

Habitat, reproduction et régime alimentaire du Tichodrome échelette

Tichodroma muraria dans le sud-ouest des Alpes suisses¹

Célestin Luisier, Stéphane Mettaz, Jean-Nicolas Pradervand & Emmanuel Revaz



C. Luisier

Tichodrome *Tichodroma muraria* mâle sur un pierrier, apportant des papillons de nuit. 2 juillet 2015.

Malgré son caractère emblématique et ses mœurs fascinantes, le Tichodrome échelette reste une espèce peu étudiée. Un récent travail mené dans le sud-ouest des Alpes suisses permet de lever le voile sur certains aspects largement méconnus de son écologie en période de nidification, en particulier pour ce qui a trait à son régime alimentaire.

Le Tichodrome échelette est connu pour occuper principalement les parois rocheuses et les gorges (GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1993). Bien

qu'on puisse l'observer hors période de nidification dans une vaste gamme de milieux rocheux ainsi que sur des bâtiments, il niche préférentiellement dans des parois très structurées à expositions variées (SANIGA 2004). Occasionnellement, il peut aussi se reproduire sur des édifices de pierres (MAUMARY *et al.* 2007).

Quand il se nourrit, son bec fin lui permet de déloger ses proies dans les anfractuosités

¹ Travail de maturité de Célestin Luisier, achevé en septembre 2017 au Lycée-Collège de l'Abbaye (Saint-Maurice VS). Présenté dans le cadre du concours de la *Science appelle les jeunes* (avril 2018), il y a reçu le prix spécial *Metrohm London International Youth Science Forum*.

de la roche (GÉROUDET 2010), mais il peut aussi les attraper en vol (SANIGA 2002). Son régime alimentaire est mal connu, mais la consommation de divers petits invertébrés comme des Gastéropodes, des Myriapodes, des Isopodes, des Arachnides (araignées et opilions), des Plécoptères, de petits Odonates, des Orthoptères, des Forficulidés et des Hétéroptères a déjà été documentée (LÖHRL 1975; GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1993; GÉROUDET 2010). Ces informations restent cependant lacunaires et dispersées, et nous n'avons jusqu'ici connaissance d'aucune étude spécifique ou systématique sur la composition du régime alimentaire de l'espèce.

La femelle assure seule la couvaison pendant 18 à 20 jours (LÖHRL 1975), et bénéficie pour cela des fréquents ravitaillements effectués par le mâle. Les premiers jours après l'éclosion, le mâle seul s'occupe de ramener la nourriture au nid, la femelle devant rester pour couvrir les poussins encore fragiles. La femelle diminue ensuite progressivement sa présence au nid. L'envol des jeunes a lieu après 28 à 30 jours en moyenne, dans le courant du mois de juillet, mais il peut exceptionnellement avoir lieu en juin ou en août selon les conditions (GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1993; HAURI 1978; SENMANN 1988).

En Suisse, le Tichodrome niche dans les Alpes et le Jura, avec un effectif estimé à 1000-2500 couples (KNAUS *et al.* 2018). Son aire de répartition n'a pas changé depuis les années 1990, et l'espèce est considérée comme non menacée: les falaises favorables à la nidification sont généralement occupées chaque année, et seuls des étés particulièrement maussades peuvent impliquer un recul d'effectif à court terme (SCHMID *et al.* 1998). La Suisse est cependant considérée comme un pays important pour le maintien des populations au niveau international. En effet, elle abrite, selon les estimations, entre 1,4 et 3,5 % des effectifs européens, ce qui est remarquable pour un pays de si petite superficie (AYÉ *et al.* 2011).

Notre zone d'étude est située au sud-ouest de l'aire de répartition suisse de l'espèce. Bien qu'il ne soit nulle part abondant, le Tichodrome est un nicheur régulier dans le secteur considéré. Sa population ne semble pas y être sujette à de grandes fluctuations, même si certains sites de plaine, où l'espèce nichait historiquement (comme la falaise de St-Maurice), semblent

avoir été abandonnés (GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1993; FOURNIER 2011).

En raison d'un habitat pratiquement inaccessible et de mœurs particulièrement discrètes, cette espèce reste très peu étudiée, en particulier pour ce qui concerne sa reproduction et son régime alimentaire. Ce travail apporte de nouveaux éclairages dans ces domaines. L'accent principal a été mis sur le nourrissage des jeunes durant leur séjour au nid et sur la composition du contenu des becquées. D'autres aspects complémentaires, tels que l'habitat, la phénologie, le comportement en période de reproduction et l'activité de chasse, ont aussi été abordés.

Matériel et méthodes

Zone d'étude

La zone prise en compte s'étend du Chablais suisse au Valais central. Cette région recouvre deux zones biogéographiques différentes, soit les Alpes centrales occidentales avec le Valais central, et le versant nord des Alpes avec le Chablais (GONSETH *et al.* 2001). La première se caractérise par un climat sec et chaud en été dans les vallées et sur les coteaux, se rapprochant d'un régime continental, avec une pluviométrie moyenne annuelle n'atteignant que 500 à 600 mm dans certaines régions. La seconde subit une influence plus océanique, avec une plus grande quantité de précipitations (de l'ordre de 2000 mm/an sur les reliefs) et des écarts de températures plus modérés. Dans tous les cas, les variables climatiques se caractérisent par un fort gradient altitudinal, qui se répercute dans les conditions des différents sites retenus au sein de la zone d'étude.

Plus finement, cette dernière peut se diviser en trois parties distinctes. Premièrement, la rive gauche du Rhône en amont de Martigny, avec un coteau orienté vers la plaine relativement sec mais exposé au nord et de grandes vallées latérales plus arrosées. C'est là que se trouvent les plus hautes montagnes, dont certaines dépassent les 4000 m d'altitude. Deuxièmement, la rive droite avec un coteau très sec et des montagnes plus basses. Finalement, le Chablais se situe dans un contexte préalpin avec un relief plus doux, et des valeurs de pluies plus élevées. Du point de vue géologique, la chaîne bernoise en rive droite du Rhône ainsi que les Préalpes

chablaisiennes sont recouvertes par une nappe calcaire, alors que les rochers siliceux dominent dans les Alpes pennines sises au sud du Rhône (BURRI 1987).

Recherche et sélection des territoires

Si la recherche et le suivi des territoires se sont étalés de 2014 à 2017, la prospection a été effectuée de manière plus systématique et intensive lors de la dernière année de suivi, qui

concentre ainsi la plupart des données. À cette occasion, des secteurs précis de la zone d'étude ont été sélectionnés sur la base des informations transmises par les observateurs bénévoles pouvant suggérer une nidification les années précédentes (code atlas supérieur ou égal à 3, soit mâle chanteur ou indice de nidification plus précis) ou d'informations communiquées par des tiers. Ce procédé a permis le repérage et l'intégration de l'essentiel des territoires étudiés.

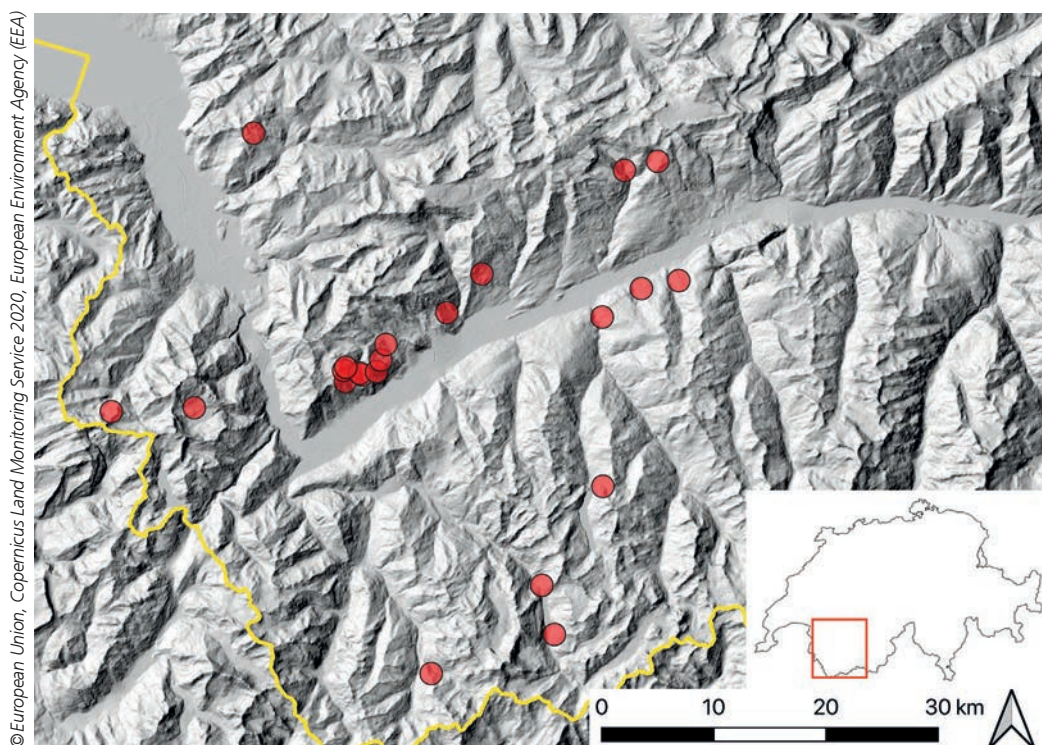


Fig. 1 Disposition des 22 territoires entrant dans le cadre de l'étude, décalés dans l'espace pour des raisons de confidentialité. Fond modifié à partir de EU-DEM v.1.1.

Au final, 21 territoires, dont 14 suivis en 2017, ont été utilisés pour la caractérisation des falaises occupées. Parmi eux, 12 territoires ont servi au suivi de la reproduction, dont 11 en 2017. Les données du régime alimentaire sont quant à elles issues d'un échantillon de 11 nids. La sélection de l'ensemble des territoires impliqués (22 au total) s'est déroulée de façon à garantir la meilleure couverture géographique et écologique au sein de la zone d'étude : les différentes conditions de roches, d'altitude et de topographie sont ainsi représentées (fig. 1).

Caractérisation des falaises occupées

Les 21 falaises prises en compte ont été caractérisées selon six variables semi-quantitatives et quatre variables continues : éclatement de la falaise, richesse en fissures et en cavités, végétalisation de la paroi, présence d'eau, présence de structures rocheuses annexes (blocs et éboulis), variabilité de l'exposition (tabl. 1), altitude moyenne [m], hauteur [m], longueur [m], exposition dominante [°].

De façon similaire, 18 nids ont aussi fait l'objet d'une description en fonction de trois cri-

Tabl. 1. Liste des variables semi-quantitatives prises en compte dans la description des falaises, avec signification des valeurs extrêmes.

Variable	Valeur 1	Valeur 4
<i>Homogénéité de la falaise</i>	Falaise d'un seul tenant	Nombreuses petites falaises agrégées
<i>Richesse en fissures et en cavités</i>	Falaise lisse	Falaise très riche en fissures et cavités
<i>Végétalisation de la paroi</i>	Inférieure à 10 %	Supérieure à 30 %
<i>Présence d'eau</i>	Falaise sèche	Falaise très humide parcourue de torrents
<i>Présence de structures rocheuses annexes</i>	Falaise seule	Falaise entourée de pierriers
<i>Variabilité d'exposition de la falaise</i>	Exposition uniforme	Falaise soumise aux 4 expositions



C. Luisier

Exemple illustrant la multiplicité et l'imbrication des facteurs écologiques à prendre en compte pour la caractérisation des sites occupés. Les parois rocheuses sont des milieux complexes, se déclinant sous une grande variété de formes et s'intégrant de façon toujours spécifique dans l'écosystème environnant. Juin 2017.

tères : la hauteur par rapport au sol [m], l'orientation [°] et l'exposition de l'entrée du nid. Douze nids ont été découverts dans des falaises indépendantes, tandis que six concernent deux falaises occupées durant trois ans, avec une localisation différente chaque année.

Suivi de la reproduction

Les territoires suivis ont été visités au moins une fois par mois, afin de noter le comportement des oiseaux et de procéder à la recherche des nids. Dans certains cas, nous avons eu recours à des photographies pour différencier les individus appartenant à des couples proches.

Lors de chaque visite, le stade de la nidification (formation du couple, construction du nid, couvain, nourrissage des jeunes, envol

des jeunes) a été identifié et détaillé. Durant les phases de couvain et d'élevage des jeunes, les heures des nourrissages, le sexe de l'adulte, le temps passé au nid par la femelle et les comportements particuliers ont été notés. Ces données ont été prises en même temps que celles concernant le régime alimentaire (cf. page suivante). Les informations issues du temps de couvain (intervalle et durée des sorties de la femelle, rythme de ravitaillement par le mâle) sont issues de trois nids, alors que celles concernant la phase d'élevage (temps passé au nid par la femelle, rythme de nourrissage des jeunes par les adultes) proviennent de cinq nichées. Les jeunes à l'envol ont été dénombrés lorsque la sortie du nid a pu être observée.

Analyse du suivi de la reproduction. Les données ont été analysées au moyen de modèles linéaires mixtes basés sur une distribution gaussienne prenant en compte le fait que les données issues de chaque nid ne sont pas indépendantes. L'analyse s'est faite à l'aide du package lme4 (BATES et al. 2015), du logiciel R Development Core Team (2020). Les valeurs de p sont obtenues via le package lmerTest (KUZNETSOVA et al. 2017). Afin d'obtenir les graphiques et les intervalles de crédibilité, nous avons eu recours aux analyses bayésiennes en tirant des points à partir de la distribution postérieure d'après la fonction 'sim' du package arm (GELMAN & SU 2015).

Régime alimentaire

Il s'agissait de déterminer en priorité quelles proies étaient amenées aux jeunes par les adultes et très marginalement à la femelle par le mâle. Les données ont été récoltées durant les saisons de reproduction 2014-2017 par présence directe sous le nid et photographie systématique des becquées amenées aux jeunes, dans le plus strict respect de la tranquillité des oiseaux; aucune perturbation des nichées liée à notre présence dans les environs des sites de nidification n'a pu être détectée au cours de notre étude. Les données proviennent de onze nids différents, dont cinq sites principaux de 2017 (ceux dont N proies par nid ≥ 150), qui totalisent 71 % des proies identifiées. Lors de l'examen des photographies, les proies ont été groupées en 15 catégories (généralement par ordre systématique).

Durant la couvaison, cinq factions d'une durée moyenne de $7 \pm 2,5$ h ont été effectuées sous trois nids différents, afin de déterminer le rythme et la nature des ravitaillements de la femelle par le mâle (cf. p. 182). Pendant le nourrissage des jeunes, la durée des factions était très variable, avec une moyenne de 7 h et des extrêmes allant de 45 min à plus de 12 h. Dans la plupart des cas, les observations commençaient vers 8 h du matin (UTC+2) et prenaient fin en milieu d'après-midi. En 2017, année où le suivi a été le plus intensif, 92 h de présence ont été effectuées sous les nids pendant la première quinzaine après l'éclosion et 146 h durant la deuxième quinzaine. En plus de la documentation du contenu des becquées, les sites de capture des proies, ainsi que les comportements de chasse, ont été relevés quand la topographie le permettait.

Analyse du régime alimentaire. Les apports de la femelle et du mâle ont été analysés au moyen de modèles linéaires mixtes suivant une distribution gaussienne pour ce qui est du nombre de proies par heure et du nombre de nourrissages par heure. La méthodologie suivie est la même que pour les analyses du suivi de reproduction. Trois modèles ont été faits pour chaque variable (proies par heure et nourrissages par heure): un modèle mixte testant l'interaction entre l'âge des jeunes et l'investissement des adultes, puis deux modèles mixtes pour tester la validité des tendances pour le mâle et la femelle avec le site de reproduction comme facteur aléatoire. Afin d'obtenir les graphiques et les intervalles de crédibilité, nous avons eu recours aux mêmes analyses bayésiennes que pour le suivi de reproduction. La même méthodologie a été utilisée pour tester si certains groupes taxonomiques étaient représentés de façon différente dans les apports du mâle et de la femelle.

La variation du régime alimentaire sur les cinq sites principaux a été testée avec des modèles linéaires mixtes basés sur une distribution gaussienne prenant en compte le fait que les données issues de chaque nid ne sont pas indépendantes. Les données ont été analysées à l'aide du package lme4 (BATES et al. 2015), du logiciel R Development Core Team (2020). Les valeurs de p sont obtenues via le package lmerTest (KUZNETSOVA et al. 2017). Les trois groupes de proies dominants (71 % des proies) ont fait l'objet de tests individuels, tandis que les 12 groupes restants (29 % des proies) sont indiqués pour comparaison. Afin d'obtenir les graphiques et les intervalles de crédibilité, nous avons eu recours aux mêmes analyses bayésiennes que pour le suivi de reproduction.

Résultats

Caractéristiques des falaises occupées

Sur les 21 falaises considérées, une minorité était constituée d'un seul tenant (6 cas), alors que les autres présentaient un certain taux d'éclatement (15 cas; 71 %). Dans leur majorité, elles offraient d'abondantes fissures et cavités, ainsi qu'un enherbement supérieur à 10 % (15 cas; 71 %). Des structures rocheuses annexes (éboulis) ont été recensées dans 18 cas (86 %). Enfin, 9 falaises (43 %) étaient complètement sèches; des parois rocheuses en proportion presque équivalente étaient parcourues ou longées par des torrents temporaires en période de fonte des neiges, et le solde (environ 20 %) par des torrents permanents ou par des rivières à fort débit (tabl. 2).

Tabl. 2 Nombre de parois rocheuses caractérisées par une valeur semi-quantitative donnée selon les six variables retenues.

Variable	Valeur 1	Valeur 2	Valeur 3	Valeur 4
<i>Éclatement de la falaise</i>	6	8	7	0
<i>Richesse en fissures et en cavités</i>	0	6	13	2
<i>Enherbement/végétalisation de la paroi</i>	6	8	3	4
<i>Présence d'eau</i>	9	8	4	0
<i>Présence de structures rocheuses non loin</i>	3	6	12	0
<i>Variabilité d'exposition de la falaise</i>	0	9	10	2



C. Luisier

Portion de paroi rocheuse située dans une gorge, entourée d'arbres et très végétalisée, mais dépourvue de structure rocheuse annexe. Mai 2017.

Il apparaît aussi qu'une faible représentation de l'une ou l'autre des structures prises en compte était régulièrement compensée par la présence plus marquée d'autres éléments du milieu. Des gorges ne disposant d'aucune structure rocheuse annexe présentaient ainsi un enherbement atteignant 40 %, alors qu'une paroi rocheuse complètement sèche et presque dénuée de végétation se révélait extrêmement riche en fissures et flanquée de nombreuses structures minérales complémentaires, telles que des surfaces de pierriers.

L'altitude médiane des territoires étudiés était de 2150 m (min. 650 m ; max. 2640 m). Cinq des six territoires d'altitude inférieure à 1700 m se situaient dans des gorges. Sur les 17 falaises pour lesquelles une exposition principale a pu être attribuée, le sud dominait, mais sans être systématique (8 cas). Qui plus est, toutes les parois comportaient des portions soumises à au

moins deux expositions différentes (tabl. 2). La hauteur moyenne des falaises occupées était de 136 ± 93 m. Seules trois parois, toutes situées à basse altitude et parcourues par une rivière à fort débit, étaient inférieures à 100 m ; Treize dépassaient le kilomètre de longueur, alors que seules quatre mesuraient moins de 400 m de long. Deux de ces dernières étaient parcourues par une rivière à fort débit, alors que les deux autres étaient complétées par des éboulis.

Situation des nids

La hauteur moyenne des nids dans la falaise était de 45 m (min. 4 m ; max. 220 m). Sept nids (39 %) se situaient à moins de 10 m de haut et 14 (78 %) à moins de 50 m. Sur les trois nids (17 %) à plus de 100 m, deux se trouvaient à moins de 10 m du sommet de la falaise. Les deux tiers des nids avaient une orientation comprise entre 180° (plein sud) et 270° (plein



Couple de Tichodromes *Tichodroma muraria* (mâle à gauche et femelle à droite) se poursuivant à l'entrée du nid (grande fissure en arrière-plan). 15 juin 2017.

ouest). Trois nids (17 %) n'étaient jamais exposés au soleil, six (34 %) moins de deux heures, deux seulement jusqu'à 13 h (à partir de 6 h 30 et 9 h) et six (34 %) toute la journée. L'exposition du dernier nid n'a pas pu être déterminée.

Tous les nids se trouvaient soit dans une fissure, soit dans une cavité. Cinq des six nids très exposés au soleil étaient situés dans de profondes fissures ou cavités, alors que la profondeur du sixième n'a pas pu être évaluée. Les cavités occupées présentaient le plus souvent deux entrées au moins.

Reproduction : phénologie et comportement Formation des couples

La formation des couples avec parade a pu être observée à 16 reprises (date moyenne : 6 mai ; au plus tôt un 25 mars, au plus tard un 5 juin). Les dates les plus précoces (parade le 25 mars 2017 ; chant avec parade le 10 avril 2015) concernent des falaises bien exposées à 1550 m et 2050 m et suggèrent que ces couples passent l'hiver sur place ou non loin. D'autres formations de couples ont été notées en avril à des altitudes variant de 650 m à 2400 m.

La parade s'apparentait à une poursuite dans la falaise. Généralement, les deux Tichodromes s'observaient à une distance d'une dizaine de

mètres, en vibrant régulièrement leurs ailes. Entre les phases d'immobilité, ils effectuaient des mouvements de va-et-vient, tout en maintenant une distance relativement constante. Le mâle était plus enclin aux manœuvres d'approche que la femelle. Deux tentatives successives ratées d'accouplement ont été observées, les deux soldées par une attaque-poursuite de la femelle sur le mâle. D'autres formes de poursuites, effectuées par petits bonds sur le substrat rocheux et se concluant par l'envol des deux oiseaux, ont aussi été relevées.

C'est généralement la femelle qui se lançait à la poursuite aérienne du mâle, le couple parcourant ainsi la falaise en vol, ailes vibrantes. Il pouvait arriver que les deux individus s'accrochent en l'air. Ces vols ne menaient généralement pas le couple très loin de son point de départ, mais des parcours de plus de 600 m ont toutefois été notés. Durant ces phases de parade, dont les séquences successives pouvaient s'enchaîner durant plusieurs heures, les deux individus émettaient régulièrement des chants ou des cris d'excitation, et exhibaient leurs ailes rouges et noires à points blancs.

Construction du nid

La construction du nid n'a été observée que trois fois, toujours sur un même site à 2050 m, soit le 14 mai 2015 et les 16 et 21 mai 2016.

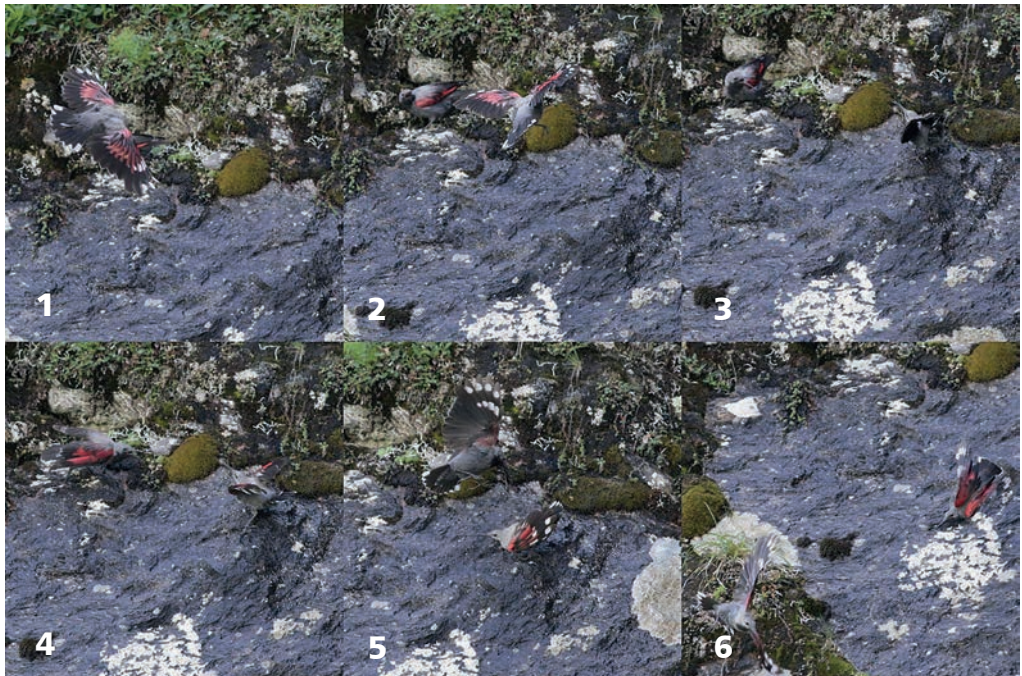
C'était systématiquement la femelle qui transportait les matériaux, principalement de la mousse, quelques herbes sèches et des lichens. Quand le mâle était présent, il se contentait de la suivre à distance en chantant de façon entrecoupée. La construction du nid se faisait par phases, constituées de séquences de construction distinctes, courtes mais intensives, séparées par de longs espaces. Lors des phases de construction, des apports de matériaux étaient notés toutes les trois à cinq minutes.

Couvaison

La couvaison a pu être observée au plus tôt le 24 mai 2015 et le 26 mai 2016 sur un même site à 2050 m. Cependant, un début de couvaison plus hâtif, remontant au 7 mai, a pu être estimé dans des gorges à 650 m. Quant à la date la plus tardive, il s'agissait d'un couple à 2200 m, dont la femelle couvait toujours le 12 juillet 2017. Des durées minimales de couvaison de 20 et 23 jours ont été notées.

C'est la femelle qui assurait à elle seule la couvaison. Lorsqu'il a pu être calculé (N=3 nids), l'intervalle moyen entre les sorties de la femelle (N=25), notamment pour se nourrir, était de 66,6 min, avec un minimum de quelques minutes et un maximum de 455 min. La durée des sorties était comprise entre 3 et 15 min, avec une moyenne de 8. Au final, en 30 h d'observation, la femelle a passé 88 % de son temps au nid.

Quant au mâle, il se contentait de venir nourrir la femelle. En moyenne, il effectuait 0,9 nourrissage/heure, avec un maximum de quatre en une demi-heure (N=28 nourrissages en 3 nids), alors que, à l'inverse, un intermède de 4h a aussi pu être relevé entre deux nourrissages successifs. Pour transmettre la nourriture à la femelle, le mâle entrait généralement dans la cavité et en ressortait de lui-même. Il arrivait cependant que la femelle le chasse hors du nid une fois qu'elle avait été ravitaillée, le poursuivant en vol, puis prolongeant parfois sa sortie



C. Luisier

Querelle entre la femelle et le mâle de *Tichodroma muraria* à la sortie du nid après un nourrissage. La séquence présentée dure environ 2 secondes. Dans le sens de lecture : (1) La femelle arrive vers le mâle en vol depuis le nid. (2) La femelle est prête à se poser et le mâle est déjà en position de défense, le bec ouvert. (3) La femelle et le mâle sont posés et se font face avec une posture agressive. (4) Le mâle décide d'anticiper la deuxième charge de la femelle en attaquant à son tour. (5) La femelle tente d'esquiver le mâle qui fond sur elle. (6) La femelle s'enfuit avec le mâle à ses trousses. Juillet 2017.

par une quête de nourriture supplémentaire. Elle pouvait également sortir à la rencontre de son partenaire, pour quémander la nourriture comme un jeune en faisant vibrer ses ailes, avant de chasser le mâle une fois alimentée.

Élevage des jeunes au nid

La fin de nourrissage des jeunes au nid la plus hâtive a été notée le 25 juin 2017 dans des gorges à 650 m, ce qui fait remonter la naissance de ceux-ci vers la fin mai. Toutes les autres observations d'un nid contenant des jeunes se situent en juillet, à l'exception de la plus tardive, le 12 août 2017 sur un site à 2200 m, où l'éclosion a eu lieu vers la mi-juillet (présence de jeunes au nid attestée le 18 juillet). Des durées minimales de séjour au nid de 22, 26 et 27 jours ont été notées.

Durant la plupart des nourrissages, les adultes entraient plus souvent directement dans le nid et en ressortaient rapidement à vide ou avec un sac fécal qu'ils allaient larguer à bonne distance de la paroi, le plus souvent en vol plané. Parfois, les deux adultes se rencontraient dans les environs directs de la cavité, ce qui donnait lieu à de vives interactions, souvent ponctuées par l'expulsion du mâle par la femelle. À quelques rares occasions, la femelle s'est emparée de la

nourriture transportée par le mâle, prenant ainsi sa place pour le nourrissage des jeunes. Au début de la nidification, les jeunes n'émettaient aucun son audible à une distance de 10-20 m, mais les premiers cris se faisaient entendre au bout d'une dizaine de jours environ, pour ensuite aller crescendo avec l'âge de la nichée.

Dans un premier temps, la femelle passait la majeure partie de sa journée à couvrir les jeunes, par des stations prolongées à l'intérieur du nid consécutives à un nourrissage. Juste après l'éclosion (jeunes d'environ trois jours), cette activité occupait jusqu'à 83 % de son temps sur un site, mais ce pourcentage diminuait ensuite rapidement à mesure que les jeunes grandissaient et pouvaient ainsi mieux garder la chaleur. Trois jours plus tard, ce pourcentage n'était plus que de 52 % ; après cinq jours, de 31 %.

En général, les jeunes n'étaient plus couverts dès le milieu de leur séjour au nid. La fréquence de nourrissage a pu être déterminée à partir de l'observation de cinq nichées. Elle dépendait étroitement de l'avancée de la nidification : plus les jeunes étaient âgés, plus le rythme d'approvisionnement par les adultes était élevé (modèle linéaire mixte, distribution gaussienne : $p = 0,04$, $z = 2,07$, $0,03 \pm 0,01$, fig. 2).

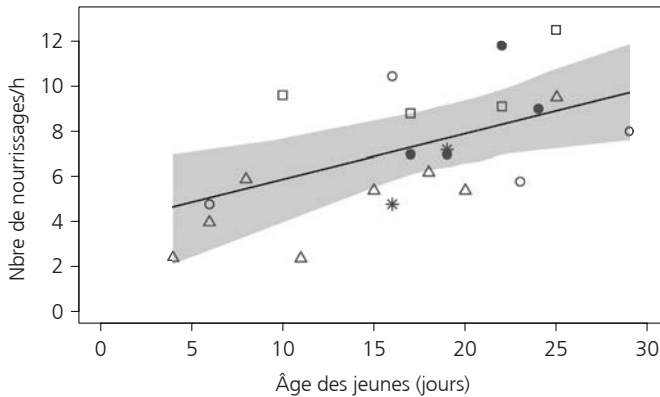


Fig. 2 Nombre de nourrissages par heure en fonction de l'âge des jeunes. Les formes représentent les différents nids suivis, la ligne noire correspond au modèle linéaire mixte et la surface grisée indique l'intervalle de confiance à 95 %.

Les nourrissages avaient généralement lieu par séquences, de sorte qu'il pouvait y avoir une douzaine de nourrissages en moins de trente minutes et plus aucun durant l'heure suivante. Cependant, les séquences du mâle et de la femelle étaient souvent déphasées, ce qui évitait de grandes plages sans apport de nour-

riture. Le mâle était plus sujet à des absences prolongées que la femelle, les écarts de plus d'une heure (jusqu'à 4 h) entre les nourrissages n'étant pas rares chez lui.

Sur 1413 nourrissages observés dans 5 nids, 54 % ont été effectués par la femelle. Il y a une forte différence horaire entre le mâle et la fe-

melle, autant pour les nombres de nourrissages que de proies apportées (modèle linéaire mixte, distribution gaussienne (proies/h: $p < 0,001$, $t = -4,51$, $-0,57 \pm 0,13$, *fig. 3*; nourrissages/h: $p < 0,001$, $t = -3,66$, $-0,20 \pm 0,06$, *fig. 3*). Les investissements des deux sexes suivent des tendances inverses, qui se croisent vers le milieu de la phase d'élevage, soit au moment où la femelle cesse de couvrir les jeunes. Même une fois ce point atteint, l'activité de nour-

rissage par la femelle continue à aller crescendo jusqu'à l'envol des jeunes, alors que celle du mâle stagne voire diminue en intensité. Ces tendances linéaires sont significatives pour la femelle (proies/h: $p < 0,001$, $t = 4,35$, $0,34 \pm 0,08$, *fig. 3*; nourrissages/h: $p < 0,001$, $t = 4,91$, $0,18 \pm 0,04$, *fig. 3*). Pour le mâle, en revanche, seul le nombre de proies par heure montre une tendance significative (proies/h: $p = 0,02$, $-0,22 \pm 0,09$, $t = -2,41$, *fig. 3*).

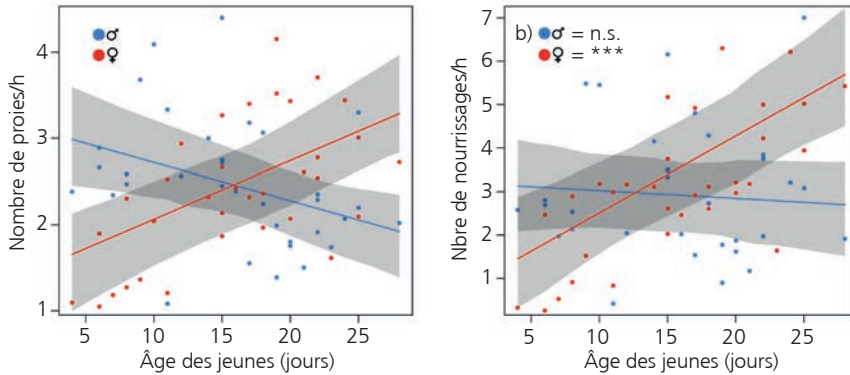


Fig. 3 Nombre de proies par heure et nombre de nourrissages par heure en fonction de l'âge des jeunes et du sexe de l'adulte (bleu = mâle, rouge = femelle). Les lignes représentent les modèles linéaires mixtes, les surfaces grisées indiquent les intervalles de confiance à 95 %.

Envol des jeunes

Cinq sorties de nid ont pu être observées, soit le 6 juillet 2014, le 6 juillet 2015, le 14 juillet 2017, le 17 juillet 2017 et le 12 août 2017 (*fig. 4*). En tout, des jeunes à l'envol ont été observés à 24 reprises avec comme date moyenne le 21 juillet. L'observation la plus tardive est celle d'un jeune quémendant le 23 août 2015 à 2700 m. La taille des familles n'a alors pu être déterminée avec certitude que dans quatre cas, comptant une nichée à deux, deux nichées à trois et une nichée à quatre jeunes.

Les jeunes prenaient en général plusieurs jours pour sortir du nid. Leurs premières tentatives se résumaient à poursuivre l'adulte jusqu'à l'entrée du nid après le nourrissage. La poursuite se prolongeait jusqu'à l'extérieur, et les jeunes finissaient par quitter régulièrement le nid, d'abord de façon provisoire. Les oisillons pouvaient aussi sortir spontanément en longeant la paroi, et rester aux abords immédiats du nid en attendant le nourrissage de l'adulte. À partir d'un certain stade, les jeunes

s'enhardissaient pour aller à la rencontre de leurs parents, tout en conservant un lien avec le nid. Dans ce processus, des décalages pouvaient exister au sein d'une même nichée, un individu plus précoce s'éloignant franchement du nid, alors que le reste de la fratrie demeurait encore dans la cavité. Dans ce cas de figure, les adultes venaient encore nourrir au nid, mais les jeunes stationnant dans la falaise semblaient privilégiés.

Après l'envol, les jeunes se montraient – malgré quelques maladroites – étonnamment à l'aise étant donné la verticalité du milieu. Dès leur sortie du nid, ils tentaient également d'attraper diverses proies dans la falaise avec plus ou moins de succès et montraient déjà les tics caractéristiques de l'espèce. Au bout de quatre à cinq jours, les parents commençaient à devenir agressifs envers eux. Progressivement moins nourris et chassés lors de leurs rencontres avec les adultes, les jeunes restaient encore en binôme ou trinôme quelques jours, avant de se disperser dans les milieux rocheux avoisinants.

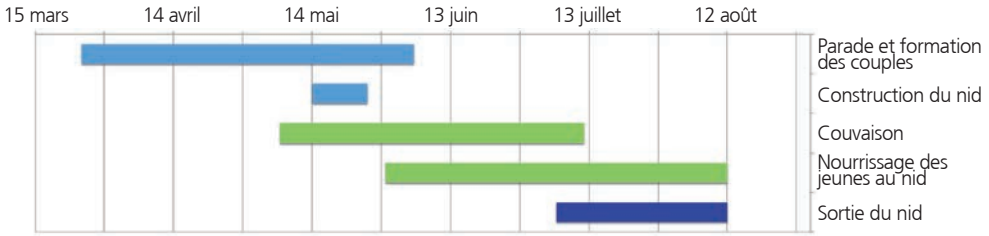


Fig. 4 Récapitulatif de la phénologie de reproduction des couples suivis.

Régime alimentaire Composition

3781 proies (pour 1622 becquées) ont été comptabilisées et identifiées dans la mesure du possible; 99,6 % d'entre elles concernent le nourrissage des jeunes, le reliquat correspon-

dant aux ravitaillements de la femelle par le mâle lors de la couvaion. En termes d'abondance, les papillons de nuit, les Thysanoures, les araignées et les Diptères couvrent 76 % des proies ramenées par les adultes dans les onze nids ayant fourni des données (fig. 5).

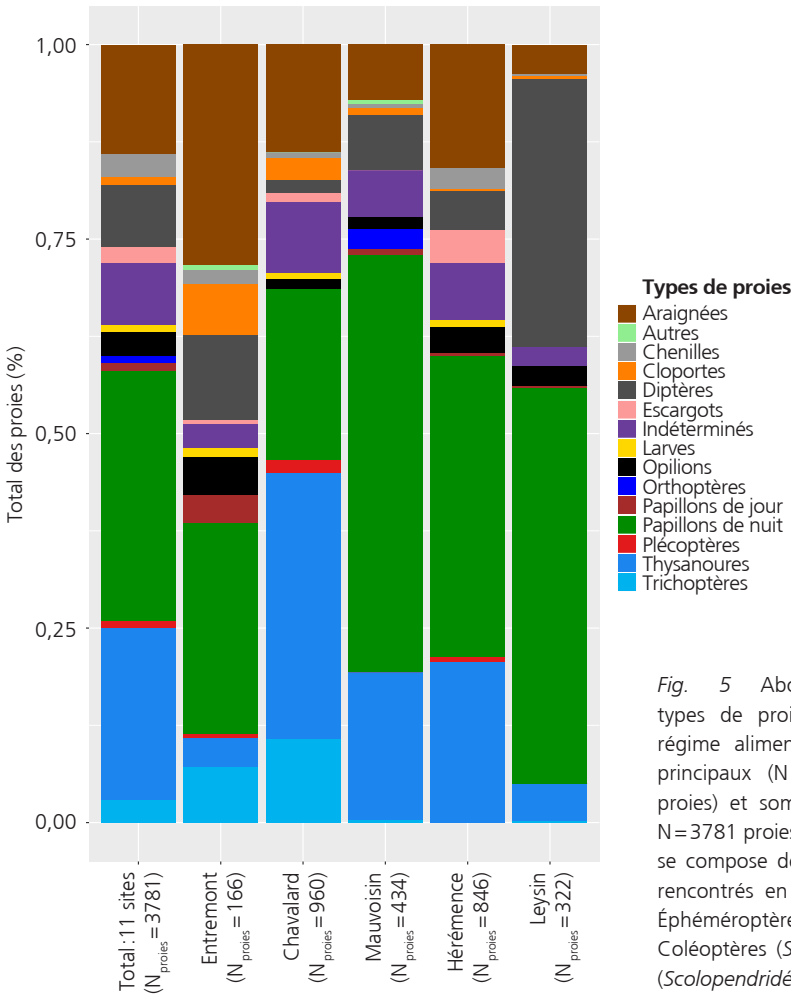


Fig. 5 Abondance relative des types de proies représentés dans le régime alimentaire sur les cinq sites principaux (N=2728, soit 71 % des proies) et somme des 11 sites (total, N=3781 proies). La catégorie « Autres » se compose de groupes taxonomiques rencontrés en nombres anecdotiques: Éphéméroptères, Hyménoptères, Coléoptères (*Staphylinidé*), Myriapodes (*Scolopendridé*, un individu) et cocons d'araignées.

Les papillons de nuit, qui faisaient incontestablement partie des plus grandes proies ramenées au nid, constituaient la principale source d'alimentation des jeunes par leur nombre (32 %). Cette dominance se retrouve dans chacun des cinq sites principaux, dans des proportions de 25 à 53 % (fig. 5). Les individus identifiés jusqu'au niveau de la famille appartenaient aux Noctui-

dés ainsi qu'aux Géométridés (genres *Boarmia*, *Charissa* et *Elophos*). Après avoir capturé un gros papillon de nuit, le Tichodrome l'assommait contre un rocher et lui enlevait les ailes. La tête était parfois arrachée et transportée séparément du reste du corps, mais dans un même voyage. Les individus les plus petits étaient généralement apportés entiers au nid.



C. Luisier

Apport, par le Tichodrome *Tichodroma muraria* mâle, d'un papillon de nuit décapité. 5 juillet 2017.

Les Thysanoures, également répertoriés sur l'ensemble des sites, constituaient la deuxième catégorie de proies la plus importante en ordre d'abondance (22 %), mais ils étaient de taille très inférieure aux papillons de nuit. Ils étaient souvent ramenés en petits paquets de deux à six individus. Au troisième rang, les araignées (14 %) se caractérisaient par une grande variabilité de taille, oscillant entre les proies les plus petites (toutes catégories confondues à l'exception des escargots) et les petits papillons de nuit. Une bonne partie d'entre elles appartenait au genre *Araneus*. Les Diptères (8 %) étaient également de petit format et ne devaient donc constituer qu'une partie minime de la biomasse totale des proies apportées, exception faite d'un territoire

où leur part atteignait 33 % des proies. La plupart d'entre eux étaient des Nématocères représentés par des Tipulidés et les Muscidés, ramenés au nid par becquées pouvant dépasser les dix individus. Des Syrphidés et un Asilidé figuraient aussi au menu.

Si aucune des catégories restantes ne dépassait une part de 3 % du régime alimentaire considéré dans son ensemble, nous relevons que les Trichoptères atteignaient une proportion remarquable de 17 % pour un couple établi à proximité directe d'une rivière. Sachant tirer profit d'une émergence de masse, le Tichodrome transportait les insectes fraîchement éclos le plus souvent par petits paquets jusqu'au nid. Le même phénomène a été constaté, dans des proportions réduites, pour les Plécoptères.



C. Luisier (x3)

En haut: Femelle Tichodrome *Tichodroma muraria* transportant un papillon de jour (Petite Tortue *Aglais urticae*) pour les jeunes au nid. 5 juillet 2017. *Milieu*: Femelle transportant une araignée du genre *Araneus*. 29 juin 2017. *En bas*: Mâle apportant plusieurs diptères. 5 juillet 2017.

Les papillons de jour étaient généralement capturés en vol après une séquence de poursuite aérienne. La plupart d'entre eux étaient ramenés entiers au nid, sauf les plus gros individus, dont les ailes étaient aussi arrachées comme celles des Noctuelles. Tous les individus appartenaient à des espèces de taille moyenne: Petite Tortue *Aglais urticae*, Moiré fontinal *Erebia pronoe*, Moiré lancéolé *E. albertanus* et Moiré cuivré *E. tyndarus* ont pu être reconnus. Une bonne partie des chenilles capturées étaient des chenilles vertes de papillon de jour de taille variable, mais il y avait aussi quelques chenilles de papillon de nuit, toutes de grande taille. Les autres larves recensées comprenaient une forte présence de pupes de mouches. Parmi les rares Orthoptères capturés, seule une decicelle a pu être identifiée à un niveau taxonomique plus fin. Les cloportes et les opilions, de taille moyenne à petite, étaient rarement ramenés seuls au nid, mais souvent avec d'autres proies dans la même becquée. Les escargots constituaient les proies les plus petites. Ils étaient le plus souvent apportés avec d'autres captures, par groupes de deux à six, et positionnés tout à l'avant du bec.

Variation du régime alimentaire

La composition générale des captures entre les sexes ne varie que pour les Thyseures, apportés par le mâle en début de saison (25% de plus de Thyseures apportés au nid par le mâle, $p < 0,001$, $-0,11 \pm 0,06$, $t = -1,82$). Par contre, si l'on considère certains cas de façon isolée, de grandes différences ont pu être remarquées entre le mâle et la femelle d'un même couple, selon une spécialisation locale des individus en fonction des ressources alimentaires et des territoires de chasse exploités.

Si nous considérons l'évolution du régime alimentaire en fonction de l'âge de la nichée, nous constatons que la part des Thyseures dans les becquées diminue au fur et à mesure de la croissance des jeunes, alors que celle des papillons de nuit suit une tendance inverse (modèles linéaires mixtes, distribution gaussiennes: Thyseures: $p < 0,001$, $t = -5,10$, $-0,02 \pm 0,003$; papillons de nuit: $p = 0,001$, $t = 3,7$, $0,009 \pm 0,003$, fig. 6). Les becquées contenant des araignées diminuent au cours de la saison, mais de façon très faible (araignées: $p = 0,04$, $t = -2,13$, $-0,004 \pm 0,002$). Le reste des proies tend quant à lui à augmenter au fil de la saison ($p = 0,002$, $t = 3,28$, $0,01 \pm 0,03$).

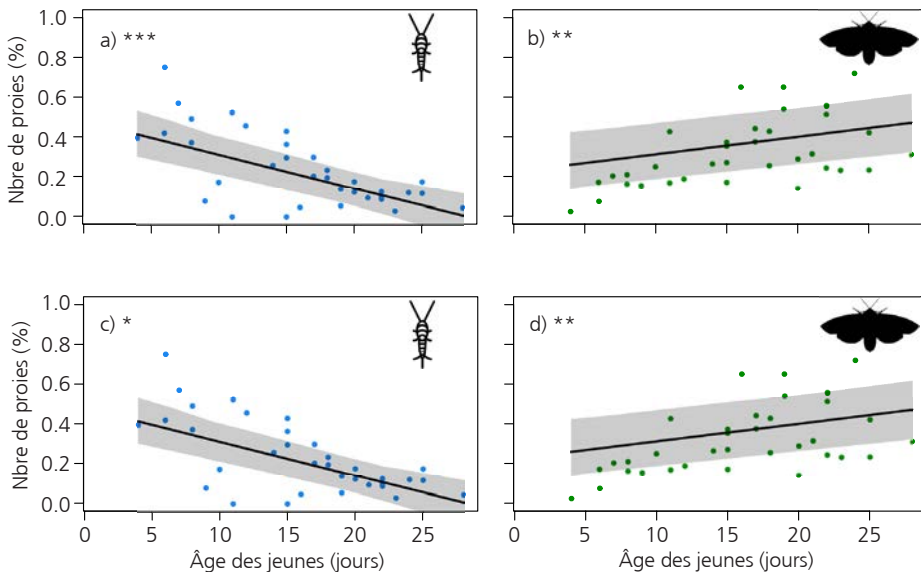


Fig. 6 Quantité de proies amenées au nid [%] en fonction de l'âge des jeunes [jours] sur les cinq sites principaux. Les différents graphiques représentent a) les Thyseures, b) les papillons de nuit, c) les araignées et d) les 29 % restants des proies. *** signifie que $p < 0,001$, ** $p < 0,01$, * $p < 0,05$. Les lignes représentent les modèles linéaires mixtes, les surfaces grisées indiquent les intervalles de confiance à 95 %.

Activité de chasse

Les trajets depuis le nid étaient souvent effectués de façon identique pour chaque site de chasse visé, certaines zones moins propices étant évitées (fig. 7). Un des couples suivis allait par exemple systématiquement chercher sa nourriture à 250 m du nid, car la portion de falaise où il se trouvait était relativement lisse, donc probablement moins riche en proies accessibles. Pendant les fenêtres temporelles que les adultes utilisaient pour se nourrir, d'autres secteurs beaucoup plus éloignés pouvaient être exploités, principalement par les mâles.

Si les couples chassaient surtout dans les falaises où ils prenaient des papillons de nuit et des Thysanoures, les pierriers adjacents semblaient également jouer une grande importance dans l'offre en nourriture. Les zones herbeuses en bordure des rochers étaient aussi souvent utilisées pour la capture de proies comme de petits escargots, des Orthoptères ou des chenilles. Quand le territoire comprenait une rivière, le couple pouvait également chasser directement au bord de l'eau ou sur les rochers qui émergeaient, afin de récolter des Trichoptères et des Plécoptères.



Fig. 7 Exemple de situation d'un territoire, avec indication de l'emplacement du nid et des sites de chasse qui ont pu être localisés.

Discussion

Le Tichodrome, dont les racines grecques du nom désignent bien ses propriétés de « coureur des murailles », est une espèce en tout point adaptée à son environnement rocheux vertical. Du choix du site de nidification à celui de ses terrains de chasse, rien ne semble laissé au hasard. En recoupant nos observations relatives à la reproduction et à l'alimentation du Tichodrome, nous obtenons une image un peu plus

fine de l'espèce que celle dont nous disposons jusqu'ici. Son haut niveau d'adaptation, visible dans son mode de vie et sa morphologie, n'est pourtant pas incompatible avec un certain opportunisme dans l'exploitation du milieu en fonction des spécificités locales, notamment en termes de ressources alimentaires.

Habitat

Dans notre zone d'étude, le Tichodrome semble privilégier les expositions sud dans



C. Luisier

L'aspect et l'orientation de la falaise où se reproduit le Tichodrome *Tichodroma muraria* sont essentiels, mais les environs (éboulis, pelouses, ruisseau), et notamment leur diversité en insectes, ont leur importance. Juillet 2015.

le choix de son site de nidification, mais de façon non systématique. Ce résultat va dans le même sens que ce qui a déjà été constaté par le passé (GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1993 ; GÉROUDET 1994 ; SANIGA 1995). Dans un contexte de substrat minéral et vertical, les conditions d'exposition sont déterminantes autant pour la présence et l'activité de ses proies que pour les conditions microclimatiques au niveau du nid. Ces deux aspects doivent guider le Tichodrome autant dans le choix de la paroi de nidification que dans celui, plus fin, de la fissure ou cavité destinée à accueillir le nid.

Ainsi, le choix dominant pour des parois orientées au sud serait à mettre en lien avec le critère de la disponibilité alimentaire, un certain degré d'ensoleillement étant favorable au développement et à l'activité des invertébrés des rochers. Au sein de ces parois souvent exposées, les endroits plus frais ou les fissures et les cavités profondes permettent une protection efficace du nid contre le risque de rayonnement excessif et de surchauffe. L'importance de l'exposition générale doit cependant être nuancée. La variabilité des conditions d'exposition prévalant au sein de la paroi de nidification semble en effet jouer un rôle important, et explique le tableau non uniforme présenté par les falaises occupées par l'espèce. Ceci a déjà été noté hors chaîne alpine, dans le Jura (GÉROUDET 1994) comme en Slovaquie (SANIGA 1999). Avec une

exposition variée, les conditions optimales de chasse peuvent ainsi être réunies tout au long de la journée malgré le déplacement du soleil. De plus, le Tichodrome préfère chasser à des endroits ensoleillés quand il fait froid et ombragés quand il fait chaud, ce qu'une bonne variabilité d'exposition facilite (SANIGA 1995).

Les falaises occupées que nous avons pu décrire étaient structurées et hétérogènes. La richesse en fissures et en cavités, la végétalisation, la présence d'eau et celle de structures rocheuses annexes, comme des éboulis, conditionnent en grande partie l'abondance et la biomasse des proies, ainsi que leur disponibilité tout au long de la saison de nidification. Chacun de ces éléments pourrait donc constituer un critère important, mais non exclusif, dans le choix du site de nidification (SANIGA 1999), l'essentiel étant que la paroi considérée dans sa globalité présente une diversité suffisante de niches écologiques favorables aux proies invertébrées. Si l'éclatement de la falaise ne constitue probablement pas un facteur primordial pour l'espèce, il permet de fournir une surface rocheuse suffisante pour la recherche de nourriture quand le nid se trouve dans une falaise de taille réduite, et dans tous les cas une diversification des possibilités de chasse.

De plus, la richesse en fissures peut se révéler déterminante pour une offre suffisante en cavités de nidification, ainsi que la présence d'eau

pour la fraîcheur nécessaire à l'emplacement du nid. Ce dernier point ne semble toutefois pas décisif dans notre zone d'étude, alors que d'autres auteurs le qualifient de facteur le plus influent. La présence d'eau peut donc s'avérer attractive à plusieurs égards (offre en invertébrés, effet sur la production végétale, influence sur le microclimat), mais ne constitue pas un élément nécessaire, comme l'atteste la présence de l'espèce en des sites complètement secs (LÖHRL 1975; SANIGA 1995).

Si les couples étudiés ont construit leur nid à des hauteurs variables, la tendance dominante était à une installation proche du sol : dans le 50 % des cas, le nid était même situé à moins de 10 m du pied ou du sommet de la paroi. Une telle disposition du nid donne un accès direct aux zones d'interfaces avec d'autres milieux jouxtant directement la falaise, comme les pierriers ou les pelouses alpines, qui sont des terrains de chasse complémentaires, ou constitue des réservoirs d'invertébrés dont le rayon d'action atteint une portion de falaise. SANIGA (1995) n'a pas trouvé de nid plus haut que 14 m, ce qu'il attribue à une stratégie d'évitement des prédateurs, les Faucons crécerelles *Falco tinnunculus* et les Grands Corbeaux *Corvus corax* nichant généralement dans les portions supérieures. Le recoupement de nos observations nous laisse donc penser que le Tichodrome recherche, préférentiellement au sein des bandes basales et sommitales de la paroi rocheuse, les cavités

suffisamment profondes et idéalement présentant deux entrées, cette dernière propriété permettant aux deux partenaires d'accéder au nid par des voies différentes, et donc d'éviter des rencontres trop fréquentes en apparence peu prisées par l'espèce (HAURI 1978).

Reproduction : phénologie et comportement

D'un couple à l'autre, les importantes différences dans la phénologie de reproduction peuvent s'expliquer par l'amplitude verticale de la distribution de l'espèce, des écarts de deux mois et demi étant déjà connus (GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1993). Mis à part l'altitude, l'exposition de la falaise, le microclimat local et les conditions météorologiques précédant la saison de reproduction sont aussi susceptibles d'influencer la phénologie de reproduction.

Formation des couples et construction du nid

Lors de la parade, la femelle a tendance à se montrer plus agressive que le mâle. Ce comportement de dominance se retrouve aussi durant la couvaison et l'élevage des jeunes. Même si notre étude ne permet que d'effleurer cet aspect, nos observations tendent à montrer un plus grand attachement de la femelle à la nichée, ainsi qu'une plus grande dépense d'énergie dévolue à la défense du nid. Des



C. Luisier

L'entrée de la cavité abritant le nid est indiquée par la flèche rouge. Il s'agit d'une position typique en fond de falaise. Par contre, la présence de végétaux à son entrée est inhabituelle. 18 juin 2017.

investigations supplémentaires seraient nécessaires pour mettre en lumière les mécanismes sous-jacents de cette différenciation des rôles entre les partenaires.

Bien que lacunaires (un site, deux années), nos observations se rapportant à la construction du nid, centrées autour de la deuxième décennie de mai et concernant exclusivement la femelle, correspondent à ce qui a déjà été noté par d'autres auteurs (GAUTHIER-CLERC 1991; GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1993; SANIGA 1995). La mousse et les herbes que nous avons pu distinguer dans les matériaux transportés sont déjà connus comme éléments constitutifs du nid de la Mésange charbonnière *Parus major* (LÖHRL 1975; SANIGA 1995), mais pas les lichens, ressource pourtant abondante sur le substrat minéral.

Couvaison

La comparaison des différentes sources traitant du temps passé au nid pendant la couvaison par la femelle montre une certaine variation des valeurs. Celle-ci peut être imputable aux différentes méthodes d'observation, aux tailles des échantillons, ou encore à la disparité des zones géographiques – et donc des conditions climatiques en jeu. De 66 % à 75 % (GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1993; SANIGA 1995), il passe à 88 % dans notre zone d'étude alpine, avec un intervalle moyen de 66,6 min entre deux sorties successives (contre respectivement 16,6 et 30 min).

Nous avons pu montrer que le taux de ravitaillement de la femelle par le mâle s'élevait à 0,9 nourrissage/h, ce qui correspond à la fréquence signalée par HAURI (1978), mais diffère sensiblement des 2,86 nourrissages/h avancés par SANIGA (1995). Cette différence peut être imputable à la taille des échantillons, dans notre cas insuffisante pour prétendre à une bonne représentativité. Si le mode de ravitaillement hors cavité a déjà été décrit (HAURI 1978), nos observations montrent une plus grande diversité de comportements. Celle-ci est probablement liée à la variation dans la configuration de la cavité, elle-même déterminante pour permettre ou non à la femelle d'anticiper l'arrivée de son partenaire, et donc de sortir à sa rencontre.

Élevage des jeunes

La plupart des auteurs mentionnent un séjour

des jeunes au nid compris entre 28 et 30 jours (SANIGA 1995), ce qui s'accorde bien avec les valeurs minimales déduites de nos observations. Cette durée, très longue pour un Passereau de cette taille, pourrait s'expliquer par deux facteurs : d'une part, une faible pression de prédation engendrée par l'inaccessibilité du nid ; d'autre part, la nécessité d'un développement musculaire et nerveux abouti pour permettre un déplacement aisé dans l'environnement rocheux vertical.

Le rythme de nourrissage par les adultes augmente de façon linéaire jusqu'à l'envol. D'autres études ont mis en évidence une telle progression linéaire, cependant suivie d'une stabilisation, voire d'une diminution de la fréquence de nourrissage vers la fin du séjour des jeunes au nid, comme cela a pu être montré chez les mésanges (GRUNDEL 1987; BARBA *et al.* 2009). Dans ce dernier cas, la stagnation de l'effort parental vers la fin de la phase de nidification a notamment été imputée à une réduction de la grandeur des couvées due à la mortalité des jeunes au nid (BARBA *et al.* 2009). Dans le cas du Tichodrome, la progression continue du rythme de nourrissage jusqu'à l'envol se superpose même à l'évolution simultanée du tableau de chasse, marqué par la sélection croissante de grosses proies. Nous ne sommes pas en mesure de dire si l'absence de fléchissement constatée dans l'investissement parental s'explique par une trop faible taille d'échantillon et un manque de puissance statistique, ou par des facteurs biologiques réels, comme une faible mortalité des jeunes au nid.

L'étude du nourrissage par les adultes montre aussi des écarts flagrants entre les sexes. Si dans la première quinzaine de l'élevage, la différence en faveur du mâle s'explique aisément par la présence que la femelle continue à assurer au nid, on constate que cette dernière augmente très fortement son investissement, de façon continue, jusqu'à la fin du séjour des jeunes au nid. Elle supplante le mâle en terme d'intensité de nourrissage entre le 12^e et le 16^e jour, ce qui correspond à la fin de la phase de réchauffement des jeunes. On pourrait s'attendre à ce que la stagnation, voire la diminution de l'intensité de nourrissage par le mâle au fil de la croissance de la nichée, soit compensée par la capture de proies plus grosses, comme cela a été observé chez la Huppe fasciée *Upupa*



C. Luisier

Mâle adulte (en haut) nourrissant un jeune tout juste sorti du nid. 6 juillet 2015.

epops (GUILLOD *et al.* 2016). Ce n'est que partiellement le cas : si le nombre de grosses proies rapportées (papillons de nuit) croît certes au fil de la saison, il ne montre aucune variation en fonction du sexe de l'adulte. Autrement dit, l'augmentation des grosses proies dans les becquées n'est pas propre au mâle.

La répartition discontinue des nourrissages dans le temps, en séquences séparées par des pauses parfois longues, a aussi été constatée ailleurs (SANIGA 1999). Elle peut s'expliquer par l'exploitation ciblée d'une source de nourriture profitable et ponctuellement disponible, ou par une stratégie de nourrissage délibérée de la part des adultes. Quant à la plus grande proportion du mâle aux absences prolongées, aussi remarquée par HAURI (1978), elle est à mettre en relation avec une activité de nourrissage globalement inférieure à celle de la femelle, et avec une possible différence de stratégie de reproduction entre les sexes.

Régime alimentaire Composition

Si la littérature contient des informations sur le régime alimentaire du Tichodrome dans et hors période de reproduction, notre étude constitue à notre connaissance la première du genre à fournir une approche quantitative.

En plus d'être les plus courants avec près d'un tiers (32 %) des captures, les papillons de nuit représentaient aussi les plus grosses proies rapportées. Même si la méthode utilisée ne nous donne pas d'information directe sur la biomasse réelle des proies, nous pouvons affirmer sans risque que cette catégorie constitue la majeure partie de la biomasse consommée par les jeunes, et la ressource alimentaire prioritaire. La préférence pour les Noctuelles avec les ailes arrachées avait déjà été notée par LÖHRL (1975). En plus des papillons de nuit, on avait également déjà rapporté en période de nidification la consommation de papillons de jour, notamment des Petites Tortues, d'Hyménoptères, de Tipulidés, de Syrphidés, de Coléoptères, d'araignées, d'opilions et de cloportes. Des punaises, des Orthoptères, des chenilles, des Plécoptères, des Orthoptères et des fourmis ont également été retrouvés dans le contenu d'estomacs (PELLOW 1971 ; GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1993). La quasi-totalité de ces catégories se retrouvent dans notre étude sur la composition du régime

en période d'élevage des jeunes, qui montre cependant une représentation privilégiée des araignées (14 %) et des Diptères (8 %). Par contre, il n'est nulle part fait mention des Thysanoures, qui constituent pourtant la deuxième catégorie représentée dans les becquées en termes d'abondance (22 %). Leur présence en petits paquets pourrait s'expliquer par les habitudes d'agrégation connues chez ce groupe d'insectes (DELANY 1959), dont les Tichodromes savent apparemment tirer profit.

Toutes les proies capturées par les Tichodromes vivent dans les falaises ou dans leurs abords directs. La plupart d'entre elles passent leur journée directement dans les fissures des rochers, comme les papillons de nuit, les Thysanoures voire les araignées, soit les proies principales de l'espèce dans notre zone d'étude. De ce fait, elles sont généralement inaccessibles aux autres oiseaux dépourvus du bec allongé du Tichodrome, qui permet à ce dernier de déloger les invertébrés jusque dans les plus petites anfractuosités de la paroi. Comme ces trois types de proies représentent à elles seules plus des deux tiers du contenu des becquées, le Tichodrome tire majoritairement parti de ressources qu'il est le seul à pouvoir atteindre. Cette exclusivité d'accès à la nourriture sur un substrat spécifique pourrait être comparée à celle dont bénéficient, en contexte forestier, les grimpeaux dont le Tichodrome est phylogénétiquement assez proche (ZHAO *et al.* 2016).

La variété des proies rapportées reflète également l'opportunisme du Tichodrome, pouvant se rapprocher d'autres milieux voire y faire de brèves incursions en fonction des conditions offertes par l'environnement local. En effet, même si les proies typiques des parois rocheuses dominant, d'autres insectes affiliés aux milieux adjacents comme la pelouse alpine (Orthoptères) ou les cours d'eau (Trichoptères et Plécoptères) figurent au menu des nichées. Ces proies sont principalement capturées à l'interface entre l'environnement rocheux et les biotopes voisins.

La présence de petits escargots dans les becquées apportées aux jeunes s'explique probablement par le rôle de complément alimentaire joué par le calcium de leur coquille. Constituant de loin les plus petites proies rapportées, une bonne partie d'entre eux ont donc pu passer inaperçus lors du comptage sur la base des



C. Luisier

Femelle de Tichodrome *Tichodroma muraria* transportant des Thysanoures et un opilion pour les jeunes au nid. 28 juin 2015.

photographies. Ce biais potentiel de détection en relation avec la taille des proies, imputable à notre méthode de relevé, pourrait également s'appliquer à d'autres catégories de proies de dimension similaire, voire encore inférieure.

Variation du régime alimentaire

Si la composition du régime présente un tableau assez fixe entre les différents sites, certaines variations montrent que le Tichodrome s'adapte aux conditions et aux ressources alimentaires locales. Il peut notamment réagir en cas d'abondance subite d'un type de proie, comme l'émergence de Trichoptères en contexte de cours d'eau, ce qui fait de lui une espèce partiellement opportuniste malgré sa haute spécialisation morphologique.

La représentation des Thysanoures dans les becquées décroît au fil du temps, alors que celle des papillons de nuit suit un cours inverse. Cette évolution croisée peut s'expliquer de différentes manières. Premièrement, il se pourrait que les adultes opèrent une sélection sur la

taille des proies. De cette façon, la biomasse des proies apportées augmente avec l'âge des jeunes et donc les besoins énergétiques, tendance à laquelle se superpose l'augmentation de la fréquence de nourrissage. Deuxièmement, cette évolution pourrait aussi s'expliquer par une variation dans la disponibilité des deux catégories de proies au fil de la saison de reproduction, en lien avec leur phénologie propre. Les papillons de nuit étant des insectes holométaboles, ils ne sont disponibles qu'une fois le stade adulte atteint, durant la phase de nourrissage des jeunes; les Thysanoures, amétaboles, suivent un développement direct sans métamorphose, et représentent de ce fait une offre peut-être plus stable dans le temps.

Enfin, la tendance non significative de la diminution des araignées – proies de taille petite à moyenne, amétaboles comme les Thysanoures – en cours d'élevage pourrait s'expliquer par une taille d'échantillon trop faible, mais cette hypothèse resterait à être validée.

Activité de chasse

Le fait que, chez certains couples, les deux sexes n'exploitent pas les mêmes secteurs (HAURI 1978; SANIGA 2002) permet d'agrandir leur domaine vital. Au sein de celui-ci, les plus longs déplacements effectués par le mâle sont aussi à mettre en lien avec des pauses plus importantes lors des nourrissages au nid. SANIGA (1995) signale qu'un mâle nourrissait deux femelles couvant en même temps. L'hypothèse de mâles s'occupant simultanément de deux nichées s'accorderait très bien avec de grands déplacements et de longues absences à répétition, mais ce point mériterait des investigations supplémentaires.

Dans certains cas, nous avons aussi relevé que le couple pouvait chasser à proximité directe du nid, ce qui permettait de réduire le temps entre les nourrissages (LÖHRL 1975). Même si des données quantitatives nous manquent, les zones de chasse lors des pauses de nourrissage semblaient plus éloignées du nid que celles utilisées pendant le ravitaillement des jeunes. Cette stratégie permettrait aux adultes de se nourrir dans des secteurs n'ayant pas encore fait l'objet d'une exploitation intensive, et de préserver les ressources situées proches du nid

en vue d'un nourrissage de la nichée à moindre effort. Les zones de chasse parfois différentes exploitées par le mâle et la femelle pourraient avoir pour but de minimiser la concurrence entre les sexes. Quant à la méthode de prospection séquentielle de chaque zone de chasse au sein du territoire, elle pourrait permettre à l'oiseau de tirer le maximum de ressources d'un secteur par rapport à l'effort de prospection. Lorsque ce ratio deviendrait trop faible suite aux captures déjà effectuées, il réorienterait sa quête.

Conclusion

Même s'il suscite la fascination unanime des observateurs d'oiseaux lorsqu'il papillonne sur les rochers en dévoilant le rouge-carmin de ses ailes, le Tichodrome échelette n'en demeure pas moins une espèce discrète et mal connue, notamment en raison de son habitat minéral souvent inaccessible. Les connaissances sur sa répartition restent peu précises et son écologie comporte encore de nombreuses zones d'ombre. Cette étude constitue donc un pas supplémentaire pour apporter de nouveaux éclairages sur cet oiseau aussi spectaculaire



C. Luisier

Jeune Tichodrome *Tichodroma muraria* venant de s'envoler. Noter le bec court et peu arqué, le plumage uniforme gris terne et les reste de duvet sur la tête. 6 juillet 2015.

que mystérieux, principalement en ce qui concerne son régime alimentaire en période de nourrissage des jeunes. Si la mise en lumière de la consommation de papillons de nuit et de Thysanoures comme proies principales amène de nouveaux jalons dans la compréhension de l'espèce, de nombreuses questions restent encore en suspens. Nous ne savons par exemple presque rien de la façon dont les adultes sélectionnent les proies ramenées au nid. Avec toutes les difficultés méthodologiques que cela suppose, il serait intéressant de pouvoir comparer le tableau de proies ramenées aux jeunes à la disponibilité de ces dernières dans le territoire du couple. Cela permettrait de démontrer si la sélection des proies se fait en fonction de leur abondance sur les sites, ou en fonction de critères de sélection par les adultes, par exemple la biomasse – ce que l'utilisation majoritaire de gros papillons de nuit tendrait à montrer.

Des connaissances précises font aussi défaut dans le domaine de la sélection et de l'utilisation de l'habitat. En tant qu'espèce de montagne, le Tichodrome est potentiellement soumis plus que la moyenne aux puissantes modifications climatiques en cours (MAGGINI *et al.* 2014; SCRIDEL *et al.* 2017; SCRIDEL *et al.* 2018; STRINELLA *et al.* 2020), qui laissent planer des incertitudes sur son avenir alpin. Ici aussi, des recherches ciblées seraient nécessaires pour mieux comprendre la niche écologique d'une espèce dont la distribution s'étend de la zone méditerranéenne aux massifs montagneux du centre de l'Europe. Aux changements climatiques se superpose aussi l'impact croissant des activités de loisirs dans un habitat qui était jusqu'ici resté vierge de dérangements humains. L'interaction de ces nouveaux facteurs est-elle à même de fragiliser ou de compromettre la présence du Tichodrome sur certains sites? Les questions ouvertes sont encore nombreuses, auxquelles seule une meilleure connaissance de l'espèce permettra de répondre.

Remerciements

Nos remerciements vont tout d'abord à Yannick Chittaro pour son aide précieuse dans l'identification des proies; à Bertrand Posse, Christian Marti, Miroslav Saniga et Michel Galliker pour leur aide dans la recherche de références, Jérôme Fournier pour son aide complémentaire dans l'identification des insectes,

Julia Wildi pour ses remarques et la mise à disposition d'illustrations, Isabelle Henry, Bastien Guibert, Alain Jacot et Lukas Jenni pour leur relecture et conseils, Laura Bosco pour son aide portant sur les statistiques bayésiennes, et au comité de relecture de *Nos Oiseaux*. Raphaël Arlettaz a appuyé le travail de terrain en mettant gracieusement à notre disposition les ressources de la *Division de Biologie de la conservation de l'Université de Berne*. Les images des graphiques sont issues de flaticon.com.

Résumé Habitat, reproduction et régime alimentaire du Tichodrome échelette *Tichodroma muraria* dans le sud-ouest des Alpes suisses.

Ce travail porte sur la nidification du Tichodrome échelette dans la région qui s'étend du Chablais au Valais central. L'accent principal est mis sur l'étude du nourrissage des jeunes durant leur séjour au nid, notamment sur la base de l'identification des proies apportées par les adultes. D'autres éléments tels que l'habitat, la phénologie de reproduction et le comportement sont aussi abordés. Les données sont toutes issues d'observations de terrain réalisées de 2014 à 2017. La description des falaises repose sur 21 sites occupés par l'espèce entre 650 et 2640 m, dont 12 ont aussi servi au suivi de la reproduction. Les données relatives au nourrissage des jeunes reposent quant à elles sur un échantillon de 11 nichées différentes. Dans la majorité des cas, le Tichodrome a choisi des falaises de hauteur supérieure à 100 m et exposées au sud pour la construction de son nid, souvent situé à proximité du pied de la paroi. L'offre en fissures, la végétalisation des parois, la présence d'eau ainsi que la disponibilité en éboulis sont à prendre en compte pour la caractérisation de l'habitat. La période de reproduction observée s'étendait du 25 mars au 12 août, avec des dates de couvaison réparties entre le 7 mai et le 12 juillet. Durant l'élevage des jeunes, la fréquence de nourrissage par les adultes augmentait de façon linéaire, avec une moyenne passant de 4,5 proies par heure juste après l'éclosion à 9,7 proies par heure en fin de nidification. Au fil de la croissance de la nichée, les femelles ont constamment élevé leur fréquence de nourrissage, dépassant l'activité des mâles à partir du 15^e jour après l'éclosion. Au total, 54 % des nourrissages observés ont été effectués par les femelles. 3781 proies ramenées au nid ont pu être identifiées sur la base de photographies, et classées en 15 catégories distinctes. En termes d'abondance, les papillons de nuit (32 %) venaient en première place, suivis par les Thysanoures (22 %), les araignées (14 %) et les Diptères (8 %). La proportion des papillons de nuit augmentait significativement avec l'âge des jeunes, alors que celle des Thysanoures sui-



C. Luisier

Mâle de Tichodrome *Tichodroma muraria* (à droite) nourrissant la femelle (à gauche) à l'entrée du nid pendant la phase de couvaison. 18 juin 2016.

vait une tendance inverse. Si les données récoltées permettent de mieux cerner les exigences écologiques de l'espèce, les connaissances actuelles doivent encore être largement étoffées, dans un contexte de modification rapide des conditions environnementales et climatiques.

Zusammenfassung Lebensraum, Fortpflanzung und Nestlingsnahrung des Mauerläufers *Tichodroma muraria* im Südwesten der Schweizer Alpen. In den Jahren 2014 bis 2017 wurden zwischen

dem Chablais und dem Zentralwallis die Brutbiologie und die Nestlingsnahrung des Mauerläufers untersucht. An 21 Brutfelsen, die in Höhen zwischen 650 und 2640 m ü. M. lagen, wurde der Lebensraum beschrieben, an 12 Bruten konnte deren Verlauf genau verfolgt werden und an 11 Bruten wurden die von den Altvögeln herbeigeschafften Beutetiere bestimmt. Die Hälfte aller Nester lag an südexponierten, über 100 m hohen Felsen, oft im untersten Teil der Felswände. Folgende Strukturen schienen die Wahl der Nistplätze

zu beeinflussen: das Angebot an Felsspalten, Geröll, Felsvegetation sowie Wasserriesel in der Felswand. Die Bruten wurden vom 25. März bis zum 12. August verfolgt. Die früheste Bebrütung der Eier begann am 7. Mai. Sie dauerte in einem Fall bis zum 12. Juli. Im Laufe der Jungenaufzucht brachten die Altvögel immer mehr Beutetiere: Kurz nach dem Schlüpfen der Jungen waren es pro Stunde 4.5 Beutetiere, am Ende der Brutzeit 9.7 Beutetiere. Insgesamt erfolgten 54 % der beobachteten Fütterungen durch das Weibchen. Zu Beginn fütterten jeweils vor allem die Männchen, mit der Zeit immer häufiger auch die Weibchen und ab dem 15. Lebenstag der Jungen vorwiegend die Weibchen. Mittels Fotos konnten 3781 Beutetiere identifiziert und jeweils einer von 15 Kategorien zugeordnet werden. Die häufigsten Gruppen waren Nachtfalter (32 %), Borstenschwänze (22 %), Spinnen (14 %) und Zweiflügler (8 %). Mit zunehmendem Alter der Nestlinge stieg der Anteil an Nachtfaltern, während der Anteil an Borstenschwänzen abnahm. Die gewonnenen Resultate erlauben es zwar, die ökologischen Ansprüche des Mauerläufers besser zu verstehen. Die anstehenden Umwelt- und Klimaveränderungen erfordern jedoch noch bessere Kenntnisse über diese emblematische Art. (Übersetzung: A. Aebischer)

Summary Habitat, breeding and food resources of Wallcreepers *Tichodroma muraria* in the south-western Swiss Alps. This study concerns Wallcreeper breeding in an area from the Chablais to central Valais. The observations of chick feeding are based

on 11 different broods. The emphasis has been on the study of the feeding of the young while in the nest and in particular the identification of prey items brought to the nest by the adults. Other elements such as habitat, breeding phenology, and comportment are also discussed. Normally Wallcreepers choose south facing cliff faces having a height of at least 100m and make their nests towards the base of the cliff face. Other aspects taken into account are the availability of cracks, vegetation, and the presence of water with scree below the rock face. The overall breeding period lasts from 25 March to 12 August with brooding taking place between 7 May and 12 July. While the young are being raised the feeding frequency goes from 4.5 prey items per hour just after hatching to 9.7 items per hour at the end of the breeding period. As the young grow the females were seen to continuously increase their feeding frequency and overtook that of the male from the 15th day after hatching. Over the total period the females were found to have carried out 54 % of the feeding. 3781 prey items were identified on the base of photographs and split into 15 categories. With respect to quantities Moths (32 %) were in first place followed by Thysanura (22 %), Spiders (14 %), and Diptera (8 %). The proportion of Moths increased significantly with the age of the young while that of Thysanura decreased at the same time. While the data collected provide an overview of the overall ecological requirements of the species much more information is needed in the light of rapid changes in the environment and climate. (Translation: M. Bowman)

Bibliographie

- AYÉ, R., V. KELLER, W. MÜLLER, R. SPAAR & N. ZBINDEN (2011): Révision 2010 de la liste rouge et des espèces prioritaires de Suisse. *Nos Oiseaux* 58: 67-84.
- BARBA, E., F. ATIENZAR, M. MARIN, J. S. MONRÓS & J. A. GIL-DELGADO (2009): Patterns of nestling provisioning by a single-prey loader bird, Great Tit *Parus major*. *Bird Study* 56: 187-197.
- BATES D., M. MAECHLER, B. BOLKER & S. WALKER (2015): Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *J. Stat. Softw.* 67: 1-48.
- BURRI, M. (1987): *Les Roches*. Coll. Connaître la nature en Valais. Éditions Pillet, Martigny.
- DELANY, M. J. (1959): Group formation in the thysanura. *An. Behav.* 7: 70-75.
- FOURNIER, J. (2011): La faune et la flore de la falaise. *Les échos de Saint-Maurice* 23: 112-121.
- GAUTHIER-CLERC, M. (1991): Le Tichodrome échelette nicheur dans le Jura français. *Nos Oiseaux* 41: 237-246.
- GELMAN, A & Y-S. SU (2015): arm : Data Analysis using Regression and Multilevel/hierarchical models. Available: <http://CRAN.R-project.org/package=arm>.
- GÉROUDET, P. (1994): Le Tichodrome échelette (*Tichodroma muraria*) dans le Jura suisse: répartition des nicheurs. *Nos Oiseaux* 42: 379-410.
- GÉROUDET, P. (2010): *Les passereaux d'Europe*. 5^e édition, revue et augmentée par M. Cuisin. Delachaux et Niestlé SA, Paris.
- GONSETH, Y., T. WOHLGEMUTH, B. SANSONNENS & A. BUTTLER (2001): Les régions biogéographiques de la Suisse – Explications et division standard. *Cahier de l'environnement* 137. Office fédéral de l'environnement, des forêts et du paysage, Berne.

- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. & K. M. BAUER (1993): *Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd 13/III. Passeriformes (4. Teil)*. Haffer, J.: *Tichodromadidae* – Mauerläufer: 880-881 & LÖRHL, J. (1993): *Tichodroma muraria* – Mauerläufer: 881-918. Aula-Verlag GmbH, Wiesbaden.
- GRUNDEL, R. (1987): Determinants of nestling feeding rates and parental investment in the mountain chickadee. *The Condor* 89: 319-328.
- GUILLOD, N., R. ARLETTAZ & A. JACOT (2016): Impact of spatial variation of a crucial prey, the molecricket, on hoopoe territory occupancy and reproduction. *J. Avian Biol.* 47: 697-705.
- HAURI, R. (1978): Beiträge zur Brutbiologie des Mauerläufers *Tichodroma muraria*. *Ornithol. Beob.* 75: 173-192.
- KNAUS, P., S. ANTONIAZZA, S. WECHSLER, J. GUÉLAT, M. KÉRY, N. STREBEL & T. SATTLER (2018): *Atlas des oiseaux nicheurs de Suisse 2013-2016. Distribution et évolution des effectifs des oiseaux en Suisse et au Liechtenstein*. Station ornithologique suisse, Sempach.
- KUZNETSOVA, A., P. B. BROCKHOFF & R. H. B. CHRISTENSEN (2017): ImerTest Package: Tests in Linear Mixed Effects Models. *J. Stat. Softw.* 82: 1-26.
- LÖHRL, H. (1975): Brutverhalten und Jugendentwicklung beim Mauerläufer (*Tichodroma muraria*). *J. Ornithol.* 116: 229-262.
- MAGGINI, R., A. LEHMANN, N. ZBINDEN, N-E. ZIMMERMANN, J. BOLLIGER, B. SCHRÖDER, R. FOPPEN, H. SCHMID, M. BENISTON & L. JENNI (2014): Assessing species vulnerability to climate and land use change: the case of the Swiss breeding birds. *Divers. Distrib.* 20: 708-719.
- MAUMARY, L., L. VALLOTTON & P. KNAUS (2007): *Les oiseaux de Suisse*. Station ornithologique Suisse, Sempach et *Nos Oiseaux*, Montmolin.
- PELLOW, K. (1971): Analysis of pellet from Dorset Wallcreeper. *Brit. Birds* 64: 80-81.
- SANIGA, M. (1995): Recent knowledge of the breeding biology of Wallcreeper (*Tichodroma muraria*) in Malá and Vel'ká Fatras mts. Slovakia. *Sylvia* 31: 26-37.
- SANIGA, M. (1999): An ecological and ethological study of Wallcreeper (*Tichodroma muraria*) in the Slovak Carpathians. *Folia Zoologica* 2: 1-45.
- SANIGA, M. (2002): Foraging habits of the Wallcreeper *Tichodroma muraria*. *Vogelwelt* 123: 161-164.
- SANIGA, M. (2004): Features of the Wallcreeper *Tichodroma muraria* breeding habitat in the West Carpathians. *Monticola* 9: 222-227.
- SCHMID, H., R. LUDER, B. NAEF-DAENZER, R. GRAF & N. ZBINDEN (1998): *Atlas des oiseaux nicheurs de Suisse. Distribution des oiseaux nicheurs en Suisse et au Liechtenstein en 1993-1996*. Station ornithologique Suisse, Sempach.
- SCRIDEL, D., G. BOGLIANI, P. PEDRINI, A. IEMMA, A. VON HARDENBERG & M. BRAMBILLA (2017): Thermal niche predicts recent changes in range size for bird species. *Clim. Res.* 73: 207-216.
- SCRIDEL, D., M. BRAMBILLA, K. MARTIN, A. LEHIKONEN, A. IEMMA, A. MATTEO, S. JÄHNIG, E. CAPRIO, G. BOGLIANI, P. PEDRINI, A. ROLANDO, R. ARLETTAZ & D. CHAMBERLAIN (2018): A review and meta-analysis of the effects of climate change on Holarctic mountain and upland bird populations. *Ibis* 160: 489-515.
- SENMANN, P. (1988): Une nichée tardive de Tichodrome échelette, *Tichodroma muraria*, en Savoie. *Nos Oiseaux* 39: 417.
- STRINELLA, E., D. SCRIDEL, M. BRAMBILLA, C. SCHANO & F. KORNER-NIEVERGELT (2020): Potential sex-dependent effects of weather on apparent survival of a high-elevation specialist. *Sc. Rep.* 10: 8386.
- ZHAO, M., P. ALSTRÖM, U. OLSSON, Y. QU & F. LEI (2016): Phylogenetic position of the Wallcreeper *Tichodroma muraria*. *J. Ornithol.* 157: 913-918.

Célestin Luisier, Routes des Sautes 80, CH-1913 Saillon, celestin.luisier@netplus.ch
Stéphane Mettaz, Division de Biologie de la conservation, Institut d'Ecologie et d'Evolution,
Université de Berne, Baltzerstrasse 6, CH-3012 Berne, mettaz.stephane@mycable.ch
Jean-Nicolas Pradervand, Station ornithologique suisse, Antenne valaisanne,
Rue du Rhône 11, CH-1950 Sion, Jean-Nicolas.Pradervand@vogelwarte.ch
Emmanuel Revaz, Station ornithologique suisse, Antenne valaisanne,
Rue du Rhône 11, CH-1950 Sion, Emmanuel.Revaz@vogelwarte.ch