



Cohabitation et ségrégation chez les Martinets pâles (*Apus pallidus*) et alpins (*Apus melba*) en colonies mixtes de la côte méditerranéenne (Italie)

Monica MAZZOTTO, Marco CUCCO et Giorgio MALACARNE

Deux colonies mixtes de Martinets pâles (*Apus pallidus*) et Martinets alpins (*A. melba*) de la côte ligure (Finale Ligure et Ventimiglia) ont été étudiées en saison de reproduction dans les années 1989 à 1991. Le but du travail est d'établir le nombre de couples nicheurs et de comparer la position sur les falaises rocheuses des cavités hébergeant les nids des deux espèces. Une des caractéristiques des colonies est la position abritée des cavités, conférant au nid un bon degré de protection en cas de mauvaises conditions atmosphériques. L'orientation des falaises choisies est toujours sud, mais peut-être ce phénomène est-il influencé par l'exposition naturelle de la côte. L'effectif des colonies est de 80 à 120 individus. Une importante ségrégation spatiale entre espèces a été mise en évidence en analysant la hauteur des nids sur les parois; la différence est statistiquement significative pour quatre des cinq falaises. La hauteur des cavités occupées par les Martinets pâles est inférieure à celle des cavités abritant les Martinets alpins.

Les martinets (*Apodidae*) nichent souvent en colonies mixtes; en Europe du sud, ces dernières sont normalement constituées par le Martinet pâle et le Martinet noir (*Apus apus*) en milieu urbain et par le Martinet pâle et le Martinet alpin dans l'habitat naturel des côtes marines rocheuses⁽⁴⁾. L'association entre le Martinet noir et le Martinet alpin est plus rare.

Le Martinet pâle occupe l'Europe méridionale, nichant essentiellement dans le bassin méditerranéen, des îles Canaries à l'île de Chypre⁽⁴⁾. La limite nord de son aire de reproduction atteint le Piémont (Domodossola⁽¹³⁾) et le canton du Tessin (Locarno⁽⁹⁾). A la différence du Martinet pâle, le Martinet alpin est réparti dans l'Europe centrale et méridionale – sa limite nord se trouve en Allemagne⁽⁷⁾ – et niche sur les parois montagneuses ou sur des falaises maritimes, plus rarement dans les villes et faubourgs^(1,14). Les trois espèces ont été trouvées nichant ensemble seulement dans quelques lieux urbains (pour l'Italie^(2,10)). La côte rocheuse méditerranéenne est favorable à la nidification de ces oiseaux, souvent dans la même falaise. En Italie, des colonies mixtes existent en Sicile⁽⁸⁾, dans les Pouilles⁽³⁾, en Sardaigne (MALACARNE, obs. pers.) et en Ligurie⁽¹²⁾.

BRICHETTI et al.⁽³⁾ ont analysé la cohabitation et la ségrégation dans les habitats naturels des falaises. Ils ont observé, sur le promontoire du Gargano, des colonies mixtes ou monospécifiques et ils ont souligné la colonisation presque totale des grottes marines par les Martinets pâles, la plus forte agrégation spatiale du Martinet noir et enfin le nombre supérieur de Martinets pâles quand ils nichent en colonie mixte avec les Martinets noirs. Ce dernier élément a déjà été observé à Turin⁽⁵⁾.

Cet article décrit la distribution spatiale des nids et l'habitat de reproduction de deux colonies de *M. pâles* et alpins en Ligurie, dans le but d'établir s'il y a ségrégation spatiale et écologique entre les deux espèces, comme cela a été observé pour les Martinets noir et pâle⁽³⁾.

Méthode

Les données ont été recueillies dans les colonies de Finale Ligure et Ventimiglia (Ligurie), au cours des années 1989 à 1991. Les colonies étaient visitées chaque semaine, pendant la saison de reproduction (de mai à juillet), pour obtenir des informations à propos des effectifs et pour définir les sites choisis par les deux espèces.

La zone de Ventimiglia est constituée par des calcaires compacts, quelquefois avec des coraux ou de petits gastéropodes (*Gryptoplocus subpiramidalis*) typiques du «Titonien». La falaise de Finale Ligure est caractérisée par des dolomies plus ou moins calcaires, quelquefois avec *Encrinus liliformis* et *Diplopora*, alternant avec des calcaires à petits gastéropodes et des intercouches «peltiques».

Les nids utilisés ont été répertoriés en notant l'entrée des adultes dans les cavités (fig. 1), en observations continues de 10 à 18 heures. Dans cette tranche horaire, les parents couvent leurs œufs ou nourrissent leurs petits, en entrant et sortant du nid environ chaque heure, ainsi qu'on l'a constaté dans les colonies du Piémont⁽¹¹⁾. Une journée de relevé est suffisante pour évaluer les nids occupés dans la colonie. Les observations conduites dans les premières heures de la journée (5 h 45 - 10 h) et dans les dernières (18 - 21 h) ont été éliminées, car, pendant la reproduction, les martinets montrent souvent un comportement de vol social devant la colonie. Lors de ces manifestations, les oiseaux entrent et sortent, de manière désordonnée, de toutes les cavités disponibles, y compris celles qui ne sont pas occupées, pour rejoindre le vol du groupe.

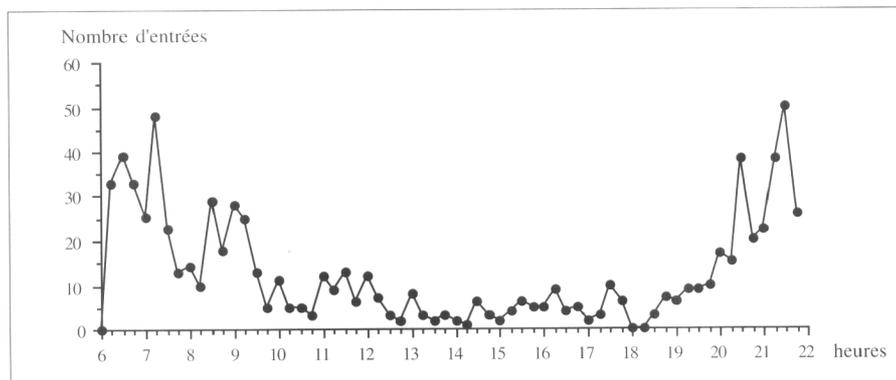


Fig. 1: Activité du Martinet pâle (*Apus pallidus*) dans la colonie de Finale Ligure (juin 1990). Le grand nombre d'entrées dans les cavités le matin et le soir sont dues à des individus non-reproducteurs se mêlant aux couples nicheurs: ces mouvements n'ont pas été considérés dans le travail.

Après avoir vérifié les trous réellement occupés par les martinets, nous les avons cartographiés sur des photographies des falaises, dans le but de mesurer leur hauteur au-dessus de l'eau.

Résultats

Composée d'environ 120 individus, la colonie de Ventimiglia est placée sur quatre parois hautes de 30 mètres en moyenne, se développant sur 300 mètres de longueur, dont trois sont exposées au sud et une à l'est. Cette dernière n'a pas été considérée, parce qu'elle n'abritait que des Martinets pâles. La colonie de Finale comprend environ 80 individus des deux espèces, qui nichent sur deux parois hautes de 20 mètres en moyenne, exposées à l'est et au SSE.

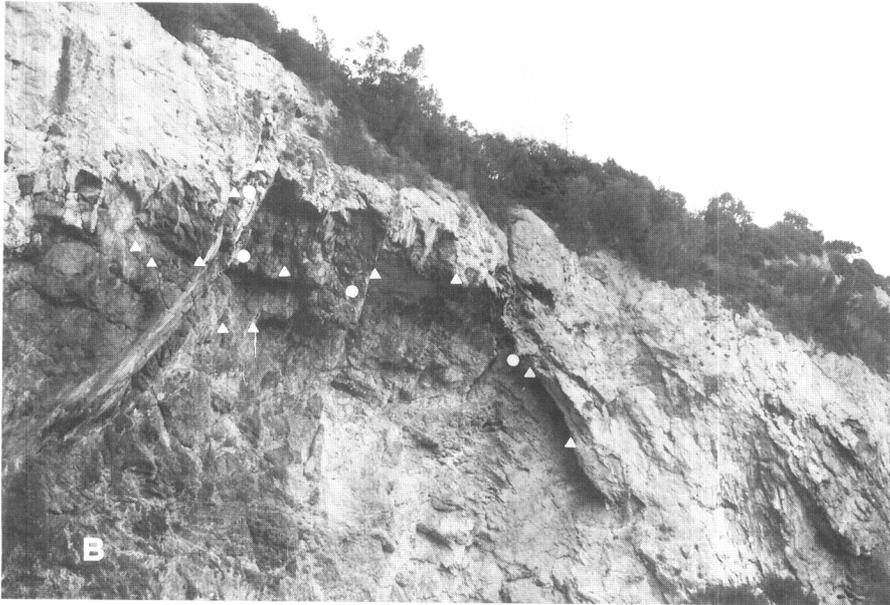
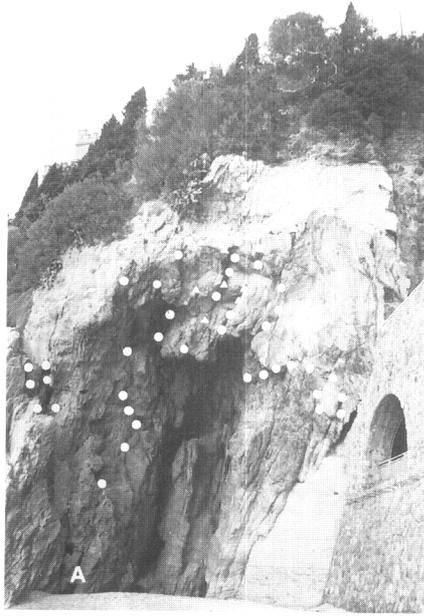


Fig. 2: Distribution des nids du Martinet pâle (points blancs) et du Martinet alpin (triangles blancs) dans les falaises A et B de Finale Ligure.



Les colonies étudiées comprennent 44 (Finale) et 26 (Ventimiglia) couples de Martinets pâles, 19 (Finale) et 16 (Ventimiglia) couples de Martinets alpins (tab.1).

L'analyse des mesures altimétriques réalisées pour chaque paroi montre pour quatre d'entre elles une différence significative (tab.1) en ce qui concerne les choix effectués par les deux espèces; notamment les hauteurs choisies par les Martinets pâles sont inférieures à celles choisies par les alpins.

La paroi B, pour laquelle nous n'avons pas trouvé de différence significative, présente une situation particulière: la bande de falaise utilisable pour les nids est fortement limitée en hauteur. Ce phénomène a, peut-être, empêché les deux espèces de se distribuer à des hauteurs différentes.

L'agrégation des nids est très variable. Parfois on observe que les nids sont très proches (parois A, B et D). Rarement, ils sont plus éloignés (paroi C). La plus forte agrégation a été mesurée dans la paroi A, où la distance moyenne des nids est de $0,77 \pm 0,30$ m pour le Martinet pâle et de $0,94 \pm 0,31$ m pour le Martinet alpin. Au contraire, dans la paroi C, les distances moyennes atteignent respectivement $2,1 \pm 1,24$ m et $1,46 \pm 0,90$ m.

Discussion

Les colonies naturelles de martinets étudiées montrent une typologie commune: parois rocheuses en surplomb ou grottes caractérisées par une morphologie et des dimensions variables; on trouve souvent cette caractéristique dans des zones

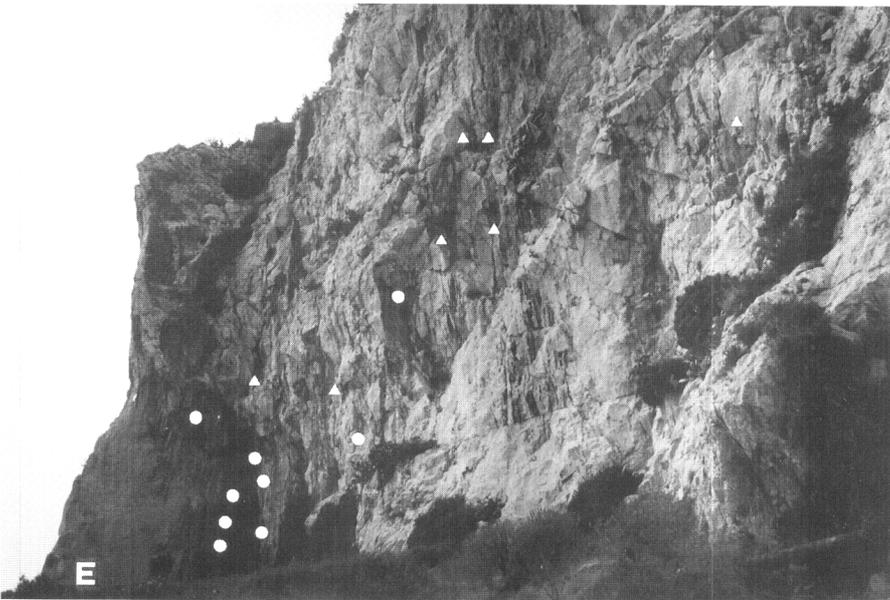
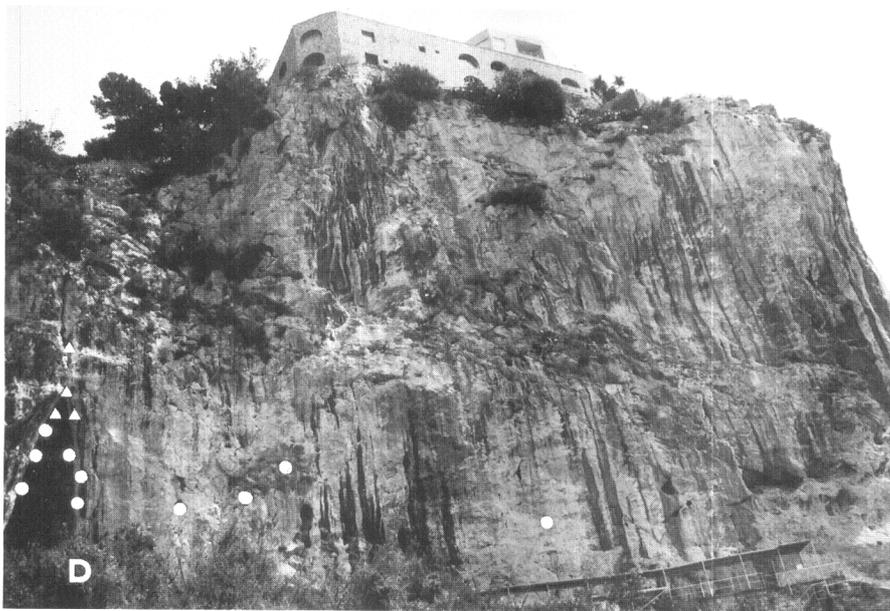


Fig. 3: Distribution des nids du Martinet pâle (points blancs) et du Martinet alpin (triangles blancs) dans les falaises C, D et E de Ventimiglia.

Localité	Falaise	Nombre de couples nicheurs		Hauteur estimée des nids (moyenne, m)		Analyse des différences	
		<i>A. pallidus</i>	<i>A. melba</i>	<i>A. pallidus</i>	<i>A. melba</i>	U Mann-Whitney	p
Finale Ligure	A	40	9	7,3	9,1	57	< 0,001
Finale Ligure	B	4	10	19,5	19,3	16,5	n.s.
Ventimiglia	C	7	6	34,8	36,5	6	< 0,001
Ventimiglia	D	10	4	18,6	19,9	0,5	< 0,001
Ventimiglia	E	9	6	23,4	26,8	2	< 0,001

Tab. 1: Différence entre les hauteurs moyennes des nids.

à prédominance calcaire, comme les colonies du Gargano, analysées par BRICHETTI et al.⁽³⁾, ou celles de la Ligurie, étudiées dans le présent travail. Toutefois la nature calcaire du substrat n'est pas une exigence stricte. En effet, des colonies ont aussi été observées dans des zones à prévalence cristalline, comme dans les îlots de la Corse méridionale⁽¹⁵⁾, où le quartz domine, ou comme dans l'île de la Gallinara (Imperia) (MAZZOTTO, obs. pers.). Il semble que la caractéristique principale soit le degré de protection offert par le site: les martinets choisissent les anfractuosités du rocher ou les niches pour être à l'abri lors de conditions atmosphériques défavorables.

Les hauteurs de ces colonies naturelles sont uniformes et ne dépassent pas 40 mètres; une situation comparable a aussi été remarquée en Corse, où les hauteurs n'excédaient jamais 24 mètres⁽¹⁵⁾.

En ce qui concerne l'exposition, il semble que les oiseaux manifestent une préférence pour les parois orientées au sud, mais ce résultat pourrait être influencé par le fait que la majorité des falaises de la côte ligure sont tournées vers ce point cardinal.

En général, l'effectif des colonies en site naturel est variable: au Gargano, BRICHETTI et al.⁽³⁾ ont remarqué une dominance des colonies numériquement faibles, en moyenne 16 martinets par colonie (50 % entre 3 et 12 individus et seuls 23 % dépassant 23 individus), tandis que THIBAUT et al.⁽¹⁵⁾, dans leur recherche dans les îlots de la Corse, estiment l'effectif de trois colonies à environ 70-80, 60-70 et 180-200 individus, soit une moyenne de 105 individus par colonie. Les colonies analysées dans ce travail ont des effectifs semblables à celles de Corse, avec environ 80 à 100 individus.

L'agrégation des deux espèces n'implique pas, comme au Gargano, une diminution des effectifs de la colonie⁽³⁾.

Le résultat principal de notre recherche nous conduit à constater une ségrégation remarquable des deux espèces: le Martinet pâle préfère des endroits moins élevés que le Martinet alpin, confirmant ce que l'on a trouvé dans des colonies urbaines de Martinet pâle et Martinet noir, à l'intérieur des terres⁽⁵⁾. Pour le moment, une interprétation biologique de ce phénomène n'a pas encore été fournie: on peut admettre qu'entre ces espèces de martinets, il y a une différence de

niche écologique portant sur le choix du site de reproduction, parallèlement à ce qu'on a observé au niveau trophique⁽⁶⁾. De plus, il faut remarquer que les oiseaux ne choisissent pas des endroits de hauteurs très différentes (tab. 1). Ce qui change d'une espèce à l'autre, c'est la répartition relative dans la bande altitudinale choisie. Pourtant, le microhabitat du site de nidification est tout à fait semblable dans les deux colonies étudiées.

La différence de taille entre les trois espèces européennes ne semble pas jouer un rôle important dans la compétition: bien que les agressions intraspécifiques soient fréquentes près des colonies, nous n'avons jamais observé des interactions compétitives interspécifiques, même quand les nids sont très proches.

Les Martinets pâle et alpin sont moins anthropophiles que le Martinet noir, même si, aujourd'hui, des nidifications dans des bâtiments ont été trouvées en maints endroits. Il est d'ailleurs difficile de mettre en évidence une expansion dont les modalités soient claires.

Il vaut donc la peine de poursuivre l'étude sur une vaste échelle, en récoltant des données sur la sélection des habitats de reproduction, pour avoir à l'avenir un tableau encore plus clair de l'occupation des milieux anthropiques par ces deux espèces.

Zusammenfassung: Räumliche Trennung von Nisthöhlen in einer Mischkolonie von Fahl- und Alpenseglern (*Apus pallidus* und *A. melba*) an der Mittelmeerküste (Italien). Im Laufe der drei Brutperioden 1989, 1990 und 1991 wurden zwei Mischkolonien von Fahlseglern und Alpenseglern in der Umgebung von Finale Ligure und Ventimiglia (Ligurien) untersucht. Die Kolonien wurden zu dieser Zeit lange beobachtet, um die Bestandszahlen und Lage der Nisthöhlen der zwei verschiedenen Arten zu bestimmen. Die strukturelle Eigenschaft, die in beiden Siedlungen leicht erkennbar ist, kann als Schutz vor Witterungseinflüssen bezeichnet werden. Was die Lage der Nistplätze betrifft, scheint eine gewisse Präferenz für die nach Süden gelegenen Plätze sehr wahrscheinlich, was aber von der geographischen (nach Süden gelegenen) Lage der Ligurischen Küste beeinflusst werden kann. Die Bestandszahlen der Kolonien belaufen sich auf etwa 80-100 Exemplare. Durch eine Analyse der Höhenverteilung der Nisthöhlen bemerkt man eine räumliche Trennung zwischen den zwei Arten; an vier unter den fünf Wänden gibt es tatsächlich einen signifikanten Unterschied in der Auswahl der Nistplätze, beziehungsweise scheinen die von den Fahlseglern bevorzugten Höhlenhöhen niedriger als diejenigen der Alpensegler. (Übersetzung: Osvaldo Negra)

Summary: Cohabitation and spatial segregation of Pallid and Alpine Swifts (*Apus pallidus* and *A. melba*) in mixed colonies on the Mediterranean coast. Two mixed colonies of Pallid Swift and Alpine Swift situated on the Ligurian coast (Finale Ligure and Ventimiglia) were studied during the 1989, 1990 and 1991 breeding seasons. The object of the study was to determine the number of nesting pairs and to situate their respective positions on the cliff face. The cavities in which the nests were located are characterised by the good protection offered in the event of bad weather conditions. The cliffs on which the colonies are to be found are south facing, but this may simply be due to the general southern exposure of the Ligurian coastline. The population of the colonies is between 80 and 120 individuals. The spatial segregation of the two species was shown by analyzing the height of the nests on the cliff. It was shown that on four out of five cliffs there was a significant difference in the choices made by the two species. In particular the Pallid Swift occupied lower cavities than the Alpine Swift. (Translation: Mike Bowman)

Bibliographie:

1. ARN, H. (1960): *Biologische Studien am Alpensegler*. Vogt-Schild Verlag, Solothurn.
2. BOANO, G. et M. CUCCO (1988): Rondone pallido *Apus pallidus*. In: MINGOZZI, T., G. BOANO et C. PULCHER (éd.): *Atlante degli uccelli nidificanti in Piemonte e Valle d'Aosta*. Monografie VIII, Museo Reg. Sc. Nat., Torino.
3. BRICHETTI, P., U.F. FOSCHI et S. GELLINI (1988): Distribuzione e consistenza delle colonie di *Apodidae* del promontorio del Gargano (Puglia). *Riv. Ital. Orn.* 58: 53-58.
4. CRAMP, S. et K. E. L. SIMMONS (1985): *The Birds of the Western Palearctic*. Vol. IV. Oxford University Press, Oxford.
5. CUCCO, M. et G. MALACARNE (1987): Distribution and nest-hole selection in the breeding Pallid Swift. *Avocetta* 11: 57-61.
6. CUCCO, M., D.M. BRYANT et G. MALACARNE (1993): Difference in diet of Common (*Apus apus*) and Pallid (*A. pallidus*) Swifts. *Avocetta* 17: 131-138.
7. GLUTZ, U.N. et K.M. BAUER (1980): *Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Band 9*. Aula Verlag, Wiesbaden.
8. IAPICHINO, C. (1985): Rondone pallido *Apus pallidus*. In: (MASSA B., Éd.) *Atlas Faunae Siciliae. Naturalista Siciliano* 9: 95.
9. LARDELLI, R. (1986): Ein Fahlsegler *Apus pallidus* in der Vogelsammlung des Liceo cantonale Locarno. *Orn. Beob.* 83: 135.
10. MAFFEI, G. (1992): Verificato in Piemonte un nuovo caso di convivenza di *Apus melba* con *Apus apus* e *Apus pallidus*. *Avocetta* 16: 54.
11. MALACARNE G., M. CUCCO et G. ORECCHIA (1992): Nest attendance, parental roles and breeding success in the Pallid Swift (*Apus pallidus*). *Vogelwarte* 36: 203-210.
12. MARANINI, N. et G. TRUFFI (1988): Rondone pallido *Apus pallidus*. In: (LIPU, Éd.) *Atlante degli uccelli della Liguria*. LIPU, Genova.
13. PULCHER, C. et G. BOANO (1988): Le Martinet pâle, *Apus pallidus*, nicheur à Domodosola (Novara, Italie). *Nos Oiseaux* 37: 241.
14. SCHIFFERLI, A., P. GÉROUDET et R. WINKLER (1980): *Atlas des oiseaux nicheurs de Suisse*. Sempach.
15. THIBAUT, J.C., D. BRUNSTEIN, E. PASQUET et I. GUYOT (1987): La reproduction du Martinet pâle (*Apus pallidus*, Shelley) sur des îlots satellites de la Corse: ses relations avec les facteurs climatiques. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)* 42: 277-296.

Monica MAZZOTTO, Dip. Scienze del Comportamento Animale e dell' Uomo,
Università di Pisa, via Volta 6, I-56126 Pisa
Marco CUCCO, Giorgio MALACARNE, Dip. Scienze e Tecnologie Avanzate,
via Cavour 84, I-15100 Alessandria

Manuscrit reçu le 21 octobre 1994; accepté le 21 mai 1995.