

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

Partie 2 Les captures

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

Résumé

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

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

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



de manière très importante en fonction notamment des conditions météorologiques.

Nous avons défini arbitrairement :

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Introduction

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

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

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

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

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

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

chasse du Martinet à ventre blanc.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Les proies capturées varient énormément selon :

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

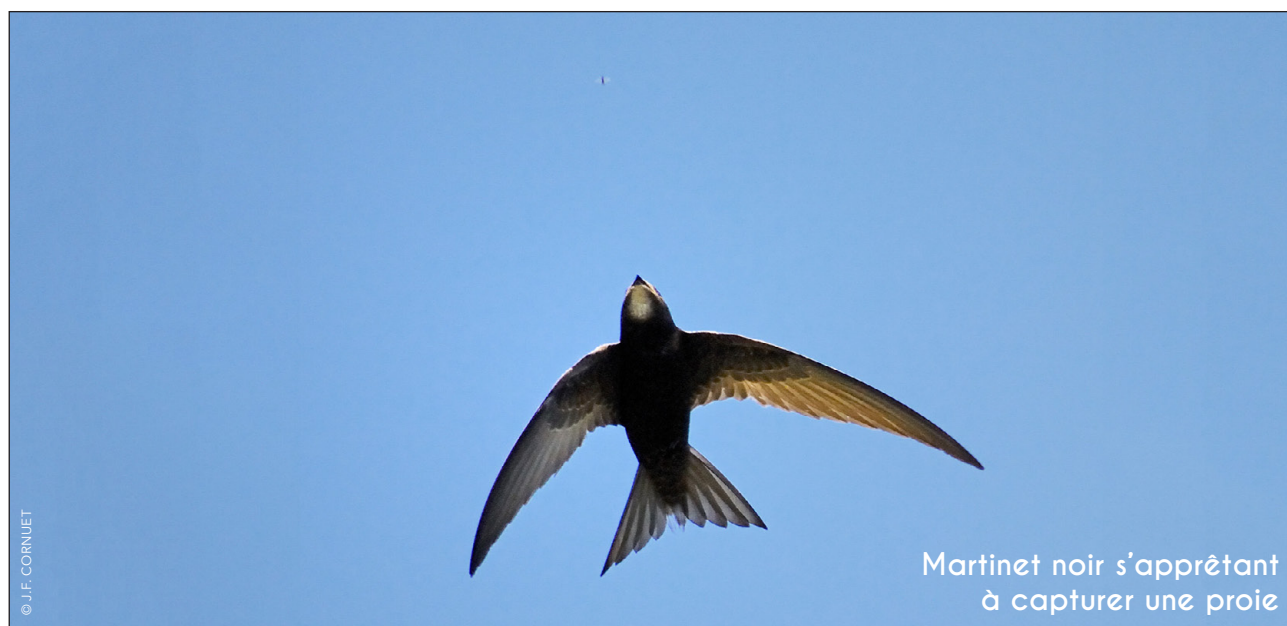
d'un oiseau directement dans la nature constitue un très gros progrès dans la connaissance du vol des oiseaux. C'est un complément indispensable aux mesures faites en laboratoire dans des tunnels de vols sur des spécimens morts ou en captivité.

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

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

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

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



Méthodologie

Lieu et périodes de prise de vue

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

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

Matériel de prise de vue

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

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

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

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

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

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

Les réglages du GH5 sont les suivants :

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Technique de prise de vue

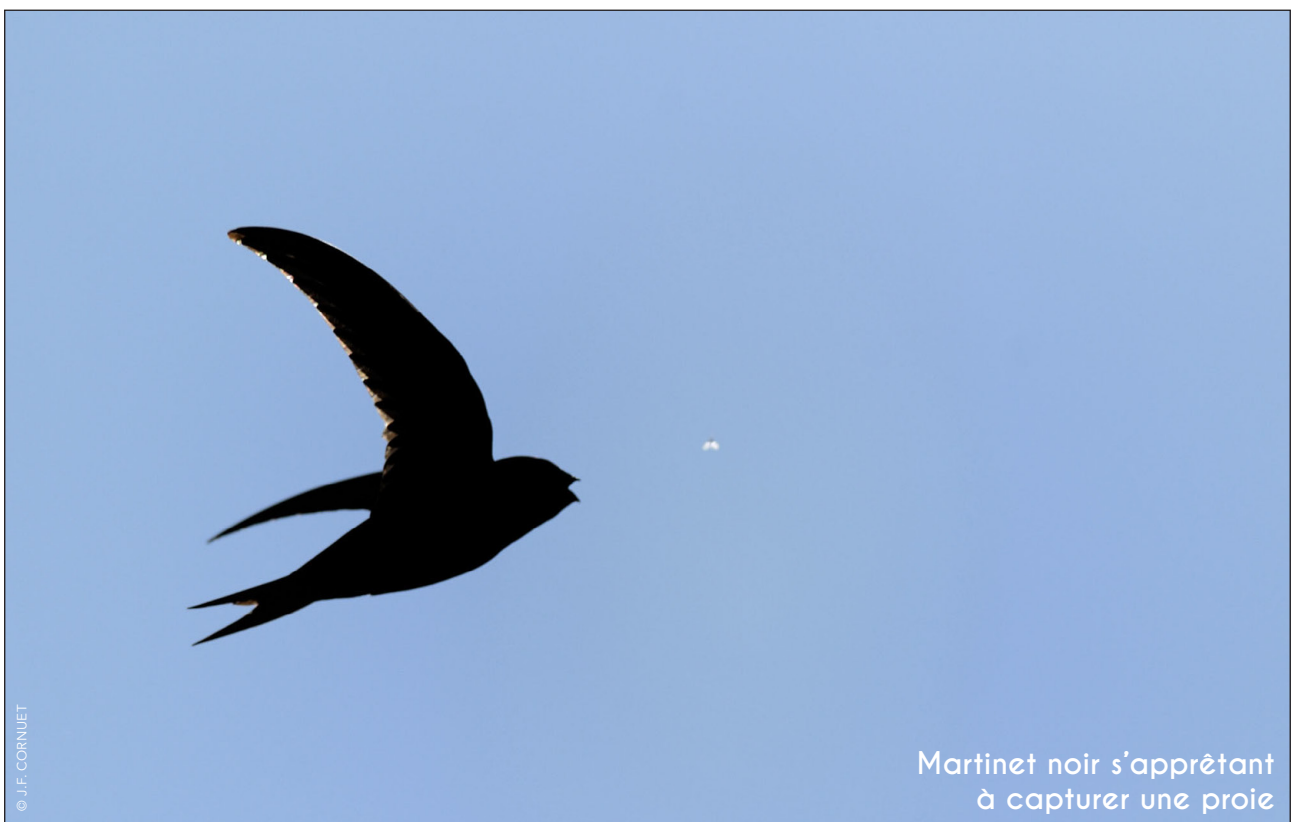
Le Martinet noir se déplace vite dans le ciel, en moyenne à 10 m/s (36 km/h) au printemps sur le site de nidification. Le suivi de l'oiseau ne peut pas être effectué avec l'appareil fixé sur un trépied équipé d'une rotule fluide. Il faut travailler à main levée comme en photo, debout et bien stable sur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

efficace dans les mouvements de suivi.

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

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

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



Traitement des vidéos

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

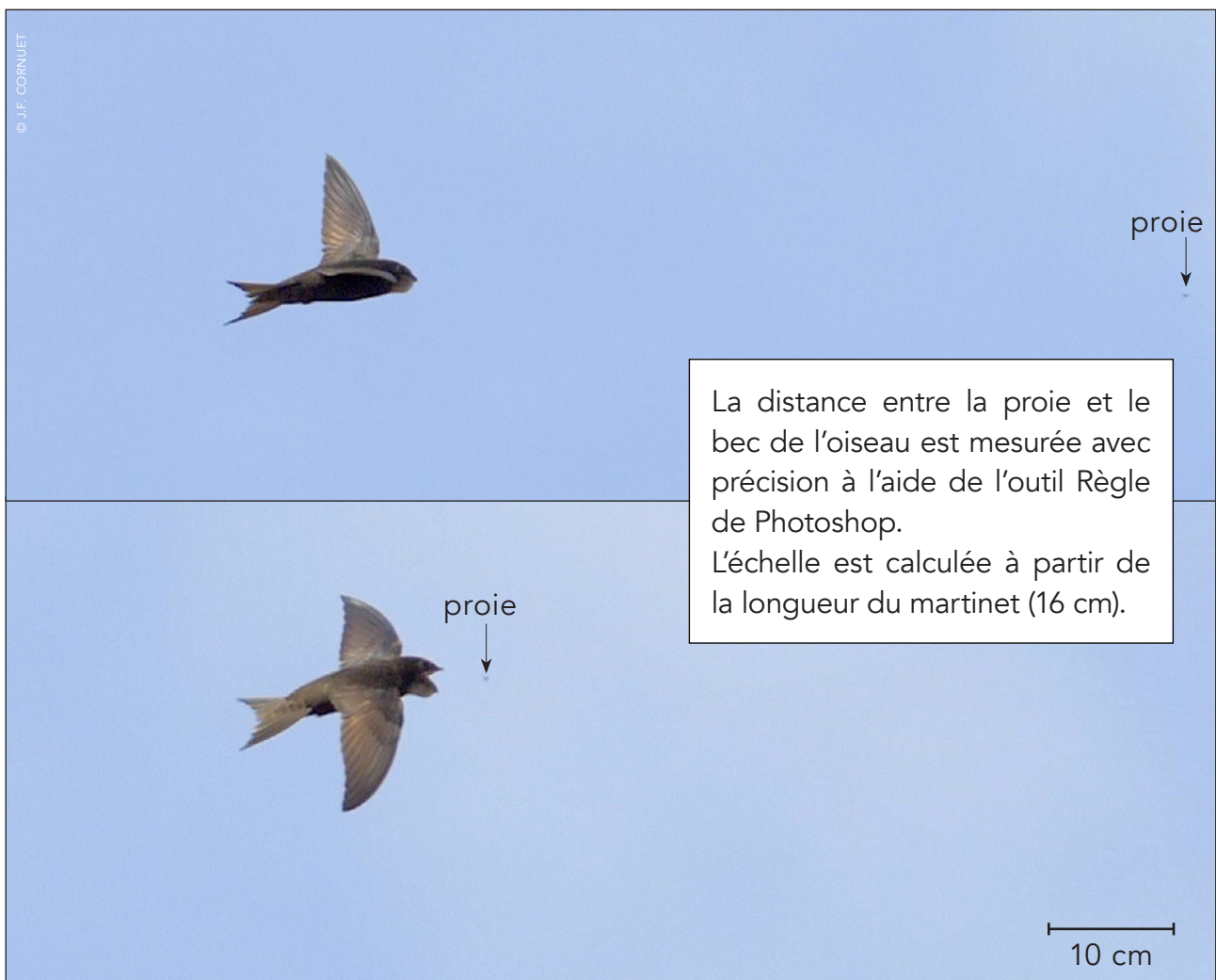
Analyse des vidéos

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

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

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

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



Comparaison entre 2 stations

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

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

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

Comparaison avec le Martinet à ventre blanc

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



1. Le vol de chasse

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

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

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

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

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

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

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

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

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

1.A. Le vol battu

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

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

1.B. Le vol plané

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



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

1.C. La répartition vol plané et vol battu

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Bilan

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

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

Discussion

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

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

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

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

2. Les vols, trajectoires et postures

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

2.B. Les postures au moment de la capture

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Tableau 3.

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

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

Juste avant la capture :

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

Au moment de la capture :

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

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

Juste après la capture

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

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

3.A. Capture après un vol battu ascendant

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

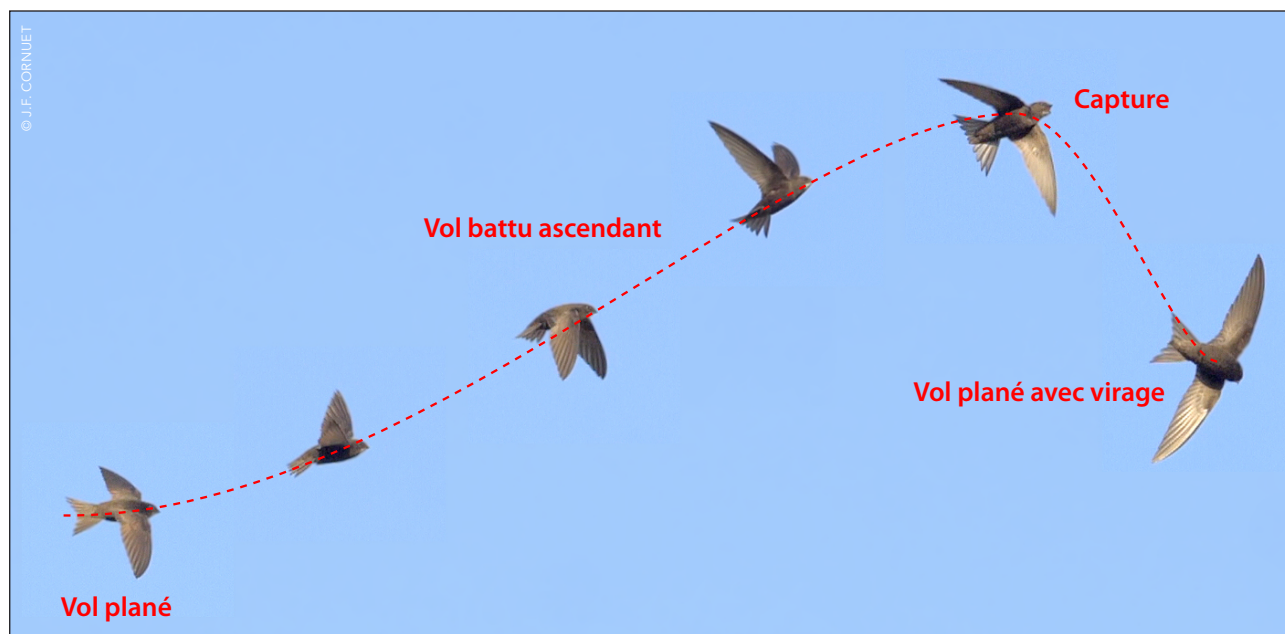


Figure 1.

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

Vidéo



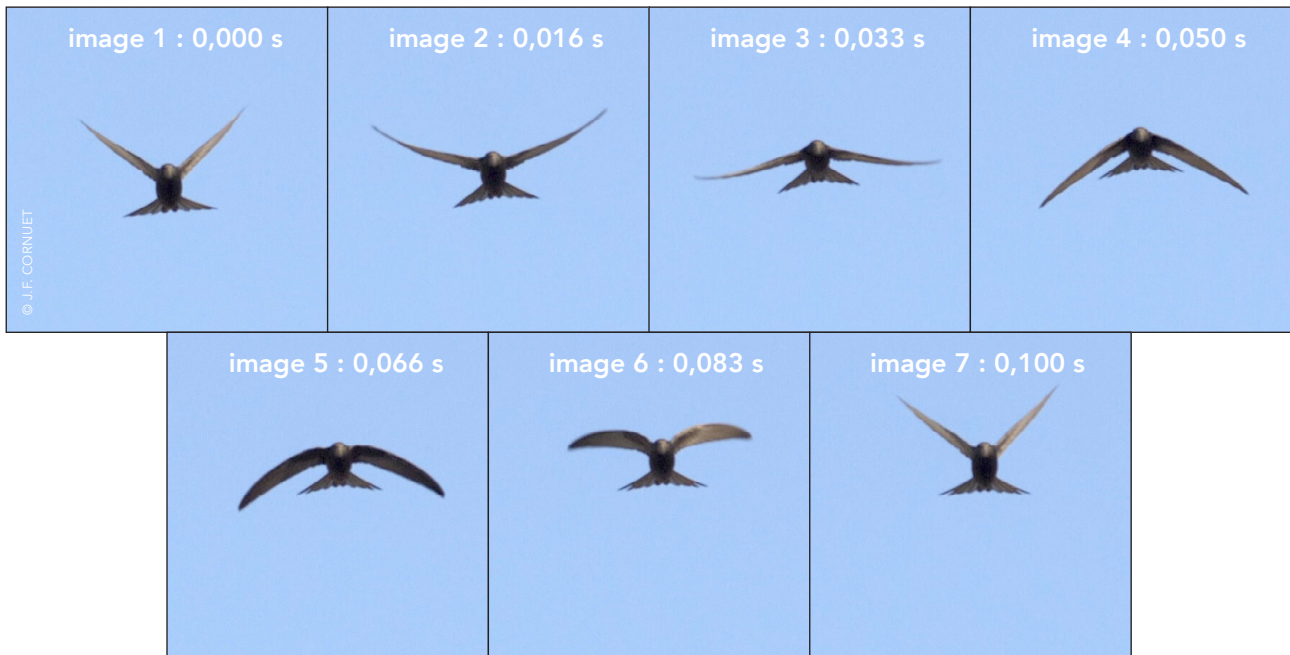


Figure 2.

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

Vidéo



Avec cet échantillon de 175 vols battus ascendants :

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

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

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

Sur l'échantillon de 175 vols battus ascendants :

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

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

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

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

3.A.5. La détection de la proie

Le début du vol battu ascendant peut être considéré comme l'instant où le martinet détecte la proie. Puisqu'on connaît la durée, pour calculer la distance parcourue pendant ce vol battu ascendant, il faudrait pouvoir mesurer la vitesse du martinet. Cette distance correspondrait à la distance de détection de la proie. Selon la taille de la proie il serait alors possible de discuter des capacités visuelles du Martinet noir.

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

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

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

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

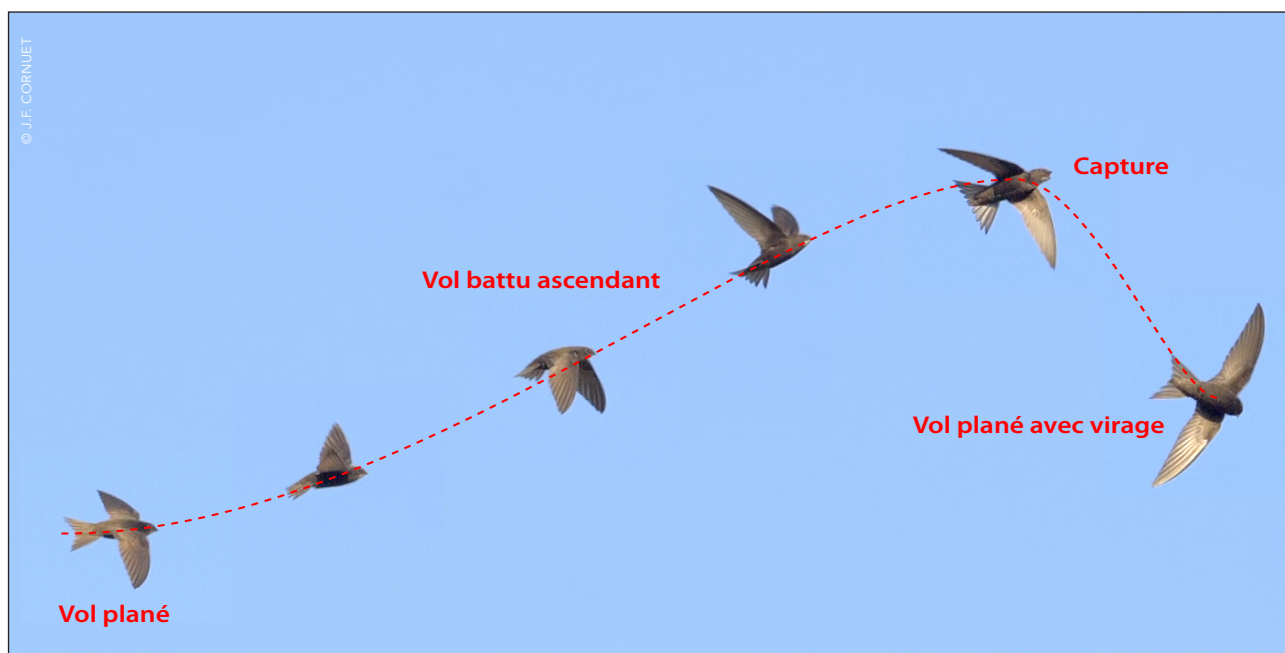
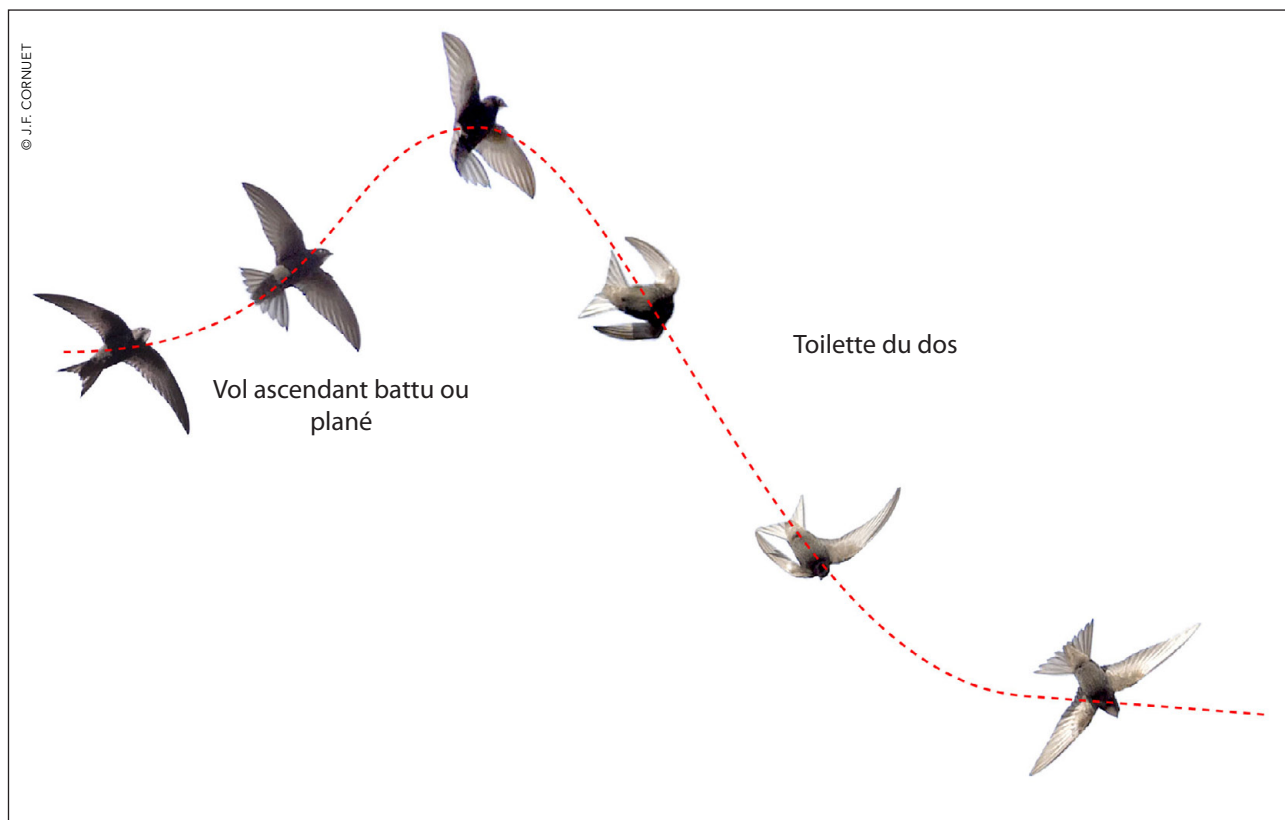


Figure 3. Comparaison des vols ascendants dans les toilettes (haut) et les captures (bas)

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

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

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

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

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

3.A.6.2. La dissymétrie des trajectoires

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

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

3.A.6.3. Le type de vol

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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



© J.F. CORNUET

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

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

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

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

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

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

3.C. Capture après un vol plané

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

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

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

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

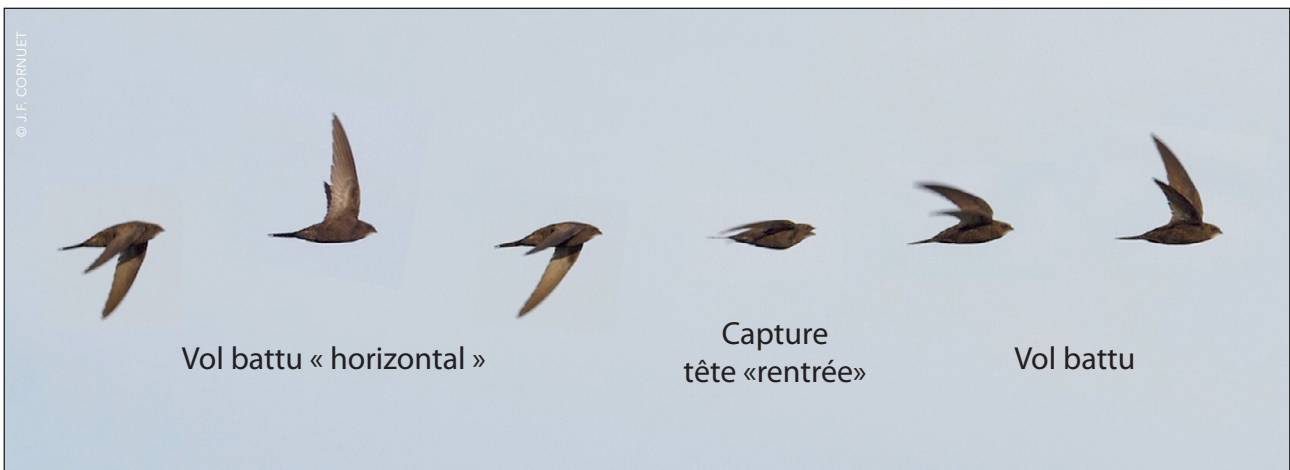


Figure 4.

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

Vidéo

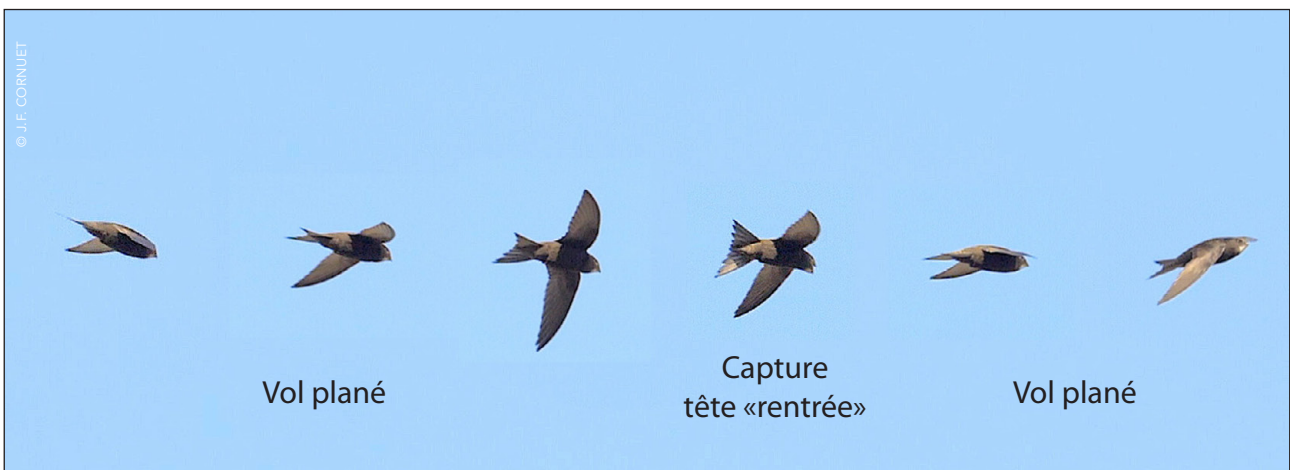


Figure 5.

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

Vidéo



4. La capture

4.A. Les postures de la tête

4.A.1. La « projection » de la tête

Deux postures de la tête peuvent être définies :

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

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

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

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

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

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

Tableau 4.

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

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

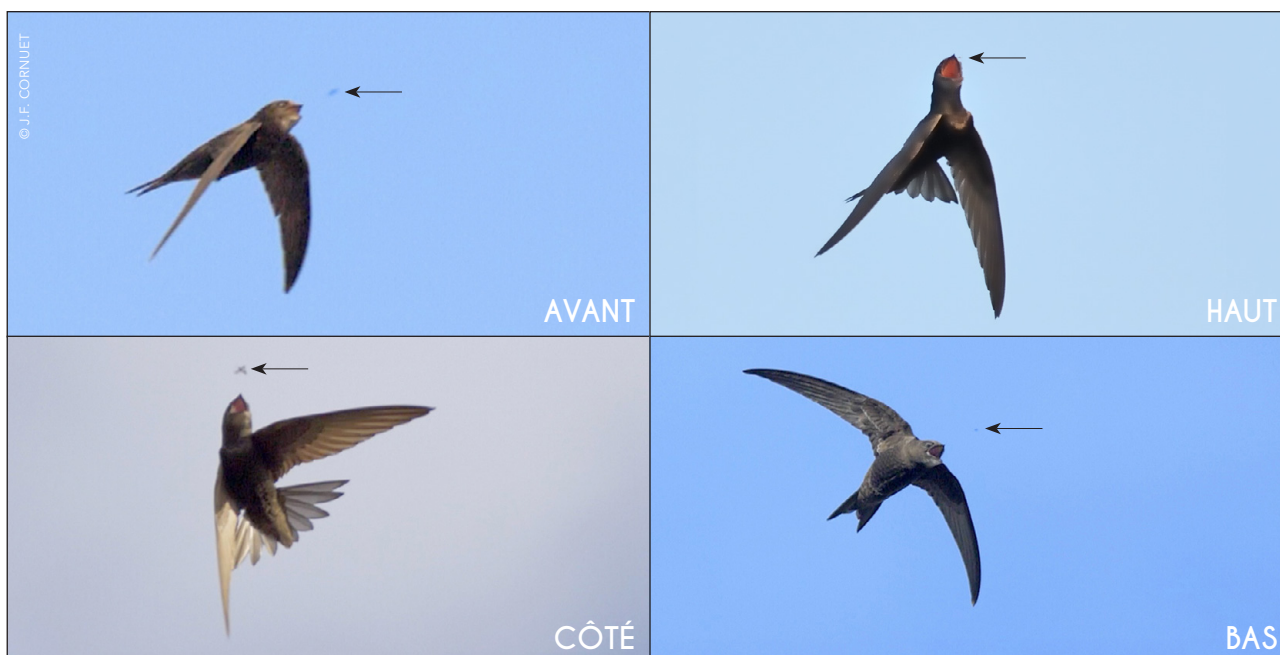


Figure 6.

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

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

4.A.2. Le bec et la cavité buccale

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

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

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

4.A.3. Les paupières

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



Figure 7.

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

4.B. Les postures du corps

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

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

4.B.2. Les captures en vol inversé

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



Figure 8.

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

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

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

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

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

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

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

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

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



Figure 9.

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

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

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

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

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

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



Figure 10. Captures en vol inversé Vidéo  



Figure 11. Capture suivie d'un vol inversé Vidéo  

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

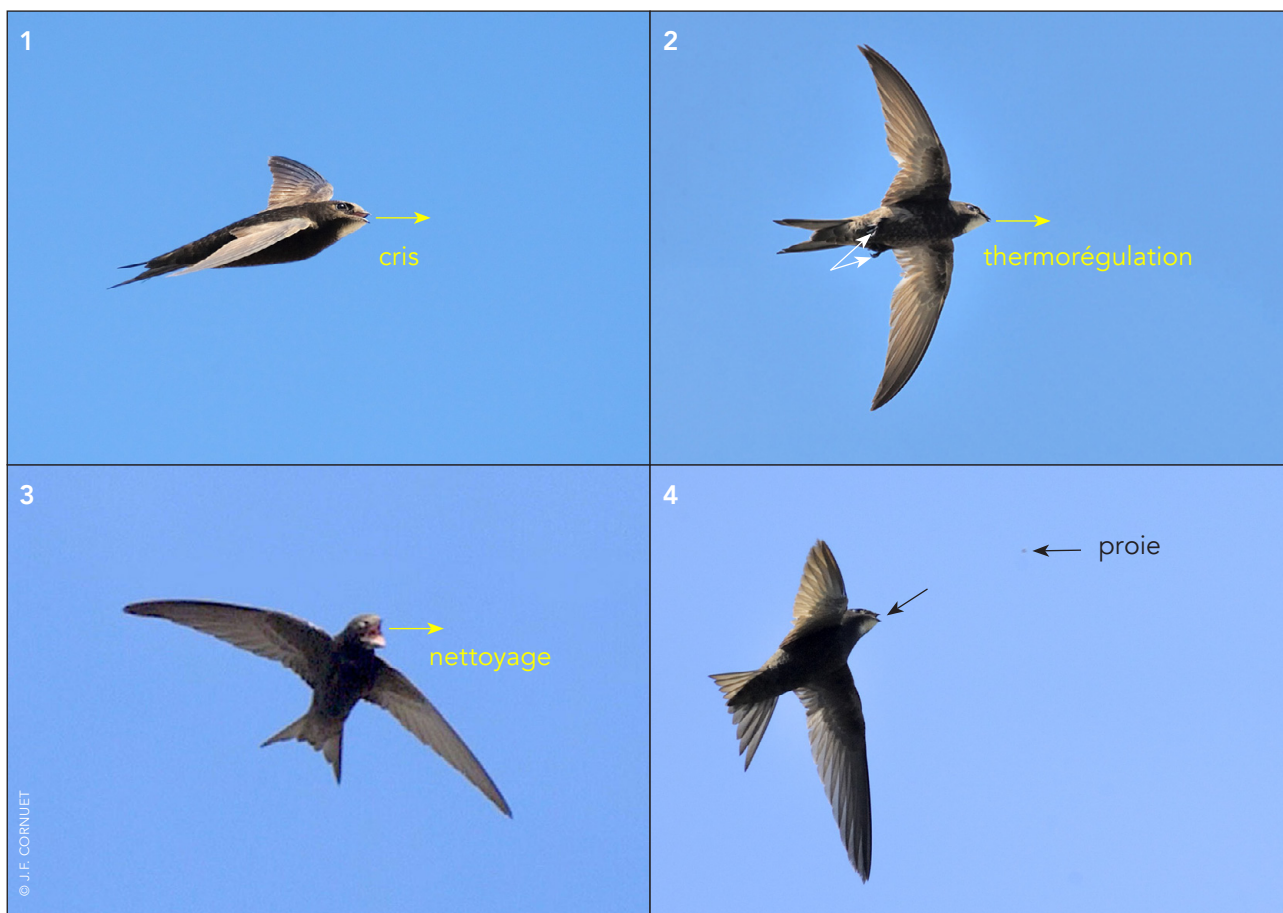


Figure 12.

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

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

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

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

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

Sur 1200 captures :

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

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

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

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

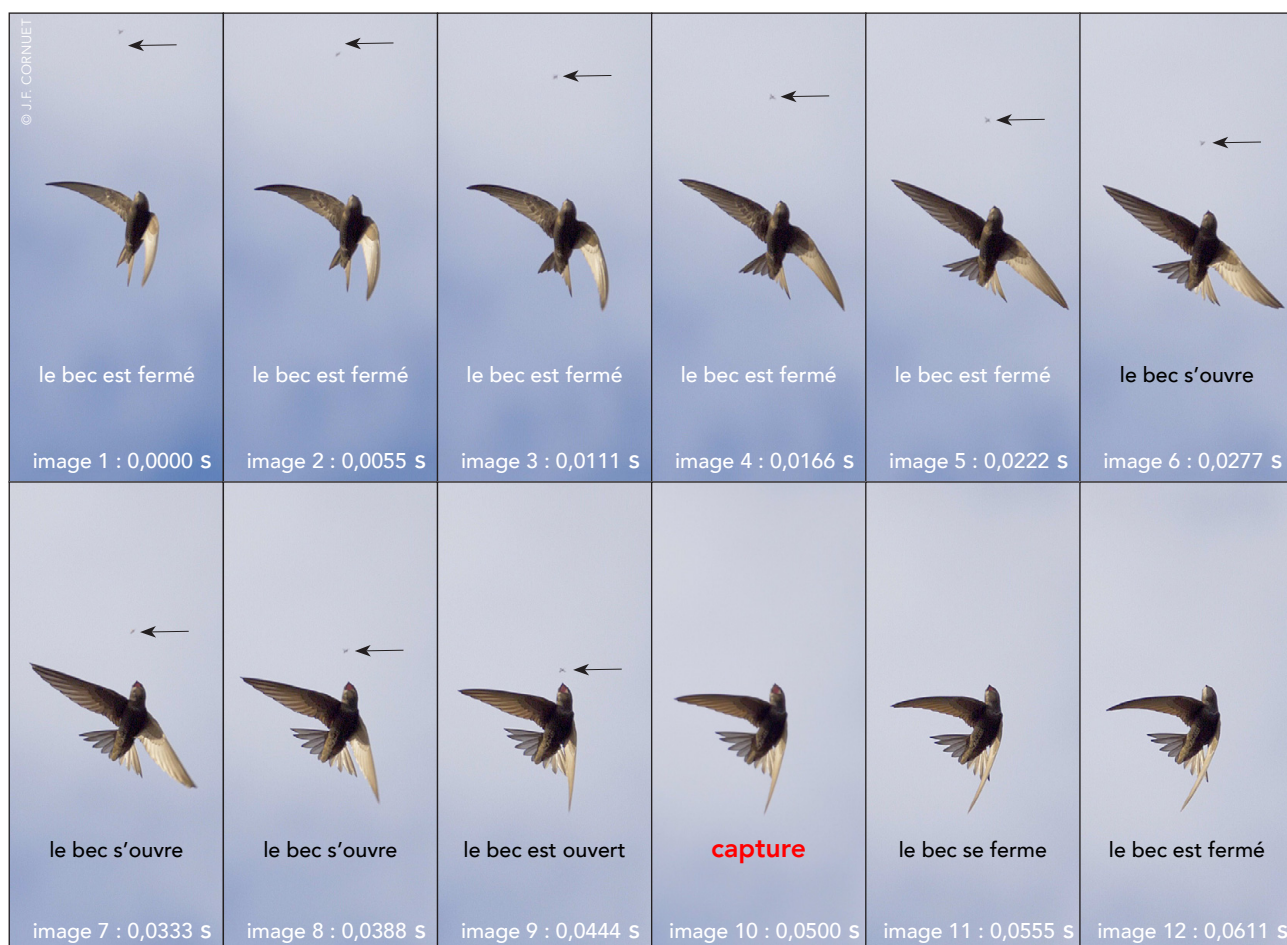


Figure 13.

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

Vidéo



4.D. Les captures où la proie est visible

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

4.D.1. La réussite des captures

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

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

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

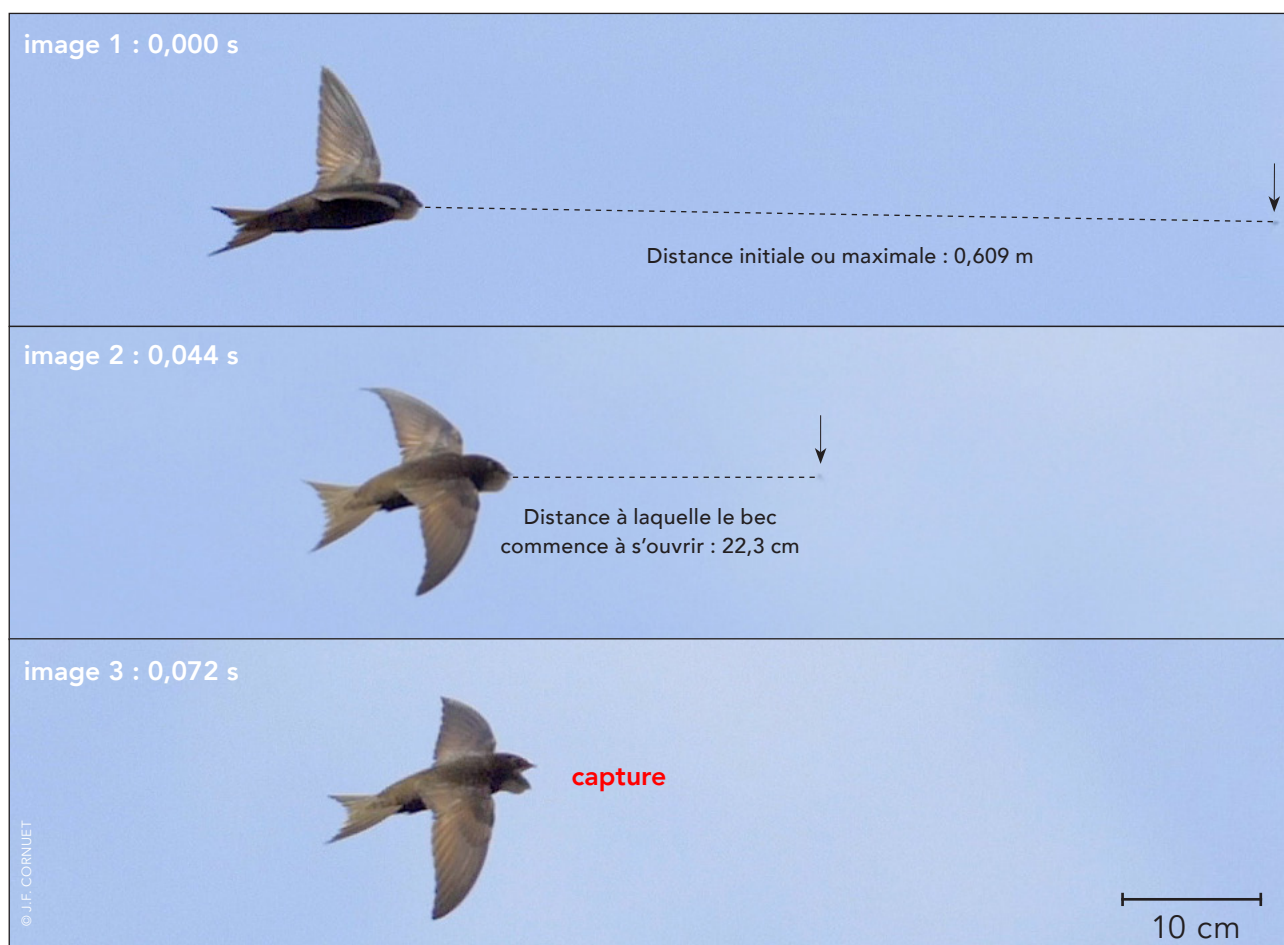


Figure 14. Mesures des distances pour le calcul de la vitesse de l'oiseau

Vidéo



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

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

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

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

4.D.4. La sélection des proies

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

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

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

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

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

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

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

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

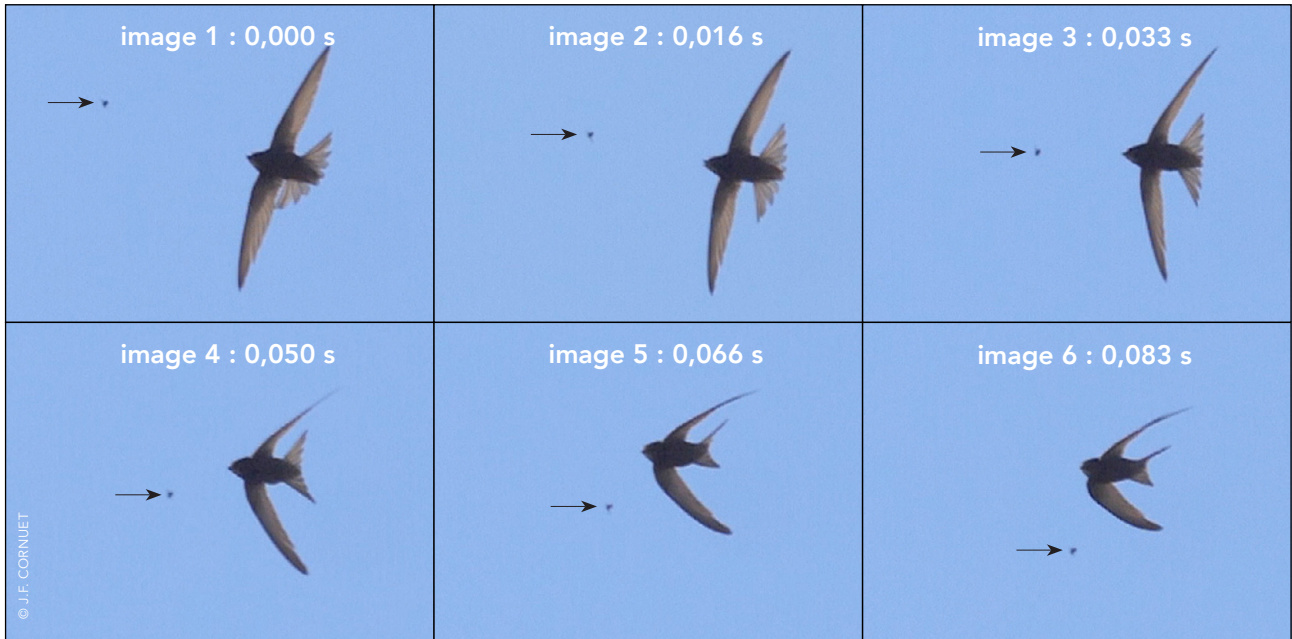


Figure 15.

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

Vidéo



Figure 16.

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

Vidéo



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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

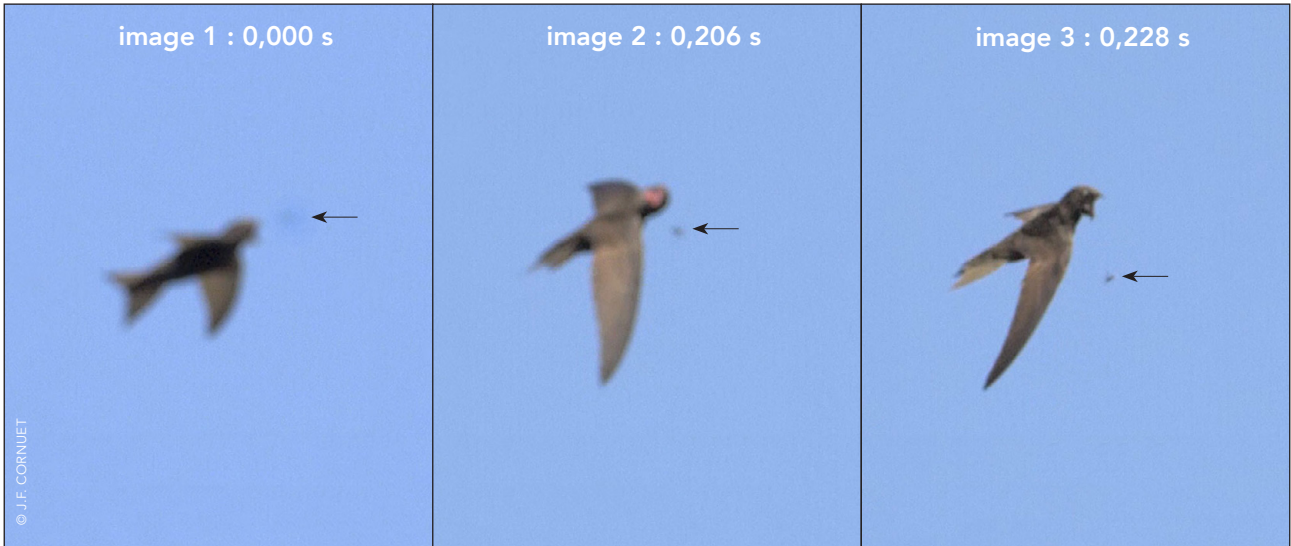


Figure 17.
Exemple 3 : le martinet rejette la proie aussitôt après la capture.

Vidéo

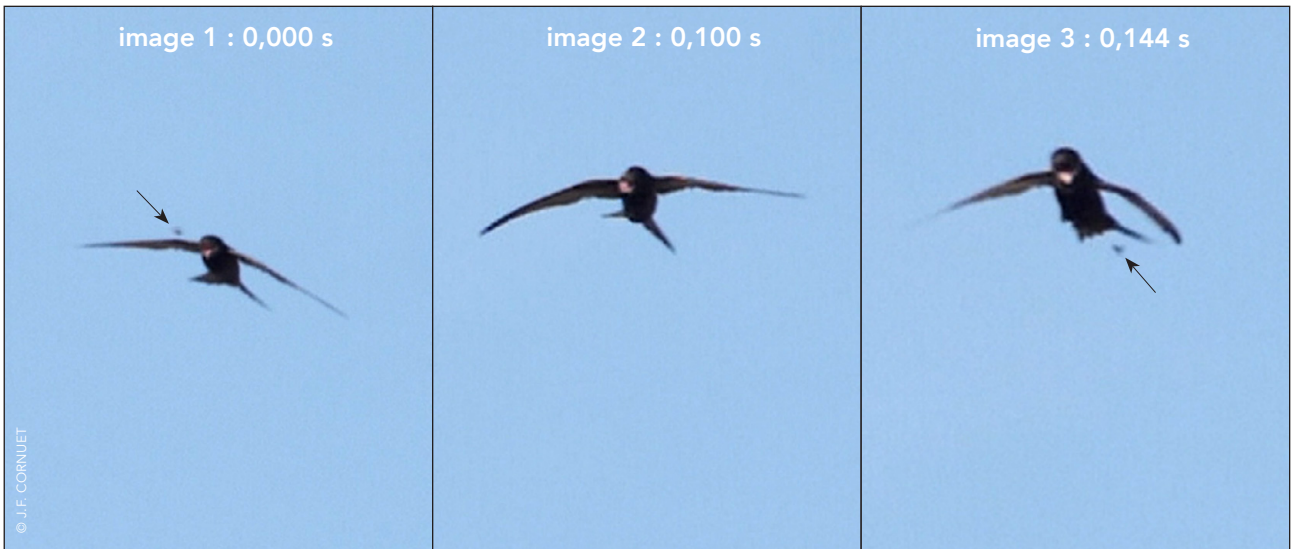


Figure 18.
Exemple 4 : le martinet rejette la proie aussitôt après la capture.

Vidéo



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

Vidéo



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

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

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

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

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

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

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

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

6. Les intervalles de temps séparant 2 captures successives

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

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

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

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

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

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

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

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



Figure 20. 14 captures en 39 s, soit une capture en moyenne toutes les 3,00 s Vidéo  

7. Le cas particulier des captures avec un bolus

7.A. Le bolus

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

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

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

On peut émettre deux hypothèses.

Au moment de la reproduction, sous action hormonale :

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



Figure 21.

Martinet noir avec la cavité buccale distendue par le bolus

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

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

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

7.B. Le nombre de captures avec un bolus

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

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

Cette faible proportion (2,8 %) de captures

avec bolus peut avoir plusieurs explications :

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

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

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

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

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

Tableau 5.

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

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

Tableau 6.

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

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

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

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

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

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

On peut simplement remarquer que la

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

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

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

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

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

bolus atteint sa taille quasi maximale.

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

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

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

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

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

Tableau 7.

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

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

Tableau 8.

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

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

Tableau 9.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Bilan

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

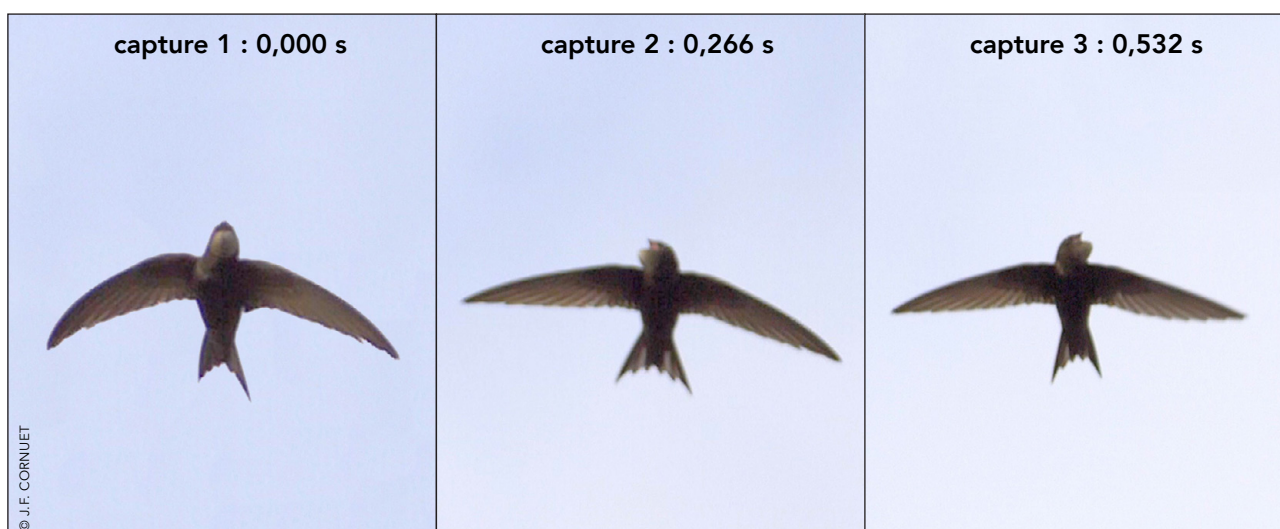


Figure 22.

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

Vidéo



8. Comparaison entre 2 stations d'alimentation

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

- station-migration ;
- station-reproduction.

8.A. Les conditions des prises de vue

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

En 4 jours, 234 captures ont pu être filmées.



Golfe de Gascogne



STATION-MIGRATION
Baie d'Audierne
Bretagne



STATION-REPRODUCTION
Banlieue parisienne
Île-de-France



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



Martinets noirs en chasse au-dessus des toits des pavillons

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

8.B. Le vol de chasse

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

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

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

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

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

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

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

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

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



Figure 24.

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

8.C. Les vols, trajectoires et postures

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

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

8.C.1.1. Description

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

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

8.C.1.2. Déclenchement

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

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

8.C.1.3. Trajectoire

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

8.C.1.4. Durée moyenne

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

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

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

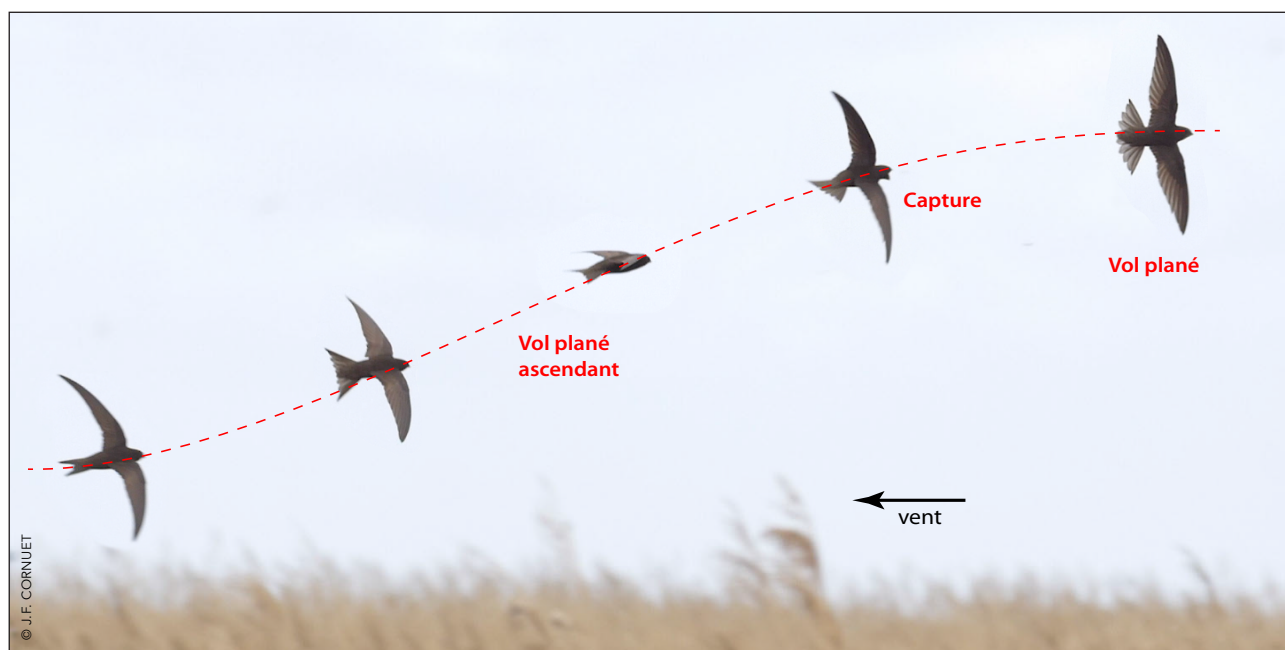


Figure 25.

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

Vidéo



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

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

Tableau 10.

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

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

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

8.C.2.1. Avant la capture

Sur la station-reproduction :

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

Sur la station-migration :

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

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

8.C.2.2. Les captures

Sur la station-reproduction :

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

Sur la station-migration :

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

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

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

8.C.2.3. Après la capture

Sur la station-reproduction :

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

Sur la station-migration :

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

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

Sur la station-reproduction :

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

Sur la station-migration :

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

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

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

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

8.C.3. Les postures de la tête

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

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

8.C.4. Les captures en vol inversé

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

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

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

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

Tableau 11.

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

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



Figure 26.

Capture en vol inversé au-dessus de la roselière

Vidéo



8.D. L'ouverture et la fermeture du bec

Dans les 2 stations, les durées moyennes d'ouverture et de fermeture du bec sont très proches : les différences ne commencent qu'au millième de seconde (**Tableau 12**).

Les valeurs très légèrement supérieures dans la station-migration peuvent s'expliquer par la vitesse de vol et la taille

des proies légèrement plus élevées dans cette station.

Par exemple, la capture d'un Odonate Zygoptère (**Figure 27**) a nécessité quelques contorsions de la tête du martinet pour l'ingestion complète de cette proie fine mais longue [longueur moyenne : 30 mm chez l'Agrion élégant (*Ischnura elegans*) observé sur le site le jour même].

Tableau 12.

Les durées moyennes de l'ouverture et de la fermeture du bec dans les 2 stations

| | | STATION-REPRODUCTION | STATION-MIGRATION |
|-----------------------|----------------------|----------------------|-------------------|
| Nombre de captures | | 1200 | 234 |
| Ouverture du bec | Valeur minimale | 0,0111 s | 0,0166 s |
| | Durée moyenne | 0,0214 s | 0,0250 s |
| | Valeur maximale | 0,0666 s | 0,0555 s |
| Fermeture du bec | Valeur minimale | 0,0055 s | 0,0083 s |
| | Durée moyenne | 0,0113 s | 0,0111 s |
| | Valeur maximale | 0,0277 s | 0,0166 s |
| Ouverture + Fermeture | Valeur minimale | 0,0166 s | 0,0277 s |
| | Durée moyenne | 0,0327 s | 0,0400 s |
| | Valeur maximale | 0,0833 s | 0,0722 s |

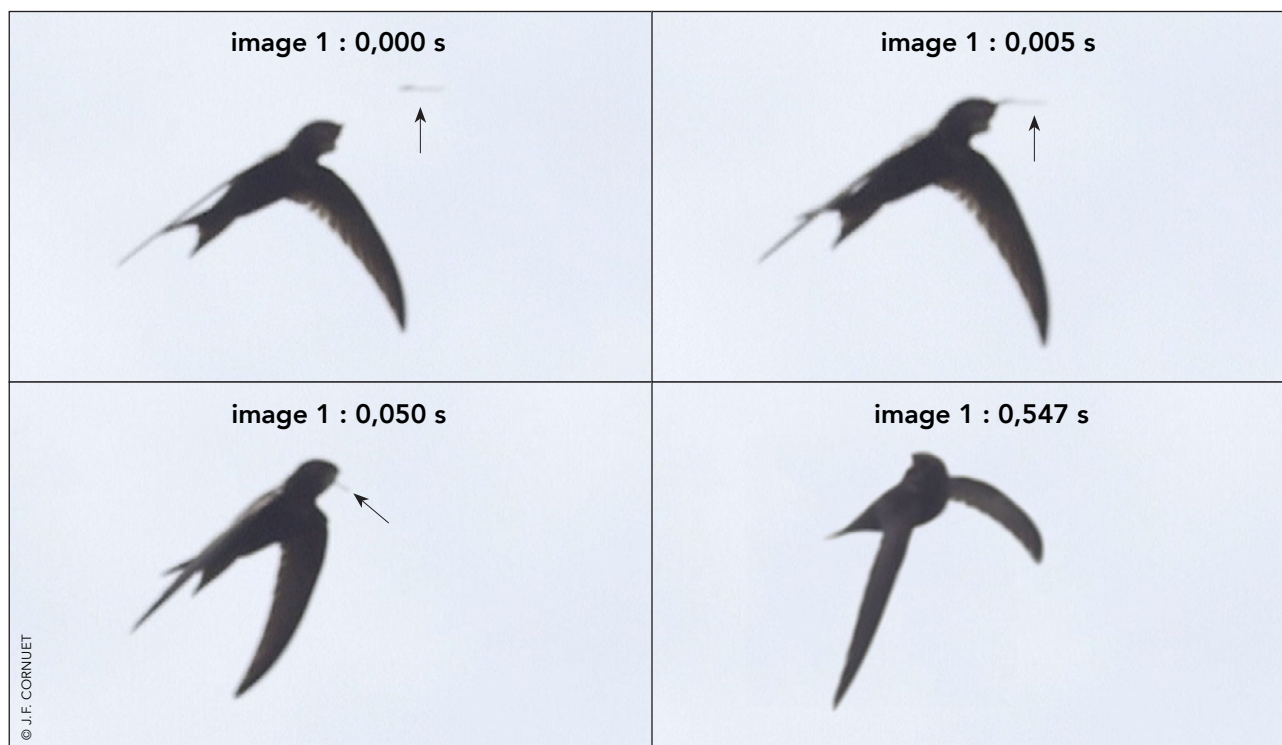


Figure 27.

L'ingestion « plus longue » d'un Odonate Zygoptère nécessitant des contorsions de la tête

8.E. Les captures où la proie est visible

8.E.1. Nombre de captures

Dans la station-reproduction, la proie est visible dans seulement 10 % des captures, alors que dans la station-migration ce pourcentage est de 73 % (**Tableau 13**). Les conditions différentes des prises de vue, notamment la distance à laquelle se trouve l'oiseau filmé, ne semblent pas être un facteur explicatif car la taille des martinets varie dans les mêmes proportions dans les vidéos filmées dans les deux stations.

L'explication la plus plausible est la taille moyenne supérieure des proies dans la station-migration. En simplifiant, on peut considérer que la majorité des proies de la station-reproduction devaient être de taille inférieure à 5 mm (valeur arbitraire) alors que celles de la station-migration devaient être de taille supérieure à 5 mm.

8.E.2. Réussite des captures

Comme cela avait déjà été noté dans la station-reproduction, les 172 captures avec la proie visible réalisées dans la station-migration sont toutes réussies : la proie finit bien sa trajectoire dans le bec du martinet. Ce résultat confirme ce que nous écrivions pour la station-reproduction : le Martinet noir est un chasseur très

efficace et il nous est permis de penser que la très grande majorité des autres captures où les proies ne sont pas visibles sont des captures réussies.

8.E.3. La vitesse du martinet au moment de la capture

Dans les deux stations, sur des échantillons respectivement de 52 et 57 captures, il a été possible de calculer la vitesse moyenne du martinet juste avant la capture (**Tableau 13**). Elle est de 9,8 m/s sur la station-migration. Cette valeur est supérieure de 24 % à celle trouvée dans la station-reproduction (7,9 m/s).

Ce vol de chasse plus rapide est à mettre en parallèle avec une altitude de vol plus faible au-dessus de la roselière, des proies plus grosses aux déplacements plus rapides, un air plus agité par le vent, des migrateurs adultes plus affamés...

8.E.4. La distance de la proie au bec quand l'oiseau commence à l'ouvrir

La distance moyenne de la proie au bec (**Tableau 13**) quand l'oiseau commence à l'ouvrir est supérieure de 47 % dans la station-migration (25 cm) à la valeur calculée dans la station-reproduction (17 cm).

Une vitesse de vol plus rapide dans la station-migration peut expliquer cette différence.

Tableau 13.

Les captures où la proie est visible dans les 2 stations

| | STATION-REPRODUCTION | STATION-MIGRATION |
|--|----------------------|-------------------|
| Nombre total de captures | 1 200 | 234 |
| Nombre de captures avec la proie visible | 120 (10 %) | 172 (73 %) |
| Nombre de captures avec la proie visible permettant des calculs | 52 | 57 |
| Vitesse moyenne du martinet noir au moment de la capture | 7,9 m/s | 9,8 m/s |
| Distance moyenne de la proie au bec quand le bec commence à s'ouvrir | 17 cm | 25 cm |

8.F. Les intervalles de temps séparant 2 captures successives

Dans les deux stations, un échantillon de vidéos avec chasse active comportant des captures multiples a été comparé (Tableau 14).

L'intervalle le plus court entre deux captures et la durée moyenne des intervalles présentent des valeurs proches.

Toutefois ces deux paramètres sont légèrement supérieurs dans la station-migration en corrélation avec un vol de chasse plus rapide pour capturer des proies plus grosses aux déplacements plus rapides dans un air plus agité par le vent.

La Figure 28 montre l'exemple d'un martinet noir réalisant 9 captures successives en 35,5 s dans la station-migration. L'intervalle de temps moyen entre 2 captures est de 4,4 s.

Tableau 14.

Les intervalles de temps entre les captures dans les 2 stations

| | STATION-REPRODUCTION | STATION-MIGRATION |
|--|----------------------|-------------------|
| Nombre de vidéos avec captures multiples | 21 | 15 |
| Nombre de captures | 190 | 73 |
| Nombre d'intervalles entre 2 captures | 169 | 58 |
| Intervalle le plus court entre 2 captures | 0,266 s | 0,358 s |
| Durée moyenne des intervalles entre 2 captures | 3,0 s | 4,0 s |

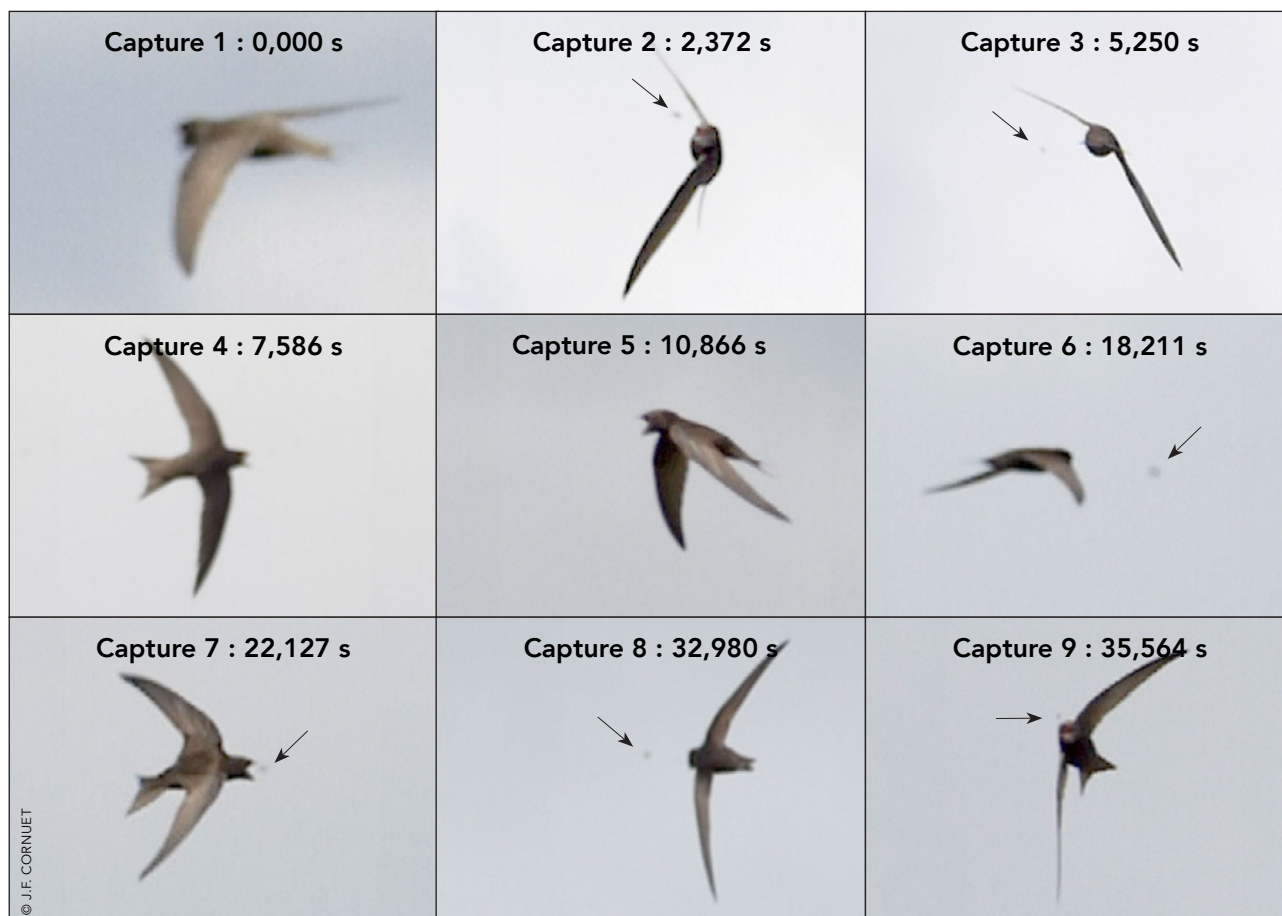


Figure 28.

9 captures successives en 35,5 secondes, soit un intervalle moyen de 4,4 s

Vidéo



8.G. Bilan de la comparaison

La comparaison entre la station-reproduction et la station-migration permet une certaine généralisation. En effet, les comportements trophiques sont très comparables, alors que le milieu de chasse, le statut et les besoins alimentaires des individus concernés sont différents.

Dans les 2 stations, les captures où la proie est visible ($n = 292$) sont toutes réussies : le Martinet noir est un chasseur très efficace !

Si une partie des captures se fait discrètement quand la trajectoire de l'oiseau coïncide avec celle de la proie, la plupart des autres se font après un court vol ascendant battu ou plané quand l'oiseau chasse face au vent.

La projection de la tête vers l'avant, le haut ou le côté accompagnée ou non d'un mouvement global de projection du corps, contribue souvent à la réussite de la capture. La posture adoptée au moment de la capture n'est pas nécessairement dépendante de la taille de la proie : l'oiseau peut projeter vigoureusement le corps et la tête,

avec le bec grand ouvert et yeux mi-clos pour capturer une proie minuscule !

Quelles que soient les circonstances, le Martinet noir chasse le bec fermé : il l'ouvre et le referme sur chaque proie en un temps très bref de l'ordre de quelques centièmes de seconde.

S'il le faut, le Martinet noir sait utiliser le vol inversé pour assurer la réussite de certaines captures.

En période de nourrissage, la présence d'un bolus chez les adultes reproducteurs ne semble pas affecter les capacités de la chasse et des captures.

Les intervalles de temps entre les captures se comptent en secondes, mais quand les proies abondent, ils peuvent être très courts de l'ordre de quelques dixièmes de seconde.

Toutefois la période de l'année, la configuration du terrain, la disponibilité et la taille des proies, ainsi que les mouvements des masses d'air sont susceptibles de modifier certaines des caractéristiques du vol de chasse comme la hauteur du vol, la vitesse de l'oiseau, le circuit de la chasse...



© J.F. CORNUET

9. Comparaison avec le Martinet à ventre blanc

Le 16 août 2018 et le 22 août 2019, près du sommet de la Bourgeoise (Samoëns, Haute-Savoie, France), à l'altitude de 1760 m, j'ai filmé des groupes de Martinets à ventre blanc (*Tachymarptis melba*) chassant au-dessus de crêtes herbeuses. Ce sont des oiseaux provenant des colonies locales installées dans les falaises calcaires du Haut-Giffre.

9.A. Les conditions des prises de vue

Leur passage en vol de chasse au-dessus du site n'a duré que quelques minutes à chaque fois :

- entre 10 h 00 et 10 h 15, le 16 août 2018 ;
- entre 13 h 00 et 13 h 15 le 22 août 2019.

Les deux jours, le temps était beau

et chaud avec un ciel voilé et un vent faible. Beaucoup d'insectes étaient présents et très actifs. Les conditions météorologiques étaient particulièrement favorables aux ascendances thermiques et orographiques.

Le 16 août 2018, 10 vidéos ont été tournées où 12 captures ont été identifiées. Le 22 août 2019, 8 vidéos ont été tournées où 16 captures ont été effectuées pour moitié par un ou des individus avec un bolus.

Les 28 captures ont été analysées avec les procédures utilisées pour le Martinet noir. Même avec ce faible échantillon, il a été possible de décrire et de caractériser des comportements communs aux deux espèces comme cela avait déjà été le cas avec les toilettes dans la partie 1.

Mais pour être plus rigoureux, il faudrait pouvoir filmer simultanément les deux espèces en chasse sur le site, ce qui est possible en juin et juillet (observations personnelles).



Martinets à ventre blanc en chasse au-dessus des crêtes herbeuses

9.B. Le vol de chasse

Le vol de chasse du Martinet à ventre blanc, comme celui du Martinet noir, est constitué de l'alternance de phases de vol battu et de phases de vol plané.

Les 18 vidéos représentent un temps total de 105 s en vol de chasse.

Le temps consacré :

- au vol plané est de 81 s (77 %) ;
- au vol battu est de 24 s (23 %).

Ce sont sensiblement les mêmes valeurs trouvées pour le Martinet noir dans des conditions météorologiques similaires (beau temps chaud, sans vent...).

La durée moyenne des phases :

- de vol plané est de 3,0 s ;
- de vol battu est de 1,5 s.

Ces valeurs sont supérieures à celles du Martinet noir (vol plané : 1,4 s ; vol battu 1,0 s) sur la station-reproduction. Comme pour les toilettes où les durées moyennes étaient elles aussi supérieures, ces différences peuvent s'expliquer en partie par les dimensions moyennes des deux espèces (**Tableau 15**).

Avec sa plus grande envergure, le Martinet à ventre blanc effectue de longues traversées en vol plané en profitant des ascendances thermiques et orographiques.

Tableau 15.

Comparaison des mensurations du Martinet noir et du Martinet à ventre blanc

| | Poids | Longueur | Envergure |
|-------------------------|------------|------------|------------|
| Martinet noir | 42 à 48 g | 16 à 17 cm | 42 à 48 cm |
| Martinet à ventre blanc | 80 à 120 g | 20 à 22 cm | 54 à 60 cm |



9.C. Les vols, trajectoires et postures

Chez le Martinet à ventre blanc on retrouve 10 des 18 combinaisons décrites chez le Martinet noir (**Tableau 16**).

Sur les 28 captures, 71 % sont réalisées après d'un vol plané, 64 % d'entre elles

s'accompagnant d'une projection de la tête et 79 % sont suivies d'un vol plané (**Tableau 17**). Ceci montre l'importance du vol plané avant et après la capture chez le Martinet à ventre blanc.

Dans les deux espèces la projection de la tête est observée dans une majorité des captures.

Tableau 16.

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

| Vol avant capture - Tête Vol après capture | MARTINET NOIR | MARTINET À VENTRE BLANC |
|---|---------------|-------------------------|
| 1. Vol battu ascendant - Tête « projetée » Vol plané avec virage | 279 (23,25 %) | |
| 2. Vol battu « horizontal » - Tête « projetée » Vol battu | 220 (18,33 %) | 1 (3,57 %) |
| 3. Vol battu ascendant - Tête « projetée » Vol battu | 181 (15,08 %) | 1 (3,57 %) |
| 4. Vol battu « horizontal » - Tête « rentrée » Vol battu | 123 (10,25 %) | 2 (7,14 %) |
| 5. Vol plané - Tête « projetée » Vol plané | 87 (7,25 %) | 11 (39,28 %) |
| 6. Vol battu « horizontal » - Tête « projetée » Vol plané | 42 (3,50 %) | 1 (3,57 %) |
| 7. Vol plané - Tête « rentrée » Vol plané | 40 (3,33 %) | 7 (25 %) |
| 8. Vol plané - Tête « projetée » Vol plané avec virage | 35 (2,92 %) | |
| 9. Vol plané - Tête « projetée » Vol battu | 32 (2,66 %) | 1 (3,57 %) |
| 10. Vol battu « horizontal » - Tête « projetée » Vol plané avec virage | 32 (2,66 %) | 1 (3,57 %) |
| 11. Vol battu ascendant - Tête « projetée » Vol plané | 31 (2,58 %) | 2 (7,14 %) |
| 12. Vol battu ascendant - Tête « rentrée » Vol battu | 21 (1,75 %) | |
| 13. Vol battu « horizontal » - Tête « rentrée » Vol plané avec virage | 16 (1,33 %) | |
| 14. Vol battu « horizontal » - Tête « rentrée » Vol plané | 16 (1,33 %) | |
| 15. Vol plané - Tête « rentrée » Vol plané avec virage | 15 (1,25 %) | |
| 16. Vol plané - Tête « rentrée » Vol battu | 15 (1,25 %) | 1 (3,57 %) |
| 17. Vol battu ascendant - Tête « rentrée » Vol plané avec virage | 11 (0,92 %) | |
| 18. Vol battu ascendant - Tête « rentrée » Vol plané | 4 (0,33 %) | |
| Total | 1200 | 28 |

Tableau 17.

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

| | | MARTINET NOIR | MARTINET À VENTRE BLANC |
|---------------------------|--------------|---------------|-------------------------|
| Nombre de captures | | 1200 | 28 |
| Vol avant la capture | Battu | 81 % | 29 % |
| | Plané | 19 % | 71 % |
| Posture de la tête | « Projetée » | 78 % | 64 % |
| | « Rentrée » | 22 % | 36 % |
| Vol après la capture | Battu | 50 % | 21 % |
| | Plané | 50 % | 79 % |

9.C.1. Les captures après un vol battu ascendant

Le 16 août 2018, dans 3 vidéos sur 28, le Martinet à ventre blanc fait une capture après un vol battu ascendant (**Tableau 18**).

Points communs avec le Martinet noir :

- trajectoire ascendante en cloche ;
- vol battu avec les rectrices étalées.

Différences avec le Martinet noir :

- une durée moyenne un peu plus longue (1,02 s) que chez le Martinet noir (0,78 s) ;
- une fréquence moyenne des battements un peu plus faible (8,2 Hz) que chez le Martinet noir (9,4 Hz).




Ces différences, une nouvelle fois, peuvent être corrélées avec les différences de dimensions des deux espèces.

Tableau 18.

Trois captures précédées d'un vol battu ascendant chez le Martinet à ventre blanc

Vidéo



| VIDÉOS | Vol de chasse | Vol battu ascendant | Capture | Vol après la capture |
|----------|---------------------------------|---------------------------------------|--|---------------------------------|
| P110049 | Vol battu Fréquence : 6,5 Hz | Durée : 0,833 s Fréquence : 8,4 Hz |  | Vol plané |
| P1100165 | Vol plané | Durée : 0,719 s Fréquence : 8,3 Hz |  | Vol battu Fréquence : 5,7 Hz |
| P1100175 | Vol plané | Durée : 1,511 s Fréquence : 7,9 Hz |  | Vol plané |

9.C.2. La détection des proies

Comme chez le Martinet noir, le début du vol battu ascendant peut être considéré comme l'instant où le Martinet à ventre blanc a visuellement détecté une proie. Dans les 3 exemples précédents (Tableau 18), la durée du vol battu ascendant est calculée mais sans information sur la vitesse, il n'est pas possible d'en déduire la distance parcourue.

À la différence du Martinet noir, il me semble que le Martinet à ventre blanc montre davantage de signes d'un changement de comportement qui peuvent

être interprétés comme l'instant où la proie est détectée : bascule du corps, tension du regard dans la direction supposée de la proie...

Ces deux espèces de martinets ont une morphologie et une anatomie de la tête comparables (Figures 29 et 30). La faible mobilité des yeux est compensée par des mouvements très rapides de la tête (Figures 31 et 32).

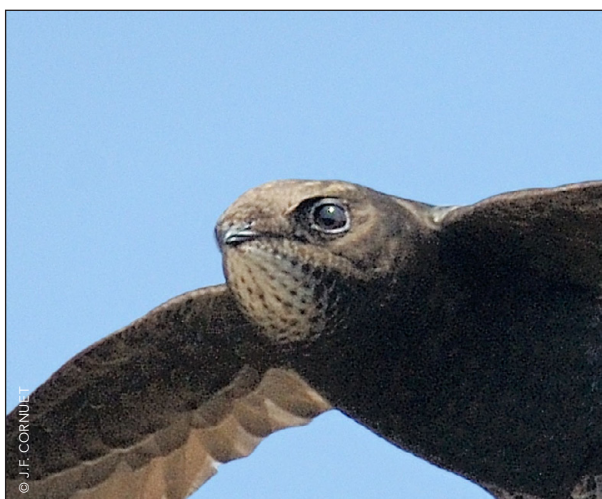


Figure 29.
La tête du Martinet noir

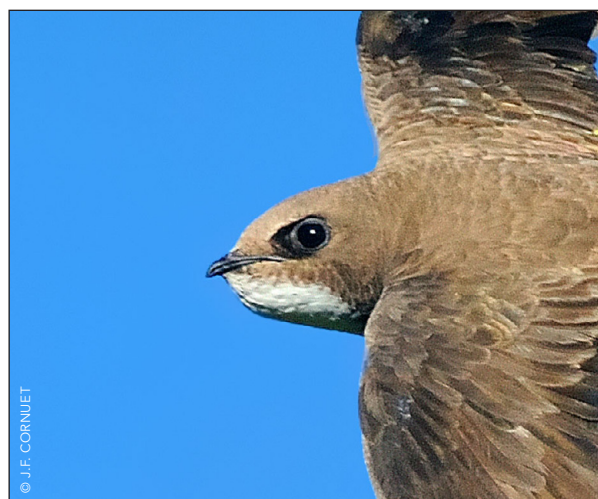


Figure 30.
La tête du Martinet à ventre blanc

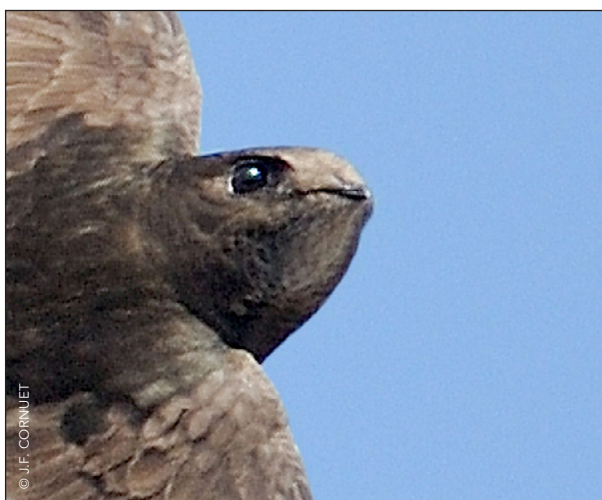


Figure 31.
Mobilité de la tête du Martinet noir



Figure 32.
Mobilité de la tête du Martinet à ventre blanc

9.C.3. Les postures de la tête

Les deux postures, tête « rentrée » et tête « projetée » s'observent chez le Martinet à ventre blanc. Dans les deux espèces, la projection de la tête vers l'avant dans le sens du vol est la plus fréquente (**Tableau 19**).

Elle s'accompagne souvent de la projection du corps avec les ailes abaissées, la queue étalée en éventail et le cou étiré vers le haut (**Figure 33**).

L'absence de projection de la tête sur le côté est certainement à mettre en rapport avec le faible nombre de données.

Les 3 captures avec la projection de la tête vers le bas pourraient être une particularité du Martinet à ventre blanc, le Martinet noir ne montrant que très rarement ce type de projection (0,8 %). Mais des données supplémentaires sont indispensables pour établir une éventuelle différence.

9.C.4. Le bec et la cavité buccale

Comme le Martinet noir, le Martinet à ventre blanc a un petit bec noirâtre triangulaire qui peut s'ouvrir très largement sous l'œil pour faire apparaître une grande cavité buccale.

L'amplitude de l'ouverture du bec est également variable et n'est pas directement liée à la taille de la proie puisqu'une amplitude maximale peut être observée pour de très petites proies non visibles (vignettes du **Tableau 18**).

9.C.5. Les paupières

Le Martinet noir et le Martinet à ventre blanc ont de grosses paupières pour protéger leurs yeux. Au moment d'une capture quand ils ouvrent le bec, très souvent les paupières se ferment en partie ou en totalité (**Figure 34**).

Tableau 19.

Les 4 directions de la « projection » de la tête chez les deux espèces

| | MARTINET NOIR | MARTINET À VENTRE BLANC |
|------------------------------------|---------------|-------------------------|
| Projection de la tête vers l'AVANT | 409 (43,5 %) | 9 (50 %) |
| Projection de la tête vers le HAUT | 278 (29,6 %) | 6 (33 %) |
| Projection de la tête vers le CÔTÉ | 245 (26,1 %) | 0 |
| Projection de la tête vers le BAS | 7 (0,8 %) | 3 (17%) |
| Captures avec projection | 939 | 18 |



Figure 33.

Capture avec projection du corps vers le haut

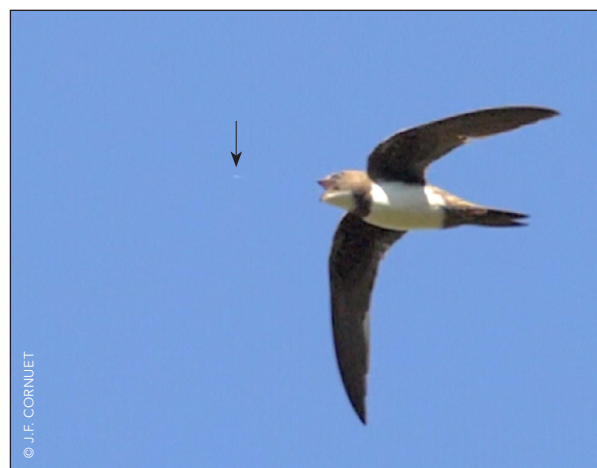


Figure 34.

Capture avec les paupières à demi-closes

9.C.6. Les captures en vol inversé

Comme le Martinet noir, le Martinet à ventre blanc est capable de passer en vol inversé (**Figure 35**) en faisant pivoter les ailes, la tête restant fixe. Sur cet exemple la rotation est plus rapide que dans le cas mesuré chez le Martinet noir (**Figure 9**).

De même, le Martinet à ventre blanc est capable de capturer des proies en vol inversé (**Figure 36**). Celui-ci assure un meilleur positionnement et un ralentissement efficace avant la capture.

Pour l'instant je n'ai aucun document sur un éventuel rôle social du vol inversé chez le Martinet à ventre blanc.

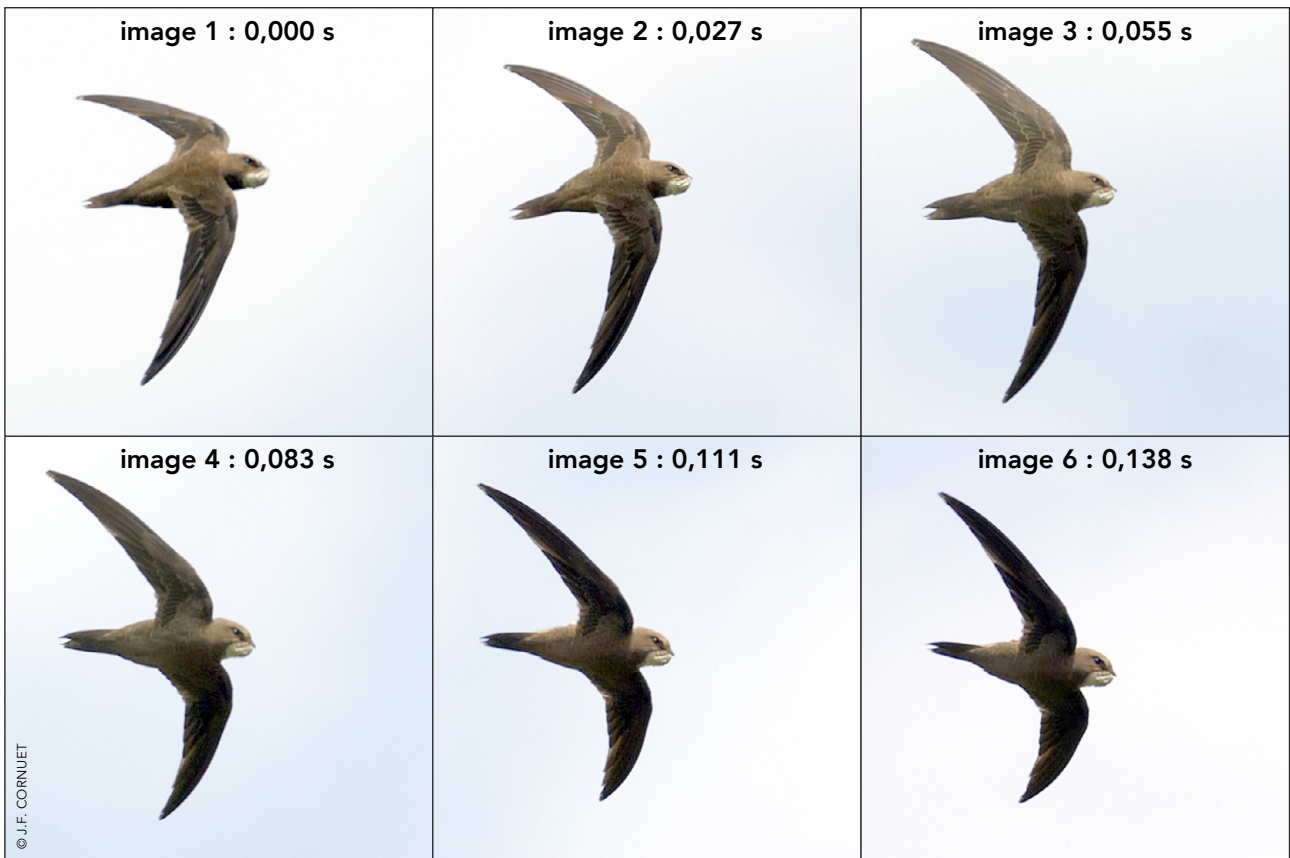


Figure 35.

Rotation du corps du Martinet à ventre blanc au cours du passage en vol inversé. La tête reste fixe.

Vidéo

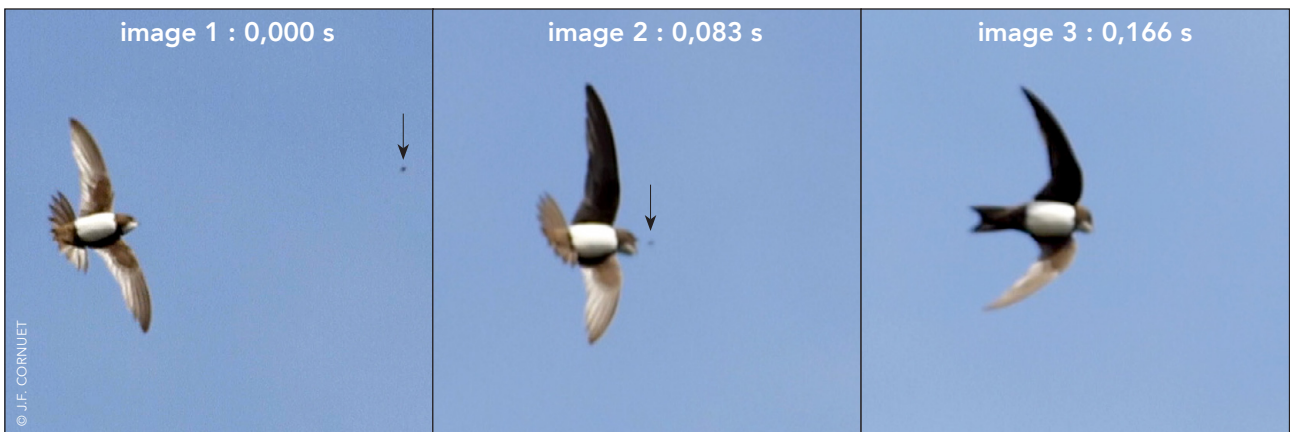


Figure 36.

Martinet à ventre blanc, capture d'une proie en vol inversé

Vidéo



9.D. L'ouverture et la fermeture du bec

Comme le Martinet noir, le Martinet à ventre blanc chasse le bec fermé. Il ne l'ouvre qu'un très bref instant au moment de la capture.

Comparées à celles du Martinet noir, les durées moyennes de l'ouverture et de la fermeture du bec sont très proches (Tableau 20). Dans les 2 espèces, le cycle

ouverture-fermeture du bec ne dépasse pas le dixième de seconde (maximum 0,0944 s chez le Martinet à ventre blanc).

Les valeurs supérieures des millièmes de seconde chez le Martinet à ventre blanc sont une nouvelle fois à corréliser avec ses dimensions supérieures (Tableau 15).

Il serait intéressant de voir si la taille moyenne des proies, généralement plus élevée chez le Martinet à ventre blanc a une incidence sur la durée moyenne du cycle ouverture-fermeture du bec.

Tableau 20.

Comparaison des durées moyennes de l'ouverture et de la fermeture du bec

| | | MARTINET NOIR | MARTINET À VENTRE BLANC |
|-----------------------|----------------------|-----------------|-------------------------|
| Nombre de captures | | 1200 | 28 |
| Ouverture du bec | Valeur minimale | 0,0111 s | 0,0111 s |
| | Durée moyenne | 0,0214 s | 0,0272 s |
| | Valeur maximale | 0,0666 s | 0,0777 s |
| Fermeture du bec | Valeur minimale | 0,0055 s | 0,0083 s |
| | Durée moyenne | 0,0113 s | 0,0153 s |
| | Valeur maximale | 0,0277 s | 0,0277 s |
| Ouverture + Fermeture | Valeur minimale | 0,0166 s | 0,0222 s |
| | Durée moyenne | 0,0327 s | 0,0425 s |
| | Valeur maximale | 0,0833 s | 0,0944 s |



9.E. Les captures où la proie est visible

9.E.1. Les calculs

Comme pour le Martinet noir, certaines vidéos du Martinet à ventre blanc montrent une proie qui peut être suivie jusqu'à la capture. Elles fournissent des informations permettant les mêmes calculs que pour le Martinet noir.

Chez ce dernier, sur les 52 vidéos étudiées 2 résultats ont été obtenus sur la station-reproduction :

- la vitesse moyenne du Martinet noir est de 7,9 m/s ;
- la distance de la proie au bec quand celui-ci commence à s'ouvrir est de 17 cm.

Chez le Martinet à ventre blanc, il est difficile de faire des moyennes sur seulement 5 captures (Tableau 21). On peut néanmoins faire plusieurs remarques.

Tout d'abord la vitesse du Martinet à ventre blanc, au moment de la capture, présente des valeurs extrêmes qui varient du simple au triple (valeur minimale de

6,2 m/s ; valeur maximale de 19,7 m/s).

Ces vitesses sont majoritairement plus élevées que la vitesse moyenne calculée chez le Martinet noir (7,9 m/s). Le vol de chasse du Martinet à ventre blanc, dans les conditions étudiées, est donc un vol plus rapide que celui du Martinet noir dans la station reproduction.

La vitesse la plus faible (6,2 m/s) s'explique aisément : elle est mesurée sur une capture faite en vol inversé (Figure 36) dont l'une des fonctions est de freiner l'oiseau pour faciliter la capture.

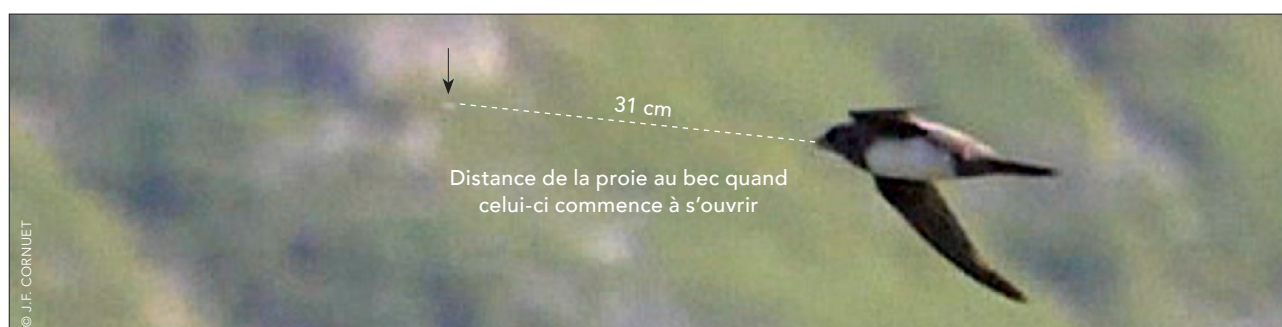
De même que la vitesse, la distance de la proie au bec quand celui-ci commence à s'ouvrir présente des valeurs extrêmes qui varient du simple au quadruple (distance minimale de 11 cm ; distance maximale de 44 cm).

Comme pour le Martinet noir, ces valeurs confirment que le Martinet à ventre blanc ouvre le bec au tout dernier instant avant la capture ce qui est cohérent avec la brièveté du cycle ouverture-fermeture du bec (0,04 s) et illustre les capacités neuro-musculaires très performantes communes à ces deux espèces.

Tableau 21.

Les données de 5 captures du Martinet à ventre blanc où la proie est visible

| VIDÉOS | Distance maximale où la proie devient visible | Vitesse du martinet sur cette distance | Distance de la proie au bec quand le bec commence à s'ouvrir |
|-----------|---|--|--|
| P1 100145 | 0,656 m | 19,7 m/s | 26 cm |
| P1 100147 | 1,482 m | 13,0 m/s | 31 cm |
| P1 100160 | 2,539 m | 16,3 m/s | 44 cm |
| P1 222605 | 1,610 m | 8,9 m/s | 22 cm |
| P1 222607 | 1,019 m | 6,2 m/s | 11 cm |



9.E.2. Une capture en plusieurs étapes

Une capture avec une proie visible est intéressante à détailler car elle s'effectue en plusieurs étapes sur une durée de près de 4 secondes (**Figure 37**).

Étape 1

L'oiseau est en vol plané. Soudain il s'élève d'un vol battu ascendant énergique : une proie a été repérée mais elle n'est pas dans le champ filmé pour l'instant.

Étape 2

L'oiseau cesse de battre des ailes, plane les ailes tendues et la queue déployée en éventail tout en suivant la progression de la proie qui rentre dans le champ (elle n'est pas visible sur l'imagette).

Étape 3

La proie lui passe devant sans que l'oiseau ne se projette vers elle.

- Est-ce un échec de la capture en raison d'une mauvaise évaluation par l'oiseau de la trajectoire et de la distance de la proie ?
- Est-ce un renoncement après la détection d'une proie potentiellement à risque ?

Étape 4

La proie disparaît rapidement du champ filmé, mais soudain l'oiseau vire brutalement sur l'aile et plonge en vol battu semblant la prendre en chasse.

Étape 5

En suivant la trajectoire de l'oiseau la proie apparaît à nouveau dans le champ et cette fois-ci l'oiseau réussit la capture.

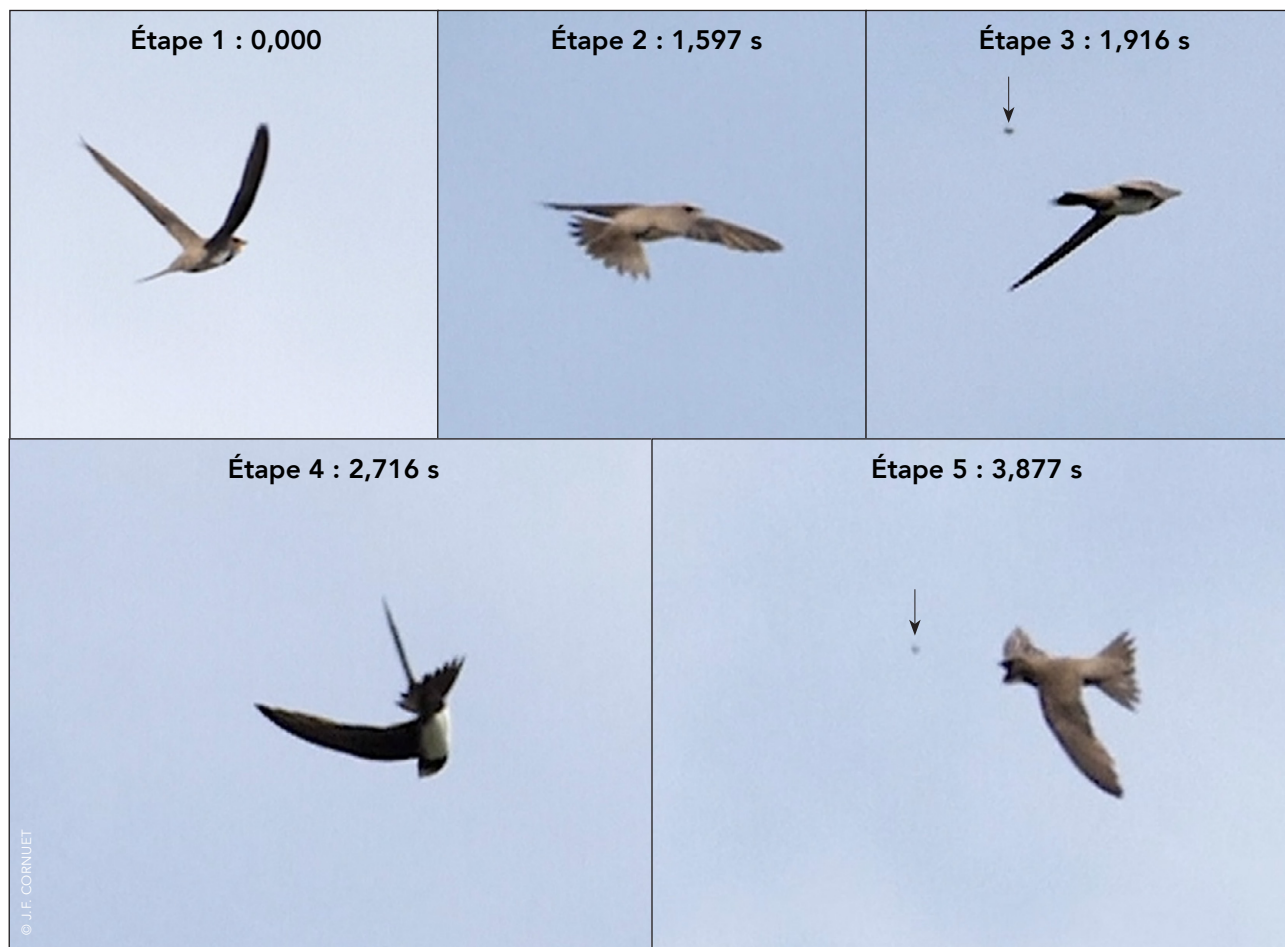


Figure 37.
Une capture en 5 étapes

Vidéo



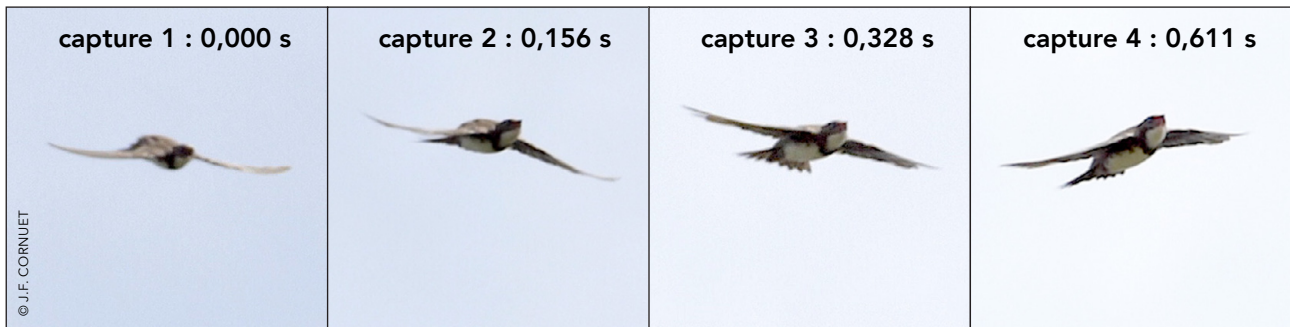


Figure 38.

Un enchaînement de 4 captures en seulement 0,611 s

Vidéo



9.F. Les intervalles de temps séparant 2 captures successives

Parmi les 28 vidéos du Martinet à ventre blanc, une se distingue par un enchaînement de 4 captures en seulement 0,611 s, soit un intervalle moyen entre chaque capture de 0,204 s (Figure 38). Il est possible que ces captures soient effectuées dans un essaim d'insectes car des colonnes d'insectes étaient visibles sur le site (fourmis volantes...).

La vidéo montre que l'oiseau enchaîne les 4 captures au cours d'un vol plané marqué à chaque capture par :

- un léger abaissement des 2 ailes ;
- un redressement de la tête vers le haut ;
- une ouverture puis fermeture du bec.

Chez le Martinet noir, nous avons vu qu'un oiseau avec un bolus pouvait enchaîner 3 captures en 0,532 s avec des intervalles égaux de 0,266 s entre chaque capture (Figure 22).

9.G. Les captures avec bolus

Comme le Martinet noir, le Martinet à ventre blanc alimente ses poussins avec des balles de proies collées entre elles avec de la salive (bolus). Sur les 28 captures, 8 sont effectuées par des adultes avec un bolus. Comme chez le Martinet

noir, le transport dans la cavité buccale de la balle de nourriture ne semble pas avoir un impact important sur les capacités de capture du Martinet à ventre blanc. On note juste chez les 2 espèces un très léger allongement du cycle d'ouverture-fermeture du bec. Mais la présence d'un bolus n'empêche pas l'oiseau de se projeter vers une proie (Figure 39).

9.H. Bilan de la comparaison

La comparaison avec la chasse du Martinet à ventre blanc confirme la proximité comportementale des deux espèces, déjà remarquée dans l'étude des toilettes.

Les petites différences quantitatives trouvent principalement leur origine dans la taille supérieure du Martinet à ventre blanc.



Figure 39.

Adulte avec bolus capturant une proie

10. Des questions en suspens

Cette étude des captures a donc permis de décrire les différents types de vols et de postures mis en œuvre dans le comportement alimentaire du Martinet noir. Mais des questions restent pour l'instant en suspens. En voici deux exemples.

10.A. Les comportements de chasse du Martinet noir sont-ils innés ?

Le jeune martinet à sa sortie du nid n'est pas pris en charge par les adultes comme c'est par exemple le cas chez les hirondelles de nos régions [Hirondelle rustique (*Hirundo rustica*), Hirondelle de rochers (*Ptyonoprogne rupestris*)...] qui restent quelque temps en groupes familiaux où les jeunes côtoient des adultes et peuvent apprendre à chasser par imitation tout en continuant d'être alimentés.

Ainsi les ravitaillements en vol, fréquents chez ces espèces, contribuent à développer les capacités motrices utiles pour le vol de chasse autonome des jeunes.

Le jeune martinet ne bénéficie pas de cette assistance des premiers jours. Il s'envole plutôt le soir, à la tombée de la nuit et quitte rapidement la colonie (GENTON, 2016) où il ne revient pas.

Si ce départ se fait dans la journée, il est alors possible de voir quelques comportements innés. Ainsi un jeune à peine sorti du nid a-t-il été observé en train de se toiletter 3 à 4 fois par contorsion avec frottements..., un autre a montré un comportement typique de capture d'une proie (B. GENTON, communication personnelle, 12 août 2019).

Il est donc hautement probable que les comportements basiques de chasse et de toilettage du Martinet noir soient innés avec une amélioration progressive de l'efficacité par mimétisme dans la phase d'apprentissage qui suit le premier vol (G. GORY, communication personnelle, 12 août 2019).

En milieu naturel proche des grands cours d'eau, des jeunes de l'année peuvent être observés hors colonie : par exemple on peut voir des comportements (boire, chasser, se toiletter...). Mais la difficulté reste quand même de savoir à coup sûr si l'on est en présence de jeunes de l'année ou d'individus plus âgés (G. GORY, communication personnelle, 9 juillet 2019).

Les jeunes martinets de l'année se distinguent visuellement par :

- leur grand menton blanc ;
- leur front blanc ;
- leur teinte générale plus claire ;
- les lisérés pâles des rémiges et des rectrices (Figure 40).

(B. GENTON, communication personnelle, 12 août 2019)

À l'aide de jumelles, un observateur, grand connaisseur des martinets, pourrait arriver à faire la distinction sur des jeunes volant au milieu d'un groupe d'individus de différentes classes d'âge.

Par contre le critère de la longueur des rémiges plus courtes de 5 % chez le jeune ne peut pas s'observer dans la nature.

La rareté des observations de jeunes de l'année dans la nature explique qu'à ce jour, malgré des recherches approfondies dans les médias (livres, revues, internet...), je n'ai jamais vu de photographies d'un jeune en vol.



Figure 40.
Portrait d'un jeune Martinet noir de profil

10.B. Quelles sont les capacités sensorielles du Martinet noir ?

C'est un problème très vaste qui dépasse le cadre de cet article. Je me limiterai à deux questions précises.

10.B.1. À quelle distance le Martinet noir est-il capable de détecter une proie ?

La question s'était posée à la page 86 : le déclenchement du vol battu ascendant semble correspondre à la détection de la proie. La durée moyenne de ce vol est de 0,780 s. Si nous pouvions mesurer la vitesse, nous pourrions connaître la distance parcourue et donc la distance de détection. Il est évident que cette distance dépend de la taille de la proie. Avec la distance de détection et la taille de la proie, l'acuité visuelle de l'oiseau pourrait

être évaluée.

Mais que sait-on de l'œil et des capacités visuelles du Martinet noir ?

Les yeux du Martinet noir sont bien protégés par une arcade sourcilière constituée de petites plumes raides (**Figure 40**).

L'histologie de la rétine a été étudiée : elle ne possède qu'une fovea latérale et elle renferme plus de cônes que de bâtonnets (**OEHME, 1962**).

Les cônes favorisent la vision diurne des couleurs et leur densité élevée notamment au niveau de la fovea est une condition essentielle de l'acuité visuelle.

Les bâtonnets sont utiles pour la vision nocturne. Avec une densité plus faible de bâtonnets, le Martinet noir voit mieux le jour qu'au crépuscule ou dans la pénombre.

Se basant sur les travaux d'Oehme, Brückner (**BRÜCKNER, 1990**) a fait de nombreuses mesures d'ophtalmologie sur des martinets vivants, jeunes et adultes. Les quelques éléments ci-dessous sont extraits de son

article très complet.

Les yeux des martinets ont des protections internes contre la forte luminosité du soleil.

L'accommodation (mise au point sur la rétine) se fait plus par la courbure de la cornée que par la déformation du cristallin.

Le Martinet noir a un champ de vision binoculaire de 24 ° vers l'avant...

Brückner pense que le Martinet noir peut avoir une véritable vision du relief (stéréopsie).

Le Martinet noir comme la majorité des oiseaux compense la faible mobilité des yeux par des mouvements saccadés de la tête (**Figure 41**).

À partir de toutes ses observations et mesures d'ophtalmologie, Brückner présente une théorie sur la détection visuelle des proies chez le Martinet noir.

10.B.2. Comment le Martinet noir détecte-t-il la dangerosité ou l'inocuité d'une proie ?

La question s'était posée dans l'étude d'exemples de sélection de proies (pages 99 à 102).

Comment le martinet distingue-t-il une abeille ouvrière muni d'un aiguillon d'un mâle faux-bourdon qui en est dépourvu ? Comment le martinet reconnaît un syrphe inoffensif ayant toute l'apparence d'une petite guêpe ?

Hypothèse 1 : la reconnaissance serait visuelle. Les oiseaux perçoivent, au niveau de la rétine, une partie du spectre des UV. Peut-être que l'abeille ouvrière et le faux-bourdon d'un part, le syrphe et la guêpe d'autre part réfléchissent différemment les UV ? (DALTON, 2005).

Hypothèse 2 : la reconnaissance serait auditive. Le martinet pourrait percevoir des différences dans les sons émis par le vol de ces insectes.

Hypothèse 3 : la reconnaissance serait à la fois visuelle et auditive.



Figure 41.

Martinete noir volant de face et tournant la tête inclinée vers sa droite

Conclusion

À la fin de cet article, il ressort que des études complémentaires sur la chasse du Martinet noir devraient être menées dans d'autres contextes environnementaux afin d'établir d'éventuelles variations en fonction des conditions météorologiques, de la taille et de la densité des proies disponibles, de la période de l'année...

L'univers sensoriel de cet oiseau reste également à explorer.

De même une étude plus approfondie de la chasse du Martinet à ventre blanc sur différents sites s'avère indispensable pour affiner ses comportements trophiques.

Il serait également très intéressant de se pencher sur le cas du Martinet pâle (*Apus pallidus*), troisième espèce de martinet nicheuse en France. Chasse-t-il comme le Martinet noir ou a-t-il des comportements qui lui sont propres ?

D'un point de vue méthodologique, les techniques de suivi en stéréovidéographie rotative et en vidéo au ralenti devraient être utilisées conjointement pour l'étude des comportements en vol de nombreuses espèces d'oiseaux.

Le matériel qui pourrait faire la synthèse entre les deux techniques est à inventer.

On peut rêver d'une paire de jumelles stabilisées avec :

- un système de mesure voisin de celui qui équipe les jumelles radars de la police pour enregistrer les paramètres physiques du vol et en reconstituer la trajectoire 3D ;
- et un système d'enregistrement vidéo au ralenti pour décrire en détail les comportements de l'oiseau.

Après les toilettages et les captures, un prochain article pourrait concerner les autres comportements aériens et plus particulièrement les comportements sociaux : vol en dièdre, poursuites criantes...



Poursuite criante (screaming party) de martinets noirs au crépuscule

Bibliographie

BIRKHEAD, T., 2014. *L'oiseau et ses sens*. Buchet - Chastel, Paris, 2014.

BRÜCKNER, R. 1990 Das Auge und die Sehweise des Mauerseglers *Apus apus*, *Tätigkeitsbericht der naturforschenden Gesellschaft Baselland, Band 36*, Liestal, 167-196.

<http://doi.org/10.5169/seals-676530>

Consulté le 06/05/2020.

CORNUET, J.-F. 2019 Les apports de la vidéo au ralenti pour l'étude des comportements en vol du Martinet noir (*Apus apus*) en période de reproduction. Partie 1 Le toilettage. *Plume de Naturalistes 3* : 1-54.

[Télécharger le pdf](#)

CRAMP, S. (ed.) 1985 *The Birds of the Western Palearctic*, Vol. IV.

DALTON, R., 2004. True colours . *Nature* 2004, 428: 596-597.

<https://doi.org/10.1038/428596a>

Consulté le 06/05/2020.

GARINO, Y., 1998. Vie aérienne du Martinet noir *Apus apus* pendant son séjour estival. *Nos Oiseaux 45* : 19-28.

GENTON, B. et JACQUAT, M. S., 2016. *Martinets noirs : entre ciel et pierre*. Cahiers du MHNC n° 15, La Chaux-de-Fonds, CH : Édition de la Girafe, Musée d'histoire naturelle.

GÉROUDET, P., 1980. *Les Passereaux, tome 1, du Coucou aux Corvidés*. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel-Paris.

GLUTZ VON BLOTZEIM, U. N. & BAUER, K. M., 1980. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd 9, Columbiformes, Piciformes*. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.

GORY, G., 2008. Le régime alimentaire du Martinet noir *Apus apus* en région méditerranéenne. *Revue d'Écologie (Terre Vie)*, 63(3), 251-260.

GORY, G., 2019. Quel avenir pour le martinets noir ? *L'OISEAU magazine*, 134, 40-51.

DE MARGERIE, E., SIMONNEAU, M., CAUDAL, J.-P., HOUELIER, C. & LUMINEAU, S. 2015. 3D tracking of animals in the field using rotational stereo videography. *The Journal of Experimental Biology*, 218(16), 2496-2504.

<https://doi.org/10.1242/jeb.118422>

Consulté le 06/05/2020.

DE MARGERIE, E., PICHOT, C., & BENHAMOU, S. 2018. Volume-concentrated searching by an aerial insectivore, the common swift, *Apus apus*. *Anim. Behav.* 136, 159-172.

<http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.11.026>

Consulté le 06/05/2020.

ELKINS, N., 2010. *Weather and bird behaviour* (3rd ed.). London: T & A D Poyser.

HEDENSTRÖM, A., HOREVIK, G., WARFVINGE, K., ANDERSSON, A., BÄCKMAN, J. & ÅKESSON, S. 2016. Annual 10-Month Aerial Life Phase in the Common Swift *Apus apus*. *Current Biology*, 26(22), 3066-3070.

<https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.09.014>

Consulté le 06/05/2020.

HEDRICK, T. L., PICHOT, C., DE MARGERIE, E., 2018. Gliding for a free lunch: biomechanics of foraging flight in common swifts (*Apus apus*). *Journal of Experimental Biology* 2018 221: jeb186270.

<http://jeb.biologists.org/content/221/22/jeb186270>

Consulté le 06/05/2020.

HEINROTH, O., HEINROTH, M., 1926. *Die Vögel Mitteleuropas, Band 1*, Hugo Bermühler Verlag, Berlin-Lichterfelde, pp. 270.

HENNINGSSON, O., JOHANSSON, L. C. & HENDENSTRÖM, A. 2010. How swift are swifts *Apus apus*? *J. Avian Biol.* 41, 94-98.

<https://doi.org/10.1111/j.1600-048X.2009.04850.x>

Consulté le 06/05/2020.

LACK, D., 1956-2018. *Swifts in a tower*. London, UK : Unicorn publishing Group.

MAYAUD, N., 1936. Considérations sur l'Avifaune de l'île de Noirmoutier. *L'Oiseau et la Revue française d'ornithologie* Vol VI 1 : 64.

MILLER, A.H., 1941. The Buccal Food-carrying Pouches of the Rosy Finch. *THE CONDOR* Vol 43: 72-73.

<https://sora.unm.edu/sites/default/files/journals/condor/v043n01/p0072-p0073.pdf>

Consulté le 06/05/2020.

NEUMANN, C. 2016. Behavioural thermoregulation in the Common swift during flight. *British Birds* 109 : 286-292.

http://www.mauersegler.klausroggel.de/pdf-dat/2016_Neumann_BB_Swifts.pdf

Consulté le 06/05/2020.

NORBERG, U. M., 1996. Energetics of Flight. In C. Carey (Éd.), *Avian Energetics and Nutritional Ecology* (p. 199-249). Springer US.

OEHME, H., 1962. Das Auge von Mauersegler, Star und Amsel. *J. Ornith.* 103, 187-212.

OEHME, H., 1968. Über besondere Flugmanöver des Mauersegler (*Apus apus*). *Beiträge zur Vogelkunde* 13, 393-396.

PAVIS, C., 1987. Les sécrétions exocrines des hétéroptères (allomones et phéromones). Une mise au point bibliographique. *Agronomie, EDP Sciences, 1987, 7 (8), pp.547-561.* hal-00885026.

<https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00885026>

Consulté le 06/05/2020.

PICHOT, C., 2017. Trajectoire et comportement en vol, en contexte alimentaire, chez le Martinet noir (*Apus apus*). *Rapport de Recherche – Université de Rennes*.

SIMPSON, J.E., 1967. Aerial and radar observation of some sea-breeze fronts. *Weather* 22: 306-316.

TOBALSKE, B. W., 2007. Biomechanics of bird flight. *The Journal of Experimental Biology*, 210(18), 3135-3146.

<https://jeb.biologists.org/content/210/18/3135>

Consulté le 06/05/2020.

Vidéos



Comportements en vol
du Martinet noir (*Apus apus*)

Partie 2
Les captures



Comportements en vol
du Martinet à ventre blanc
(*Tachymarptis melba*)

Partie 2
Les captures



Remerciements

Merci à Ulrich TIGGES pour ses remarques pertinentes, sa disponibilité de tous les instants et le partage de ses ressources bibliographiques.

Merci à Bernard GENTON pour le partage de ses observations et pour la relecture attentive des textes.

Merci à Gérard GORY pour le partage de ses observations et ses remarques pertinentes.

Merci à Peter CUSH pour nos échanges très fructueux et pour l'amélioration de la version anglaise de cet article.

Merci à Emmanuel de MARGERIE pour ses conseils avisés pour le traitements de mes données.

Merci à Michel BARATAUD pour sa disponibilité et sa relecture attentive des textes.

Merci à mes amis Jean-François DESMET et Jacques BLONDEL pour leur soutien et leurs encouragements.

Merci à Valérie, ma femme, pour la relecture attentive des textes.



Pour citer cet article :

CORNUET, J.F. 2020.

Les apports de la vidéo au ralenti pour l'étude des comportements en vol du Martinet noir (*Apus apus*) en période de reproduction
Partie 2 Les captures
Plume de Naturalistes 4 : 71-138.

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

ISSN 2607-0510