé) et cumul moyen pour la période 1946 - 1990 (hachure). *Rainfall between april and august: 1991 (white), 1992 (grey) and average for the period 1946-1990 (hatched histograms).*

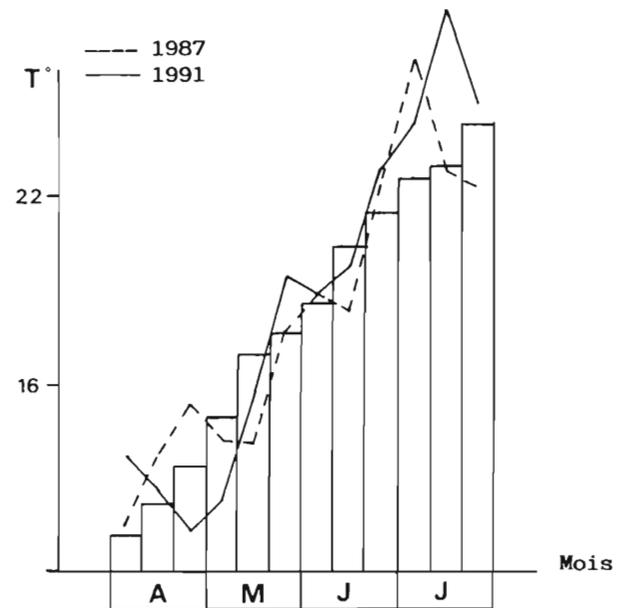


Figure 2. Températures moyennes décadaires d'avril à juillet; 1987 (tirés), 1991 (traits pleins) et cumul moyen pour la période 1945 - 1990 (histogramme). *Mean temperatures (decades) between april and july; 1987 (broken line), 1991 (continuous line) and average for the period 1945-1990 (histogram).*

pour la période 1945 - 1990 comparées aux années 1987 et 1991. On notera que les mois de mai et juin 1987 étaient caractérisés par des périodes froides (températures inférieures à la normale). Le printemps 1991, était frais en moyenne avec des températures clémentes jusqu'au 15 avril puis nettement plus fraîches ensuite.

Tableau 1. Nombre de nids à 1, 2, 3 et 4 oeufs entre 1980 et 1992. *Clutch size of the Common Swift in the study colony between 1980 and 1992.*

	NOMBRE D'OEUFs	ANNÉES												PONTES		
		1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	nb	%
Première ponte	1				1	1		2	1	3	3	2	1	3	17	4,81
	2		2	10	6	6	12	13	7	16	20	15	14	22	159	45,04
	3		12	9	15	13	8	11	13	10	12	19	19	16	170	48,20
	4				1	3	2						1		7	1,98
Ponte de remplacement	1									1	1	1		1	4	
	2				2	1		1	1	1		1	1		8	

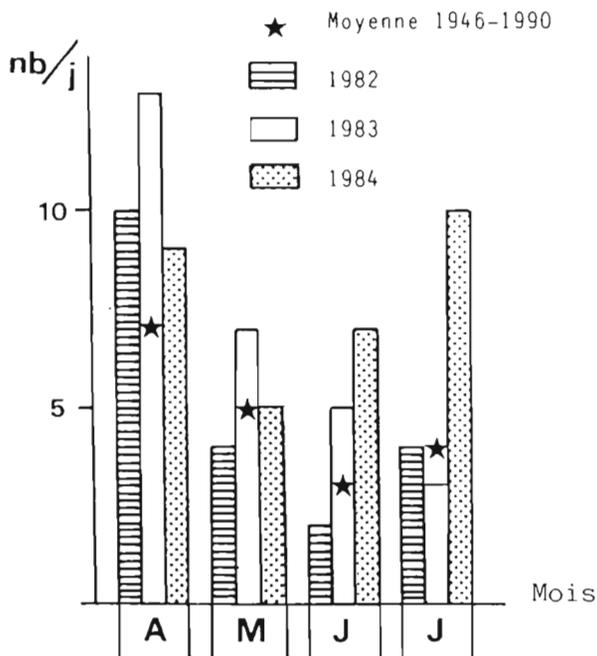


Figure 3. Nombre de jours de vent fort $\geq 16,11$ m/s d'avril à juillet; 1982 (hachure), 1983 (en blanc), 1984 (grisé), * = cumul moyen pour la période 1946 - 1990. *Number of days with high wind speed (i.e., $\geq 16,11$ m/s, between april and july; 1982 (hatched histograms), 1983 (white) 1984 (grey), * = average for the period 1946-1990.*

Vents. Nous avons comparé le nombre de jours de vent fort $\geq 16,11$ m/s pour les années 1982, 1983 et 1984 (vent élevé), 1987 et 1991 (températures fraîches), 1991 (déficit en précipitation) et 1992 (excès en précipitation). Les autres années (1985, 1986, 1988, 1989 et 1990) seront considérées comme normales.

Resultats

Au printemps, les premiers oiseaux étaient présents sur la colonie dans la deuxième décennie d'avril (dates extrêmes: 3-28 avril, $n = 22$ ans). De 1980 à 1988, la chronologie de l'installation au nid a montré que 81% des futurs reproducteurs ($n = 346$) étaient installés dès la première décennie de mai, et que l'initialisation des pontes avait lieu courant mai (dates extrêmes: 6-27 mai, $n = 893$ oeufs de 1980 à 1992). L'envol des poussins s'échelonnait du 6 juillet au 17 août ($n = 546$).

La ponte.

Les pontes se sont échelonnées sur une période minimale de 27 jours en 1982 et maximale de 43 jours en 1984. De 1982 à 1992, 51% des oeufs ont été pondus entre les 17 et 31 mai, nous avons noté un décalage de 15 jours entre la date moyenne de pontes des années 1983 et 1991 (Figure 4), ainsi qu'une différence dans la taille des pontes en fonction des années (Tableau 1; $G = 22,95$; $p = 0,028$).

Influence des facteurs météorologiques sur le déroulement de la ponte. Pour les six années considérées (Figure 5), on notera qu'en période prépositale seules les années 1983 (13mm sur 2 jours), 1987 (1,1 mm en une journée) et 1991 (20,8mm sur 2 jours) ont présenté des pluies. Pendant la ponte, les précipitations restent faibles (4 à 12 jours), et localisées en fin de ponte (1982, 1987, 1991). Seules les années 1984 (157,1 mm) et 1992 (95,4 mm) ont présenté des précipitations abondantes, bien que dans ce dernier cas, ces pluies aient eu lieu au moment où 88% des oeufs étaient déjà pondus. En climat méditerranéen les précipitations sont très localisées et limitées dans le temps. L'examen de la

Figure 5 suggère que l'effet des précipitations sur le déroulement de la ponte du Martinet noir n'est pas prépondérant. Trois cas de figure apparaissent quant au déroulement des pontes selon les années (Figure 4): étalement de la ponte limité dans le temps (1982, 1991 et 1992), ou au contraire plus long (1984) ou enfin séparé en deux pics (1983 et 1987). Les années 1982 et 1992 se caractérisaient par un pic de pontes rapidement atteint et un faible étalement de la ponte (Figures 4 et 5). Or ces deux années présentaient un mois de mai chaud, et très sec pour ce qui est de 1982 (le plus sec depuis 1921). En revanche en 1991, l'initialisation de la ponte était repoussée à la fin de la troisième décennie de mai, mais restait très contractée

(Figures 4 et 5). Mai 1991 était un mois frais, sec et venté. Ainsi après deux premières décades froides, la troisième était chaude et correspondait au début de la ponte. Ces différents résultats suggèrent donc que les températures (en mai) aient un rôle dans le déclenchement et le déroulement des pontes chez le Martinet noir. En 1991 ce phénomène était de plus accentué par la présence de vents dominants de secteur nord, le nombre de jours de vent fort constituant, pour un mois de mai, un nouveau record. On notera que la fin de la présence du vent du nord le 27 mai, marque le début de la ponte. Un résultat similaire apparaît en mai 1984, mois marqué par une présence du vent de secteur nord du 8 au 13 (8,4 m/s le 8 mai), avec pour

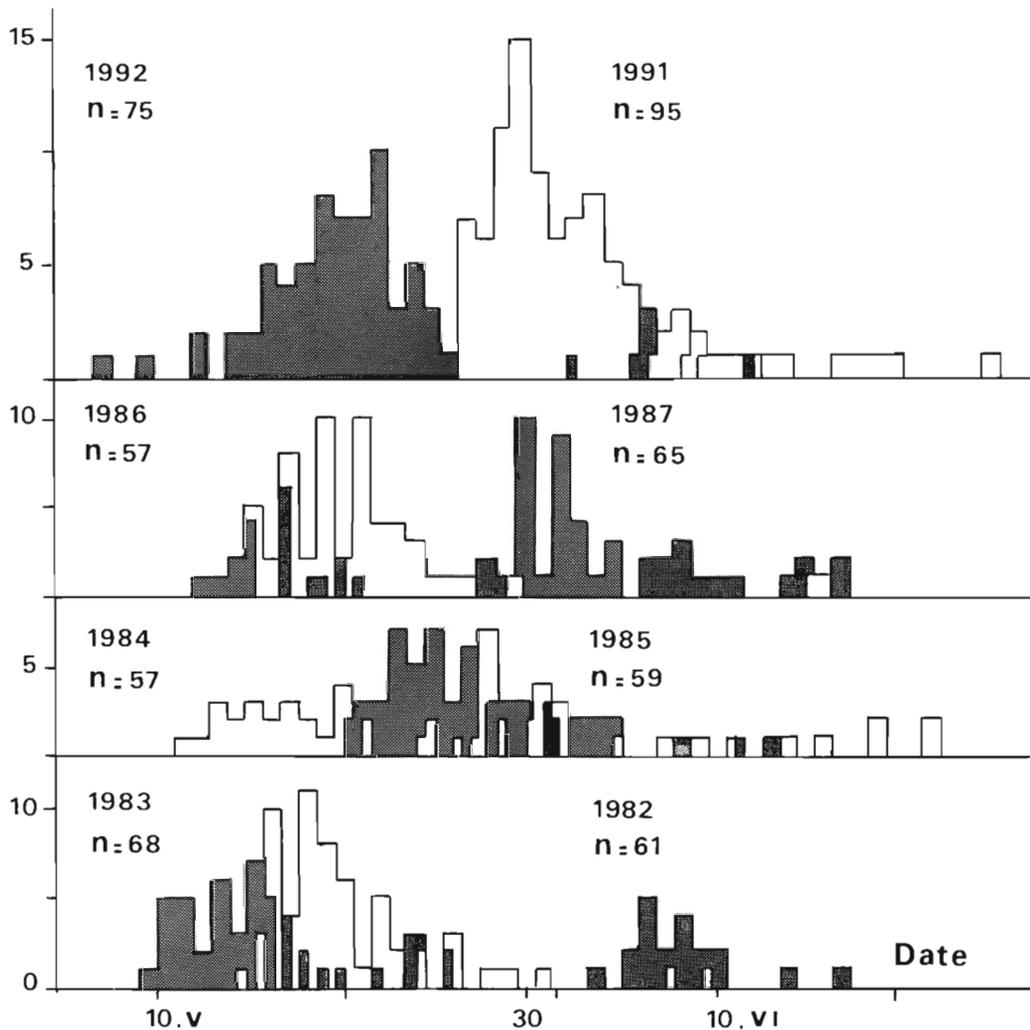


Figure 4. Chronologie des pontes. En blanc: 1982, 1984, 1986 et 1991. En noir: 1983, 1985, 1987 et 1992. n = Nombre d'oeufs pondus par année. L'année 1986 peut être considérée comme une année normale (voir texte). *Timing of laying in the Common Swift at Nîmes. In white: 1982, 1984, 1986 and 1991. In black: 1983, 1985, 1987 and 1992. n = Number of eggs laid each year. 1986 is considered as normal year (see text for details).*

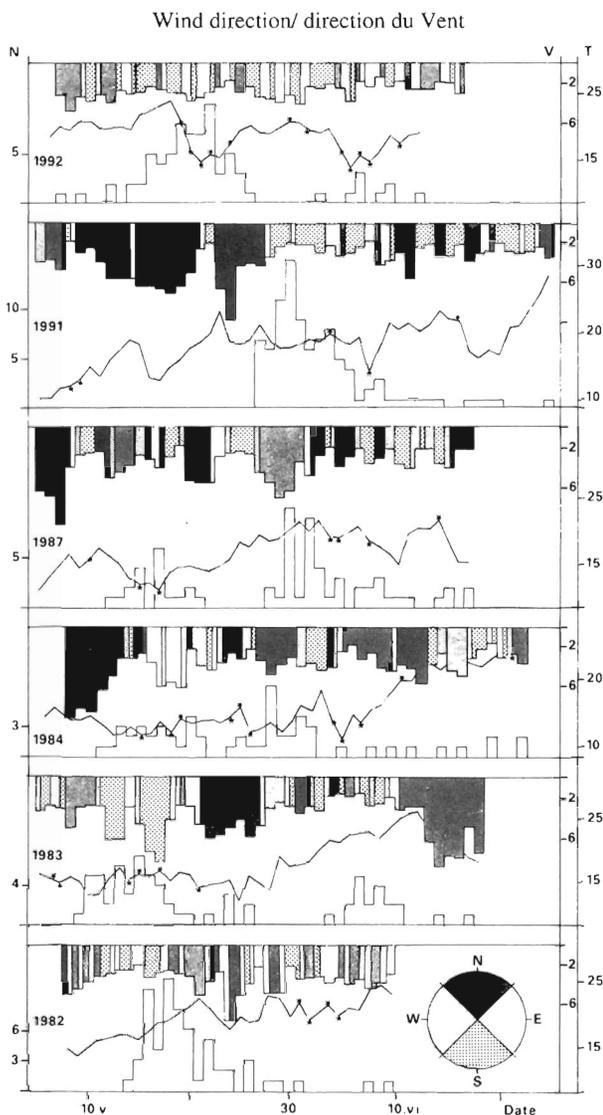


Figure 5. Influence des conditions climatiques sur la chronologie des pontes en 1982, 1983, 1984, 1987, 1991 et 1992. Le cercle indique la direction des vents. Un vent intermédiaire est représenté par l'accumulation des couleurs des vents qui l'encadrent. La vitesse (v) est donnée en mètres par seconde (m/s). Les températures (T, trait plein) sont exprimées en degrés Celsius. N = nombre d'oeufs; * = précipitations ≥ 1 millimètres. *Influence of climatic conditions on the timing of egg laying in 1982, 1983, 1984, 1987, 1991 and 1992. Circles indicate wind direction. An intermediate wind speed is displayed with graded colours. Speed (v) is given in metres per second (m/s). Temperatures (T, continuous line) are expressed in degrees centigrade. N = number of eggs; * = rainfall ≥ 1 millimetres.*

pas de température supérieure à 25°C (moyenne de température la plus basse depuis 1946. Les précipitations étaient importantes du 15 au 25 mai (du 136^e au 146^e jour de l'année, il est tombé 127,6 mm de pluie), avec présence d'orages (10) et de grêles (5). Si le faible nombre de jours de vent fort (5) n'est visiblement pas à l'origine de l'étalement de la ponte, en revanche, la présence d'une période pluvieuse associée à une baisse des températures sur la totalité du mois donnent à 1984 la plus longue période de ponte (43 jours).

En 1983 et 1987 nous avons observé une séparation en deux parties de la période de ponte (Figures 4 et 5). Les mois de mai et juin 1983 étaient déficitaires en précipitations, avec des températures le plus souvent supérieures à 15°C . En revanche, si les vents de secteur nord étaient peu présents en début de ponte, leur apparition le 21 mai ont entraîné un blocage de la ponte. En 1987, les conditions climatiques étaient différentes, avec un mois de mai frais, caractérisé par deux périodes froides du 3 au 7 mai et surtout du 13 au 24 où les températures minimales sous abri étaient souvent inférieures à 10°C . Du 9 au 24 mai les températures étaient le plus souvent inférieures à 15°C et ne remontaient à 20°C qu'à partir du 30 mai. La première décennie de juin accusait elle aussi une baisse sensible des températures du 8 au 10 juin. La vitesse du vent entre le 11 et le 26 mai n'était que de 2,7 m/s et son action était moins influente que la baisse de la température qui perturbait le déroulement de la ponte avec un arrêt complet du 22 au 27 mai. Ces deux années semblent donc bien illustrer un effet important de la présence de vent de secteur nord sur le déroulement de la ponte. L'analyse comparative des deux pics de ponte qui encadrent les deux phénomènes météorologiques de 1983 et 1987 montre des pertes sensiblement identiques entre la ponte et l'éclosion de chacun des pics de ponte. En revanche, des pertes plus importantes entre la ponte et l'envol apparaissent en 1983 (39,5% et 80,0%) comparativement à 1987 (26,4% et 30,4%). Ceci suggère qu'un phénomène qui tend à repousser les pontes peut également augmenter la mortalité, mais aussi qu'une baisse de température au moment de la ponte a des conséquences moins importantes que la présence d'un vent violent. Ce dernier agirait comme un facteur limitant pour l'entomofaune, unique source énergétique des femelles au moment de la formation de l'oeuf (Gory 1992).

Influence des facteurs météorologiques sur le comportement des oiseaux reproducteurs. L'analyse du rythme d'activité sur le nid, de la période prépositale à la ponte du dernier oeuf (Figure 6) nous montre que lors de conditions météorologiques

conséquence présumée un début de ponte étalé, qui n'augmentait qu'après l'apparition de vent de secteur ouest et est. Durant ce mois, nous n'enregistrons

normales, les reproducteurs passent plus de 61% de leur temps sur le nid (38,4% d'absence en 1986, 39,0% en 1988, nid 319). La baisse des températures enregistrée en 1987 a modifié le comportement des oiseaux qui ne passaient plus qu'en moyenne 35,6% de leur temps sur le nid (nid 313: 74,4% d'absence, nid 317: 72,4%, nid 319: 56,0%, nid 322: 54,7%). Le nombre moyen d'entrées et de sorties de la cavité avant la première éclosion était lui aussi inférieur les jours de mauvais temps (voir la comparaison du rythme d'activité entre 1987 et 1992, années défavorables et 1986 année favorable, Tableau 2). La différenciation entre les durées d'incubation (temps de développement de l'embryon) et de couvaision (temps pendant lequel l'oiseau reste effectivement sur ses oeufs) de 1986 à 1988, n'a pas révélé de différences significatives entre les années considérées (Analyse de Variance à deux facteurs: Pour l'incubation; effet nid et effet année n.s., Pour la couvaision; effet année et effet rang n.s., Tableau 3).

L'élevage des poussins.

De 1980 à 1992, 52% des éclosions avaient lieu dans les première et deuxième décades de juin (dates extrêmes: 25 mai - 11 juillet, n = 676). Les éclosions se sont échelonnées sur une période minimale de 18 jours en 1982 et maximale de 49 jours en 1990.

Influence des facteurs météorologique sur l'élevage des poussins. En région méditerranéenne, les mois de juin et juillet sont généralement des mois chauds, secs et peu ventés. Notre analyse porte sur les années 1984 et 1992 qui ont présenté des écarts par rapport aux normales saisonnières. En 1984, la période d'élevage était caractérisée par des températures proches des normales en juin, légèrement supérieures en juillet, des précipitations déficitaires et un nombre de jours de vent fort supérieur à leur nombre moyen. En 1992, les mois de juin et juillet étaient exceptionnellement pluvieux (nouveaux records depuis 1946 en juin, deux fois la normale en juillet) les températures étaient en dessous des normales en juin et au dessus en juillet

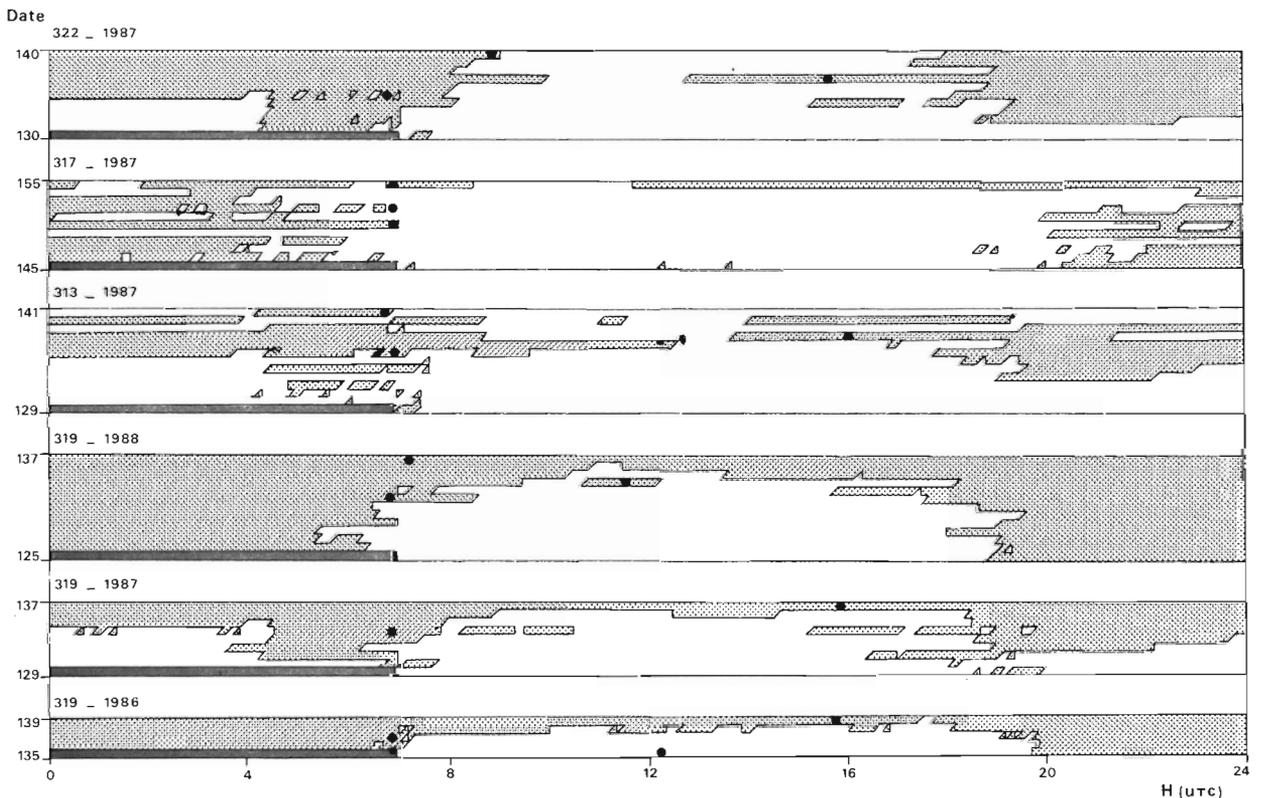


Figure 6. Evaluation du temps de présence (grisé) d'un Martinet noir sur son nid (Nid 319; 1986-1987-1988. Nids 313-317-322; 1987). En abscisse, les heures divisées par tranches de cinq minutes, en ordonnée, les jours de l'année. En blanc: absence d'oiseau, en noir: partie non comptabilisée. H : heure utc. • Ponte d'un oeuf. *Time presence (in grey) of an adult swift on the nestcup (Nest 319; 1986-1987-1988. Nests 313-317-322; 1987). On the x-axis, hours are divided into five-minute periods, the y-axis displays the days of the year. White: no bird present, Black: period not assessed. H: time utc. • = Laying of an egg.*

Tableau 2. Nombre moyen de contacts par jour enregistrés au nid du Martinet noir. Données cumulées de la période pré-sitale l'éclosion du dernier poussin. Activité I: Comparaison entre les années à conditions climatiques défavorables (1987 et 1992) et 1986 année favorable. Activité II: Activité les jours de mauvais temps en 1987 et 1992 (voir figure 5). n = nombre d'heures exploitées. *Mean number of contacts (i.e., entering or leaving the nest) per day. Data are cumulated from pre-laying to hatching periods. Activity I: Comparison between years with unfavourable climatic conditions (1987 and 1992) and years with good climatic conditions (1986). Activity II: Only days with weather conditions considered (years 1987 and 1992), see also figure 5. n = number of hours used for the analysis.*

ACTIVITE		ANNÉES					
		Bonne année		Mauvaises années			
		1986		1987	1992		
Nids		317	319	317	319	317	319
I : nb contacts/jour	toutes dates confondues	12	10	11	7	11	13
	n	960	1104	1032	1104	1008	816
II : nb contacts/jour	les jours de mauvais temps			10	6	8	9
	n			168	408	240	288

(+3°C), le nombre de jours de vent fort restant faible. Les vents et les précipitations influencent l'évolution de la biomasse de la colonie et l'augmentation du poids moyen des poussins (Figure 7). Ainsi, en présence de vent de secteur nord sur une période supérieure à deux jours, correspond une baisse de la biomasse et du poids moyen, les vents de secteur sud semblaient eux, moins influents (Figure 7). La durée d'élevage ($\bar{X} = 40,7$ jours (39-45), $n=237$, Gory 1991) se situe généralement dans une période peu pluvieuse sauf en 1992 où nous avons enregistré 163,6 mm de pluie en 40 jours. Les longues séries pluvieuses engendrent elles aussi une baisse des courbes de la biomasse et du poids moyen (Figure 7). En l'absence de pluie et de vent du nord et le jours qui suivaient une faible pluviosité, les deux courbes remontaient de manière spectaculaire (Figure 7). Pendant la durée de l'étude nous n'avons pas noté de baisse de températures pouvant engendrer des perturbations significatives au moment de l'alimentation des poussins. En revanche, nous avons constaté qu'une élévation anormale des températures était à l'origine des chutes des poussins (27 poussins âgés de plus de 11 jours ont été récupérés avec des températures moyennes sous abri de 30,9°C).

Influence des facteurs météorologiques sur le comportement des oiseaux reproducteurs. L'analyse du rythme d'activité sur trois nids en période d'alimentation des jeunes a montré que la fréquence des entrées et sorties des adultes était supérieure les années favorables (28 et 33 contacts journaliers en 1986, 17 et 20 contacts les jours de

pluie en 1992, 20 et 25 contacts les jours de vent du nord en 1984). L'évaluation du temps écoulé entre la sortie d'un oiseau et son retour au nid était en moyenne compris entre 86 et 95 minutes en 1986 ($n=93$ apports de nourriture), 127 à 137 minutes en 1984 ($n=57$ apports) et 131 à 132 minutes en 1992 ($n=135$ apports).

Discussion

Il a été démontré chez de nombreuses espèces, que l'âge des reproducteurs influe sur la taille des pontes (Blondel 1975, Kluijver 1951, Weitnauer 1947, 1980). Chez le Martinet noir, le nombre d'oeufs pondus est assujéti à une variation individuelle dont Lack (1954, 1956) a discuté la signification adaptative (Lack et Lack 1951), qui permet une production supérieure à la moyenne quand la nourriture est abondante. En présence de pontes précoces, Lack (1963, 1968) et Perrins (1970) expliquent un nombre d'oeufs inférieur au pontes plus tardives par le manque d'énergie nécessaire à la femelle pour produire la ponte moyenne optimale. Ainsi, le nombre d'oeufs pondus peut être limité en début de saison quand la nourriture est rare et les températures basses. En réalité, il faut considérer que la position géographique du lieu d'étude joue également un rôle dans l'accumulation d'énergie nécessaire à la femelle pour pondre. En règle générale, on assiste d'ailleurs à un cline dans la taille de ponte, avec la latitude, l'augmentation de la durée du jour qui en découle

Tableau 3. Données comparatives sur les durées de l'incubation et de couvaision (exprimées en heures) des oeufs de Martinet noir. Rg = rang de l'oeuf; \bar{X} = Moyenne; σ = Ecart type; n = taille l'échantillon. Les moyennes et les données entre parenthèses sont exprimées en jours. Seules les valeurs significatives du F de Fisher (ANOVA) sont présentées. *Comparison between length of incubation and length of brooding (expressed in hours) of clutches. Rg = rank of the egg; \bar{X} = Mean; σ = Standard deviation, n = sample size. Data between brackets are expressed in days. Only significant F values are given (see text).*

NID	AN	Rg	DUREE		NID	AN	Rg	DUREE	
			Incubation	Couvaision				Incubation	Couvaision
319	1986	1	528 (22)	448,15 (19)	206	1988	1	528 (22)	422,05 (18)
		2	528 (22)	480,40 (20)			2	504 (21)	419,30 (17)
321	1986	1	576 (24)	443,05(18)	111	1988	1	552 (23)	506,25 (21)
		2	504 (21)	430,20 (18)			2	528 (22)	504,15 (21)
322	1986	1	528 (22)	463,40 (19)	115	1988	1	576 (24)	432,55 (18)
		2	480 (20)	415,25 (19)			2	528 (22)	413,05 (17)
313	1987	1	576 (24)	470,10 (19)	319	1988	1	528 (22)	494,35 (21)
		2	528 (22)	443,15 (18)			2	504 (21)	489,10 (20)
		3	480 (20)	431,40 (18)			3	480 (20)	474,45 (20)
317	1987	3	480 (20)	475,25 (20)	3201	1988	1	624 (26)	462,20 (19)
							2	600 (20)	486,05 (20)
							3	552 (23)	493,50 (21)
319	1987	1	528 (20)	483,10 (20)	321	1988	1	528 (22)	473,45 (20)
		2	528 (22)	507,40			2	504 (21)	472,10 (20)
3201	1987	1	480 (20)	435,15 (18)			3	480 (20)	464,45 (19)
		2	456 (19)	426,45 (18)					
INCUBATION : \bar{X} = 21,86 (19 - 26) σ = 1,64 n = 29 Effet rang : F = 3,32 P = 0,04					COUVAISON : \bar{X} = 19,21 (17 - 21) σ = 1,17 n = 29 Effet rang : F = 3,32 P = 0,003				

permettant un allongement du temps d'alimentation, excepté dans une zone à fortes instabilités climatiques (Koskimies 1950, Lack 1955, 1956). Rodriguez-Teijeiro (1980) a suggéré que la taille maximale des pontes (3 oeufs) a lieu en Europe Centrale et aboutit par deux gradients régressifs en direction du nord et du sud à des pontes à deux oeufs. La productivité moyenne annuelle d'un couple reproducteur dans le sud de la France (Tableau 4), nous situe en effet de manière intermediaire entre l'Espagne ($X=2,32$) et la

Tchécoslovaquie ($X=2,60$ et $3,00$ en 1981 et 1982; Vizyova et Janiga 1986). Les variations annuelles constatées tout au long de notre étude semblent imputables aux conditions météorologiques défavorables qui perturbent l'accumulation de réserves suffisantes pour la production d'oeufs. En période de conditions météorologique normales, O'Connor (1979) signale que la quasi totalité de la ponte a lieu sur un intervalle de 15 jours en Angleterre, de 12 jours en Espagne (Rodriguez-

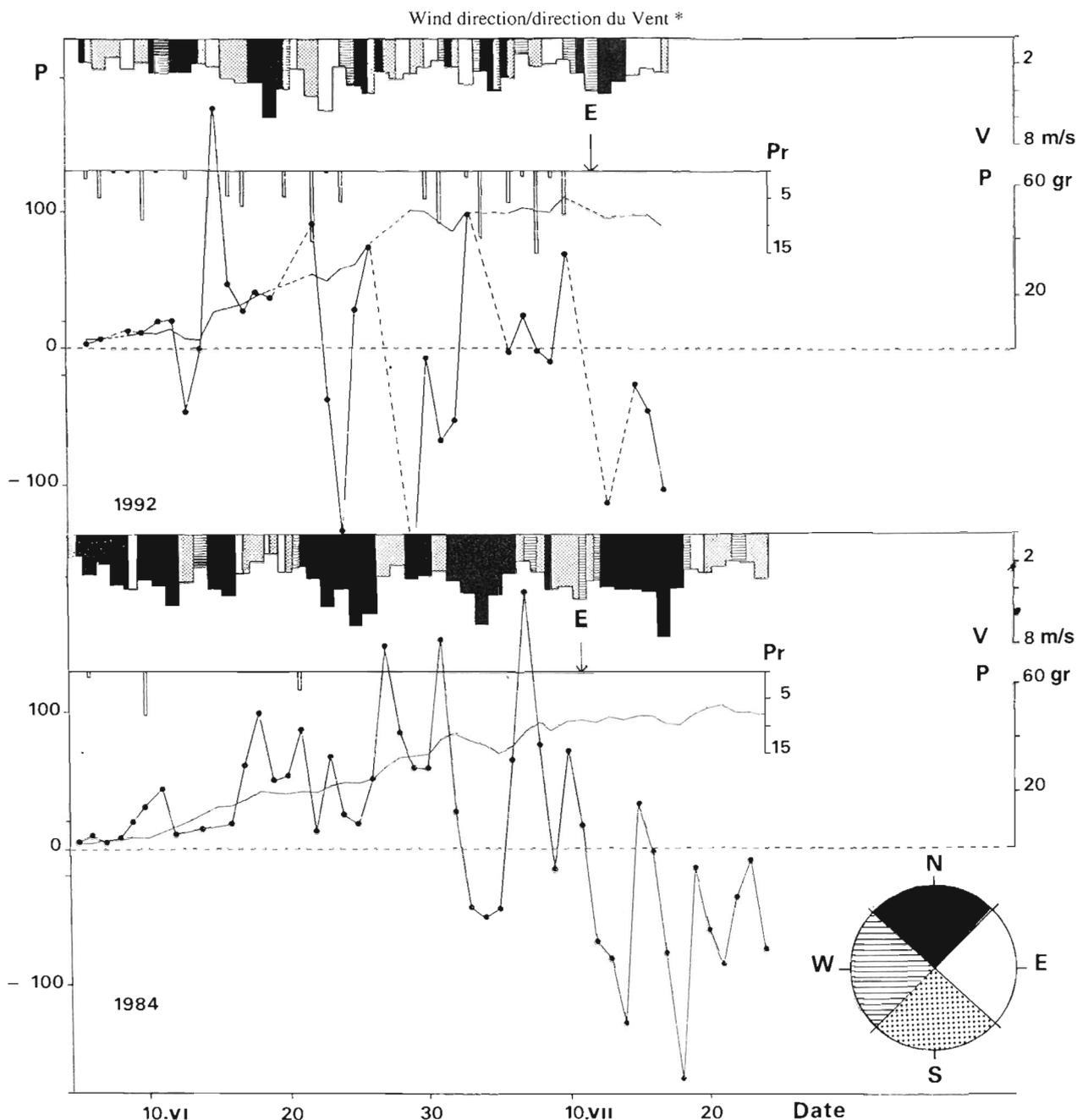


Figure 7. Influence des vents et des précipitations sur l'évolution de la biomasse de la colonie (•) et sur l'augmentation de poids moyen des poussins (trait plein). L'analyse porte sur 3364 données de poids récoltées en 1984 et 1992. Le cercle indique la direction des vents. La vitesse (V) est exprimée en mètre par seconde (m/s), le poids (P) en grammes, les précipitations (Pr) en millimètres. Ev = dates des premiers envols. Influence of the wind and temperature on the biomass at the colony (•) and on the average chick growth (continuous line). The data consist of 3364 weights, taken between 1984 and 1992. Circles indicate wind direction. Wind speed (V) in m/s, weight (P) in grs, rainfall (Pr) in millimetres. Ev = date of first departure of fledgings.

Teijeiro 1980), par beau temps nous constatons nous aussi un regroupement des pontes, 50% des pontes à trois oeufs et plus ne précèdent que de trois à quatre jours celles à un et deux oeufs (Gory 1992). En revanche, en présence de conditions défavorables, on note un rallongement de la période de ponte, les 50% de pontes à trois oeufs et plus précèdent de 11 à 23 jours celles à un et deux oeufs. Notre étude montre que tout accident climatique retarde non seulement les dates de début de pontes mais aussi sa durée. En période de ponte, le facteur climatique le plus influent

dans notre région est le vent de secteur nord-nord ouest (dépression sur la méditerranée) dont les rafales peuvent dépasser les 100 Km/heure (Sol 1985). Par ailleurs, on connaît l'importance des grands phénomènes météorologiques, tels que les dépressions, sur l'alimentation des martinets (Koskimies 1947, Lack 1958), qui obligent les oiseaux à parcourir des distances importantes (Elkins 1983), rallongent les temps de chasse et modifient l'activité au nid. Si la période qui précède la ponte joue un rôle important sur son déroulement, on sait qu'en Angleterre la date moyenne de ponte est étroitement liée à la température de l'air des trois semaines qui précèdent la reproduction (O'Connor 1979). Les individus de nombreuses espèces ajustent leur taille de ponte à la quantité de nourriture disponible (Lack *et al.* 1957, Siivonen 1957, Perrins 1965, Ponce 1992). Chez le Martinet noir, le succès de reproduction est également dépendant des disponibilités alimentaires, elles même tributaires des conditions météorologiques. Le nombre moyen de poussins à l'envol de 1981 à 1992 varie de 1,25 à 1,79 poussins par nid. Les années qui le meilleur rendement n'ont pas subi de perturbations notables au cours de l'élevage. En revanche, les années 1983, 1984, 1991 et 1992 présentent des conditions météorologiques défavorables.

Par beau temps, Gustafson *et al.* (1973, 1977) ont évalué la hauteur de chasse entre 1380 et 3600 mètres et l'on sait par ailleurs que le Martinet noir est capable de chasser à basse altitude (Chinery 1983). Nous avons constaté au cours de cette étude que l'action d'un vent de secteur nord-nord ouest à partir d'un seuil compris entre 3,5 et 4 m/s sur une durée de deux jours suffit à modifier le nombre d'apports

alimentaires (Gory 1987) et agit directement sur la survie du troisième poussin. Nous avons vu qu'une augmentation excessive des températures peut également entraîner un départ prématuré des jeunes engendrant une forte mortalité (Gory 1987).

L'effet des facteurs météorologiques sur le succès de reproduction du Martinet noir est confirmé par notre étude, le succès de reproduction varie de 0,60 à 0,73 excepté les années où nous avons enregistré des conditions défavorables (en 1983, 1984 et 1992). L'année 1991, bien que marquée par un printemps froid qui a repoussé l'initialisation des pontes de plus de 20 jours, présente un bon indice reproducteur moyen (0,62). Nous avons constaté par ailleurs, que le retard pris au début de la saison de reproduction 1991, ne se retrouve pas au moment de l'envol des poussins. Compte tenu du raccourcissement de la saison de reproduction, et les oiseaux n'ayant matériellement pas eu le temps de reconstituer leur réserve (O'Connor 1979), le bon succès de reproduction de 1991 ne peut s'expliquer que par l'utilisation par compensation, du propre stock énergétique des reproducteurs. Même s'il ne dure que quelques jours d'après Martins et Wright (1993a, 1993b), nous suggérons que l'affaiblissement qui en a résulté au moment du départ en migration, n'est probablement pas étranger à la diminution du nombre de reproducteurs l'année suivante. La campagne de baguage 1992 (voir Gory 1991 pour les méthodes), nous a en effet montré la formation de couples d'immatures (présents pour la première fois dans la colonie) ainsi que l'association d'individus bagués et d'immatures. Connaissant la fidélité au nid et au partenaire de ces oiseaux (Schierer 1962, Weitnauer 1980, Gory 1991), ceci suggère la perte

Tableau 4. Productivité moyenne d'un couple reproducteur sur la période 1981 - 1992. \bar{X}_0 = Nombre moyen d'oeufs pondus; \bar{X}_p = Nombre moyen de poussins à l'envol; \bar{X}_0/\bar{X}_p = Succès de reproduction; n1 = Nombre de nids avec reproduction; n2 = Nombre de nids occupés (n = 54 nids). *Breeding success parameters between 1981 and 1992 in the Common Swift. \bar{X}_0 = Mean clutch size; \bar{X}_p = Mean number fledgings; \bar{X}_0/\bar{X}_p = Breeding success; n1 = Number of study nests; n2 = Number of occupied nests (n = 54 nests).*

ANNÉES	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992
\bar{X}_0	2,75	2,65	2,96	2,68	2,46	2,59	2,41	2,34	2,39	2,61	2,44	2,34
\bar{X}_p	1,65	1,74	1,35	1,55	1,79	1,73	1,70	1,40	1,61	1,61	1,51	1,25
\bar{X}_p / \bar{X}_0	0,60	0,66	0,46	0,58	0,73	0,67	0,71	0,60	0,67	0,62	0,62	0,53
n1	17	23	23	22	24	22	27	35	38	36	39	32
n2	32	35	37	35	38	38	43	44	45	47	47	48

“anormale” d’individus expérimentés et met en évidence les effets différés du refroidissement du printemps 1991.

Remerciements - Nous tenons à remercier le personnel de la Station de Météorologie Nationale de Nîmes-Courbessac pour l’accès à ses archives, ainsi que R. Jeantet pour son aide. Nous remercions également V. Bretagnolle pour ses commentaires et suggestions lors de la rédaction de cet article.

Abstract - A preliminary analysis of 13 years data that were collected on the Common Swift (*Apus apus* L.) at colony of the Museum D’Histoire Naturelle de Nîmes (Gard-France), have revealed that breeding success was related to climatic factors. We established that some characteristics of the mediterranean climate in southern France (e.g., wind), likely to affect entomofaun, and thus, the accumulation of the energy that is necessary for the production of eggs. Wind may also affect the initiation and timing of breeding. During the breeding period, climatic factors also affect chick growth. If high rainfall are rare under this climate in spring (1 case out of 13 years), we suggest that the important variations of temperatures have consequences on the chick’s and also adult survival rates. In conclusion, this study suggest that some climatic factors (e.g., temperature, rainfall) have little effect, while others (especially north-north west wind), probably acting on food abundance and its accessibility, strong effects on breeding success of the Common Swift.

References

- Andrewartha H.G. et Birch L.C. 1954. The distribution and abundance of animals. *Univ. Chicago Press, Chicago*.
- Blondel J. 1975. La dynamique des populations d’oiseau. In Lamotte M. et Bourlière F. *La démographie des populations de vertébrés*. Paris, Masson: 147-232.
- Boano G. et Cucco M. 1989. Breeding biology of the Pallid Swift (*Apus pallidus*) in North-Western Italy. *Gerfaut* 79: 133-148.
- Chinery M. 1983. Les prédateurs et leurs proies. *Neuchâtel, Delachaux et Niestlé*.
- Cody M.L. 1971. Ecological aspects of reproduction. In Farner D. S. & King J.R. *Avian Biology 1, Academic Press, New York & London*.
- Di Castri F. 1981. Mediterranean-type shrublands of the world in Di Castri F. Goodall D.W. & Specht R.L. *Mediterranean-type shrublands of the world 11*, Elsevier: 1-52.
- Elkins N. 1983. Weather and bird behaviour. *T. & A.D. Poyser Calton*.
- Farina A. 1980. Attività diurna del rondone *Apus apus* (L.) nel periodo riproduttivo. *Avocetta* 4: 17-25.
- Finlayson J.C. 1979. The ecology and behaviour of closely related species in Gibraltar (with special reference to swifts and warblers). *Thesis Univ. Oxford*.
- Gory G. 1987. Influence du climat méditerranéen sur la reproduction du Martinet noir (*Apus apus* L.). *L’Oiseau et R.F.O.* 57: 69-84.
- Gory G. 1988. Aménagements et perspective d’avenir pour la colonie Nimoise de Martinet noir (*Apus apus* L.). *Bull. Soc. Et. Sc. Nat. Nîmes et Gard* 58: 71-79.
- Gory G. 1991. Evaluation des effets du baguage sur une population nicheuse de Martinet noir (*Apus apus* L.). *L’Oiseau et R.F.O.* 61: 91-100.
- Gory G. 1992. Conséquence d’une baisse de température sur la ponte du Martinet noir *Apus apus*. *Alauda* 60: 41-47.
- Gory G. et Jeantet R. 1986. Un actographe simplifié. Application au sexage du Martinet noir (*Apus apus* L.). *Bull. Soc. Et. Sc. Nat. Nîmes et Gard* 57: 44-45.
- Gory G. et Jeantet R. 1988. Un détecteur de chaleur simplifié Application à l’étude de la couvaison du Martinet noir (*Apus apus* L.). *Bull. Soc. Et. Sc. Nat. Nîmes et Gard* 58: 81-83.
- Gustafson T. Lindkvist K. et Kristiansson K. 1973. New methods for measuring the flight altitude of birds. *Nature* 244: 112-113.
- Gustafson T. Lindkvist K. Gotborn L. et Gyllin R. 1977. Altitudes and flight times for swifts *Apus apus* (L.). *Ornis Scand.* 8:87-95.
- Koskimies J. 1947. On movements of the swift, *Micropus a. apus* L. during the breeding season. *Ornis Fennica* 24: 106-111.
- Koskimies J. 1950. The life of Swift, *Micropus apus* L., in relation to the weather. *Ann. Ac. Sc. Fenn.* 4, *Biol.* 15(A): 1-151.
- Kluijver H.N. 1951. The population ecology of the Great Tit *Parus m. major* L., *Ardea* 39: 1-135.
- Lack D. 1954. The natural regulation of animal numbers. *Oxford University Press*.
- Lack D. 1955. The summer movements of Swifts in England. *Bird Study* 2: 32-40.
- Lack D. 1956. Swifts in a tower. *Methuen, London*.
- Lack D. 1958. Weather movements of swifts 1955-57. *Bird Study* 5: 128-142.
- Lack D. 1963. Cuckoo hosts in England. *Bird Study* 10: 185-202.
- Lack D. 1968. Ecological adaptations for breeding in bird. *Methuen, London*.
- Lack D. et Lack E. 1951. The breeding biology of the Swift *Apus apus*. *Ibis* 93: 501-546.
- Lack D. Gibb J. et Owen D.F. 1957. Survival in relation to brood-size in tits. *Proc. Zool. Soc. London* 128:313-326.
- Malacarne G. et Cucco M. 1991. Chick mortality and hatching asynchrony in the Pallid Swift *Apus pallidus*. *Avocetta* 15:19-24.
- Martins T.L. et Wright J. 1993a. Cost of reproduction and allocation of food between parent and young on the swift (*Apus apus*). *Behav. Ecology* 4: 213-223.
- Martins T.L. et Wright J. 1993b. Brood reduction in response to manipulated brood sizes in the common swift (*Apus apus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 32: 61-70.
- Nahal I. 1981. The mediterranean climate from a biological viewpoint, in Di Castri F. Goodall D.W. & Specht R.L. *Mediterranean-type shrublands. Ecosystems of the world. 11, Elsevier: 63-86*.
- Nicholson A.J. 1954. An outline of the dynamics of animal populations. *Aust. J. Zool.* 2: 9-65.
- O’Connor R.J. 1979. Egg weights and brood reduction in the European Swift (*Apus apus*). *Condor* 83: 133-145.
- Perrins C. M. 1965. Population fluctuations and clutch-size in the Great-Tit. *Parus major*. *J. Anim. Ecol.* 34: 601-647.
- Perrins C. M. 1970. The timing of birds breeding seasons. *Ibis* 112:242-255.
- Ponce F. 1992. Régime alimentaire du Tétraz lyre *Tetrao tetrix* dans les alpes Françaises. *Alauda* 60:260-268.
- Ribaut J. P. 1964. Dynamique d’une population de Merles noirs *Turdus merula*. *Rev. Suisse de Zool.* 71:815-902.
- Rodriguez de los Santos M. et Rubio Garcia J. C. 1986. Biology and biometry of the Pallid Swift (*Apus pallidus*) in southern Spain. *Gerfaut* 76:19-30.
- Rodriguez-Teijeiro J. D. 1980. Contribution al conocimiento de la biologia y etologia de la especie *Apus apus* (L. 1758). *Tesis, Barcelona*.
- Schierer A. 1962. Contribution à l’étude du Martinet noir (*Apus apus*). *Bull. Ass. Phil. Alsace-Lorraine* XI, (1862-1962): 148-153.

- Siivonen L. 1957. The problem of the short termed fluctuations in numbers of tetraonids in Europe. *Pap. Game Res.* 17: 1-44.
- Sol. B. 1985. Application d'un réseau météorologique automatique à la prévision des risques de feux de forêt en région méditerranéenne. *Rev. Palais de la Découverte* 13, 130:201-212.
- Solomon M. E. 1959. The meaning of density-dependance and related concepts. *Proc. 15 th Int. Congr. Zool.* London 1958: 784-787.
- Taylor L. R. 1963. Analysis of the effect of temperature on insects in flight. *J. Anim. Ecol* 32: 99-117.
- Thibault J. C., Brunstein D., Pasquet E. et Guyot I. 1987. La reproduction du Martinet pale (*Apus pallidus*, Shelley) sur les îlots satellites de la Corse: ses relations avec les facteurs climatiques. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 42: 277-296.
- Vizyova A. et Janiga M. 1986. Notes on the ecology of Common swift (*Apus apus* L., 1758) in Brastilava. *Biologia (Brastilava)* 41: 151-161.
- Weitnauer E. 1947. Am neste des Mauerseglers (*Micropus a. apus* L.) *Orn. Beob.* 44 : 133-182.
- Weitnauer E. 1980. "Mein Vogel". Aus dem Lebem des Mauerseglers *Apus apus*. *Oltingen bl.*