



HAL
open science

Morpho-sédimentologie des sites naturels littoraux colonisés par l'Hirondelle de rivage (*Riparia riparia*)

Jérôme Fournier, Alexandre Corbeau, Patrick Le Mao

► **To cite this version:**

Jérôme Fournier, Alexandre Corbeau, Patrick Le Mao. Morpho-sédimentologie des sites naturels littoraux colonisés par l'Hirondelle de rivage (*Riparia riparia*). *Revue d'Écologie*, 2016, 71 (1), pp.68-81. hal-03530354

HAL Id: hal-03530354

<https://hal.science/hal-03530354>

Submitted on 17 Jan 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

MORPHO-SÉDIMENTOLOGIE DES SITES NATURELS LITTORAUX COLONISÉS PAR L'HIRONDELLE DE RIVAGE (*RIPARIA RIPARIA*)

Jérôme FOURNIER^{1*}, Alexandre CORBEAU² & Patrick LE MAO³

¹ CNRS, UMR 7208 BOREA, Muséum National d'Histoire Naturelle, 61 rue Buffon, CP53. F-75005 Paris. E-mail: fournier@mnhn.fr

² Université de Rennes 1, UFR Sciences de la Vie et de l'Environnement, Campus de Beaulieu, 263 avenue du Général Leclerc, CS 74205. F-35042 Rennes cedex. E-mail: alexandre.corbeau@hotmail.fr

³ IFREMER, LER, 38 rue du Port Blanc. F-35800 Dinard. E-mail: patrick.le.mao@ifremer.fr

* Auteur correspondant

SUMMARY.— *Morpho-sedimentology of coastal natural sites colonized by Sand Martin (Riparia riparia).*— The Sand Martin or Bank Swallow *Riparia riparia* returns annually to a same site to establish a colony. These sites are natural or anthropogenic origin but are still subject to permanent changes. The species is characterized by its ability to dig tunnels in which it carries out its reproductive cycle. Several authors have attempted to identify the criteria used by the swallows to choose a favourable site to the installation of a colony. Among the many parameters that can help explain the location of colonies, morpho-sedimentary settings have been poorly documented. Among abiotic factors, the composition of the soil particles seems to play an important role in the depth of the tunnels which is directly proportional to the reproductive success. The aim of this article is to contribute to explore the morpho-sedimentary parameters of two colonies localized in coastal area. We investigated the supposed effect of morpho-sedimentary parameters on the presence and layout of tunnels, their depth and if the colonized sites have different characteristics from nearby favourable but not colonized sites. We took into consideration several morphological parameters of the colonies and sampled sediments, which were analysed and compared using statistical tests and linear regression. We show that, in the Bay of Mont Saint-Michel, Bank Swallows do not choose their nesting site depending on the nature of the sediment unlike what was proposed in a previous study on a continental site. For each site, we were only able to find tenuous differences between colonized and no colonized sites. The swallows have all chosen the same sedimentary strata regardless of the site. The choice of this stratum is linked mainly to the limitation of the risk of flooding but also to the fact that the uppermost stratum that supports vegetation is more difficult to be excavated due to the presence of roots and rhizomes. The characteristics of sedimentary material are however structuring in the depth of the tunnels.

RÉSUMÉ.— L'Hirondelle de rivage *Riparia riparia* revient annuellement sur un même site pour y établir une colonie. Ces sites sont naturels ou d'origine anthropique mais toujours soumis à des changements permanents. L'espèce se caractérise par sa capacité à creuser des tunnels dans lesquels elle mène à bien son cycle de reproduction. Plusieurs auteurs ont tenté d'identifier les critères utilisés par les hirondelles pour choisir un site favorable à l'installation d'une colonie. Parmi les nombreux paramètres qui peuvent contribuer à expliquer la localisation des colonies, les paramètres morpho-sédimentaires ont été assez peu documentés. Parmi les facteurs abiotiques, la composition des particules du sol semble jouer un rôle important dans la profondeur des tunnels qui est directement proportionnelle au succès de reproduction. L'objectif de cet article est de contribuer à combler cette lacune à partir de travaux réalisés sur deux colonies situées en domaine littoral. Il s'agit d'étudier l'effet supposé des paramètres morpho-sédimentaires sur la présence et la disposition des tunnels, leur profondeur et si les sites colonisés possèdent des caractéristiques différentes des sites proches, favorables en apparence et pourtant non colonisés. Nous avons pris en considération plusieurs paramètres morphologiques des colonies et effectué des prélèvements sédimentologiques qui ont été ensuite analysés et comparés entre eux à l'aide de tests statistiques et de régressions linéaires. Nous montrons que, en baie du Mont Saint-Michel, les Hirondelles de rivage ne semblent pas choisir leur site de nidification en fonction de la nature du sédiment contrairement à ce que proposait une étude précédente menée sur un site continental. Au sein de chaque site, seules des différences très ténues ont été trouvées entre les secteurs colonisés et ceux qui ne l'étaient pas. Les hirondelles ont toutes choisi la même strate sédimentaire et ce, quel que soit le site. Le choix de cette strate est lié sans doute à la limitation du risque de submersion mais aussi au fait que la strate sommitale qui supporte la végétation est plus difficile à excaver en raison de la présence de racines et de rhizomes. Les caractéristiques du matériel sédimentaire s'avèrent toutefois structurant pour la profondeur des tunnels.

L'Hirondelle de rivage *Riparia riparia* est une espèce migratrice subsaharienne qui revient chaque année en avril sur le même site de nidification pour y établir une colonie (Emlen, 1971 ; Mead, 1979 ; Petersen & Mueller, 1979 ; Cramp, 1988 ; Turner, 2004a). Ces sites peuvent être des versants naturels comme des falaises ou des berges de cours d'eau, tant en domaine continental que littoral (Desbiolles, 2001 ; Seriot & Alvès, 2002). Ces hirondelles choisissent parfois des sites d'origine anthropique comme les gravières et les sablières (Delaunoy, 1982 ; Meier, 2001) mais aussi des trous dans des murs artificiels, des murs de soutènement, voire des tas de sciure ou de copeaux de bois (Hollom, 1943 ; Isenmann, 1962 ; Greenlaw, 1972 ; Ishikawa & Kudo, 1998 ; Mulhauser & Roulet, 1999 ; Mahler, 2003 ; Mulhauser, 2006). Ces quelques exemples illustrent la faculté d'adaptation de cette espèce dans le choix de ses sites de nidification, tant sur leurs localisations que dans la nature même des matériaux qui les constituent. Les sites naturels ou d'origine anthropique qui hébergent les colonies sont soumis à des changements permanents puisqu'ils sont régulièrement détruits et recréés par les dynamiques fluviale ou littorale ou par l'activité de l'homme (extraction de sables par exemple) (Moffatt *et al.*, 2005 ; Girvetz, 2010). La rareté des cours d'eau ou des littoraux peu modifiés en Europe occidentale explique en partie pourquoi les sites naturels favorables à l'espèce sont devenus très localisés, ce qui pose problème pour sa conservation (Girvetz, 2010).

Cette espèce se caractérise par sa capacité à creuser, chaque année, de nouveaux tunnels dans lesquels elle mène à bien son cycle de reproduction. L'action d'excavation des tunnels est une œuvre collective qui dure deux semaines environ (Hickling, 1959 ; Hobson & Sealy, 1987 ; Gérardet, 1988 ; Ghent, 2001b). La stabilité de la température et de l'hygrométrie qui règne dans les tunnels a été reconnue comme un paramètre important pour le succès de l'incubation (Ellis, 1982). Ces conditions imposent aussi que les tunnels nécessitent d'être renouvelés en raison de leur taux élevé d'infestation en parasite qui impactent les couvées (Wickler & Marsh, 1981 ; Birchard, 1984 ; Masan & Kristofik, 1993 ; Kristofik *et al.*, 1994 ; Alves & Bryant, 1998, 2003 ; Szép & Møller, 1999, 2000 ; Ulroan, 2005).

L'Hirondelle de rivage n'est pas la seule espèce d'*Hirundinidae* à creuser des tunnels pour se reproduire puisque l'Hirondelle paludicole *Riparia paludicola*, l'Hirondelle pâle *R. diluta*, l'Hirondelle du Congo *R. congica*, l'Hirondelle à gorge grise *R. chinensis*, l'Hirondelle à collier *R. cincta*, l'Hirondelle fardée *Alopocheidon fucata*, l'Hirondelle à dos blanc *Cheramoeca leucosterna*, l'Hirondelle à croupion gris *Pseudhirundo griseopyga*, l'Hirondelle du Ruwenzori *Psaldoprocne holomelas*, l'Hirondelle de Brazza *Phedina borbonica* et d'autres le font également (Turner, 2004b ; Turner & Rose, 1989 ; Winkler & Sheldon, 1993). Mais *R. riparia* est la seule hirondelle du paléarctique occidental à le faire. Elle partage cette technique avec deux autres espèces, le Martin-pêcheur d'Europe *Alcedo atthis* (*Alcedinidae*) et le Guépier d'Europe *Merops apiaster* (*Meropidae*) (Hansel, 2002). Mis à part le Martin-pêcheur d'Europe, toutes ces espèces ont adopté un comportement grégaire afin d'améliorer leur taux de survie et de reproduction. La vie en colonie permet en effet une surveillance accrue des prédateurs (Hoogland & Sherman, 1976 ; Freer, 1977) et l'éclosion simultanée des jeunes tend à diminuer la prédation (Emlen & Demong, 1975).

Plusieurs auteurs ont tenté d'identifier les critères utilisés par les hirondelles pour choisir un site favorable à l'installation d'une colonie (Jozefik, 1962 ; Hjertaas, 1984 ; Jones, 1987 ; Szép, 1993). En effet, malgré la rareté des sites propices, certains, favorables en apparence, sont délaissés au profit d'autres qui sont sélectionnés. Parmi les nombreux paramètres qui peuvent contribuer à expliquer la localisation des colonies, la proximité d'une ressource trophique par exemple (Bryant & Turner, 1982 ; Nakano *et al.*, 2007), les paramètres morpho-sédimentaires ont été assez peu documentés (Spencer, 1962). Parmi les facteurs abiotiques, la composition des particules du sol semble jouer un rôle important dans la structure physique des tunnels (John, 1991 ; Heneberg, 2001, 2004, 2009 ; Lind *et al.*, 2002), notamment au niveau de leur profondeur

qui semble être directement proportionnelle au succès de reproduction de l'Hirondelle de rivage (Heneberg, 2003).

L'objectif de cet article est de contribuer à combler cette lacune à partir de travaux réalisés sur deux colonies situées en domaine littoral. Les travaux existants ont été menés uniquement en domaine continental sur des berges des cours d'eau ou des lacs, généralement composés de sables grossiers mélangés à des graviers, mais pas sur des sites littoraux comme les dunes ou les prés-salés, composés de matériaux fins à très fins. Il s'agit aussi d'étudier l'effet supposé des paramètres morpho-sédimentaires sur la présence et la disposition des tunnels, leur profondeur et si les sites colonisés possèdent des caractéristiques différentes des sites proches, favorables en apparence et pourtant non colonisés.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

SITES D'ÉTUDES

Le travail de terrain s'est déroulé durant le mois de juillet 2012 sur des sites naturels situés dans la partie estuarienne de la baie du Mont-Saint-Michel (Bonnot-Courtois *et al.*, 2009). Les sites d'études ont été choisis *a priori* pour leurs différences morpho-sédimentaires et d'exposition.

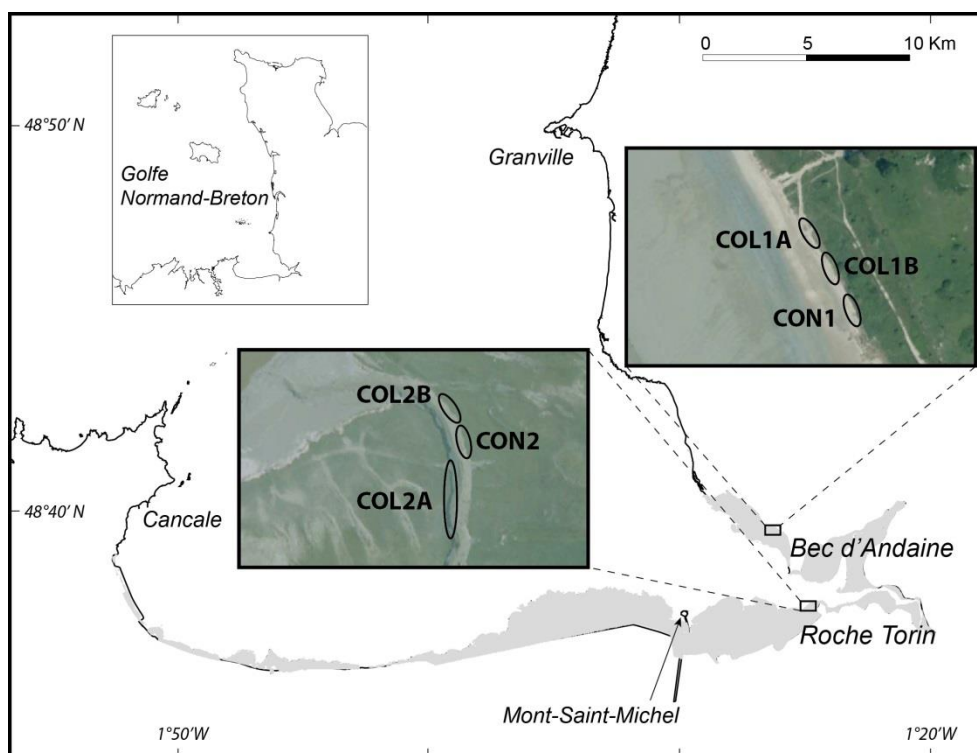


Figure 1.— Localisation des sites d'étude. COL1A, COL1B, COL2A, COL2B : unités colonisées par les Hirondelles de rivage. CON1, CON2 : unités contrôles.

Le premier site se localise sur la commune de Genêts (50) au lieu-dit Bec d'Andaine (Fig. 1). Il s'agit d'un cordon dunaire soumis à une forte érosion due à l'action conjointe de la houle et de la marée. En recul depuis plusieurs années, il est recouvert d'une végétation herbacée typique des dunes dites grises (association à *Festuca* spp, *Poa annua*, *Linum bienne*, *Sedum acre*, *Echium vulgare*, *Centaurea scabiosa*, *Lotus corniculatus*, *Senecio jacobaeae*, *Calystegia soldanella*, *Plantago lanceolata*, *Galium verum littorale*, *Silene vulgaris maritima*, *Eryngium campestre* et *Agropyron junceiforme*). Ce cordon abrite une modeste colonie aux effectifs qui fluctuent dans le temps. 38 entrées de tunnels ont été comptées en

juin 2012 alors qu'en juin 2011, S. Provost (com. pers.) en comptait 102. Les tunnels ne sont pas uniformément distribués, au contraire ils se regroupent en trois unités parmi lesquelles nous avons choisi d'en étudier deux (COL1A et COL1B). Une zone de contrôle (CON1) a été choisie dans la partie du cordon non colonisée par les hirondelles. Cette zone de contrôle possède, en apparence, les mêmes caractéristiques morpho-sédimentaires (nature et texture du sédiment, nombre de strates, présence de végétation au sommet, exposition...) que les secteurs colonisés.

Le second site est localisé sur la commune de Courtils (50) à l'Ouest de la pointe de la Roche Torin (Fig. 1). Il appartient à un ensemble morpho-sédimentaire très répandu en baie du Mont-Saint-Michel puisqu'il s'agit d'une tange (sables très fins carbonatés à éléments vaseux) végétalisée par des prés-salés (nommés aussi herbous) et pâturée par des ovins (association à *Puccinellia maritima*, *Armeria maritima*, *Plantago maritima* et *Poa* sp). Cet espace est soumis à la submersion lors des grandes marées de vives-eaux. La colonie se situe dans la berge d'un méandre de chenal, appelé localement criche, qui se remplit à marée haute et permet la vidange des prés-salés à marée basse. Il s'agit, là encore, d'une petite colonie qui comptait 68 tunnels en juin 2012. Elle comptait 37 entrées de tunnels en mai 2011 et 40 en mai 2010 (S. Provost, com. pers.). Les tunnels sont regroupés en 4 unités. Deux sont situés sur le côté Ouest de la criche et deux autres sur le côté Est. Nous avons choisi une unité située à l'Ouest (COL2A) et une seconde située à l'Est (COL2B). Une zone contrôle (CON2), présentant les mêmes caractéristiques morpho-sédimentaires apparentes, a été choisie au milieu des deux unités sur le côté Est de la criche.

MESURES GÉOMORPHOLOGIQUES ET PRÉLÈVEMENTS SÉDIMENTAIRES

Caractéristiques physiques des sites

Les caractéristiques physiques des sites abritant chaque unité de tunnels et chaque zone contrôle ont été mesurées, à savoir : la hauteur de l'affleurement (HAFF) par rapport à la rupture de pente basale, son exposition (EXPO), le nombre de strates sédimentaires qui le compose (NSTR) et leur hauteur (HSTR) et la largeur du surplomb sommital (LSUR) (Fig. 2). En outre, la distance horizontale du premier au dernier tunnel a été mesurée pour chaque unité (LCOL) (Tab. I).

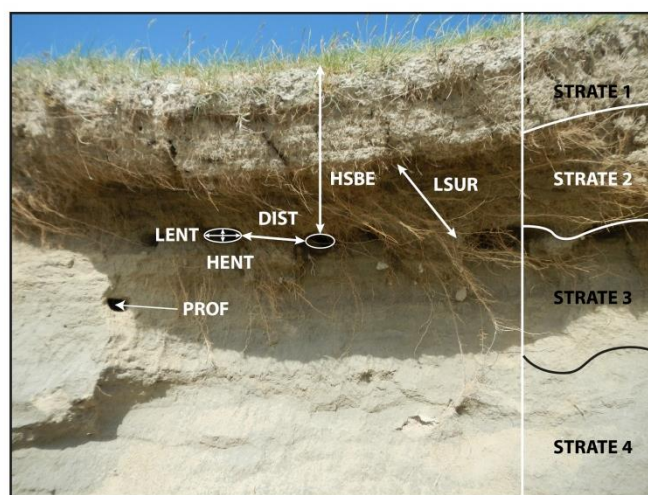


Figure 2.— Caractéristiques physiques des colonies et des tunnels.

Caractéristiques des tunnels

Pour chaque colonie, les données suivantes sont fournies : le nombre de tunnels apparents dans la colonie (NTUN) et le nombre de tunnels occupés (NTUO). Pour chaque tunnel, les mesures suivantes ont été effectuées : la profondeur (PROF), la hauteur (HENT) et largeur (LENT) des entrées, la distance minimale (DIST) au tunnel voisin, la hauteur sous berge (HSBE). La strate dans laquelle les tunnels ont été creusés a aussi été labellisée (Fig. 2 ; Tab. II).

Sédiments des sites colonisés

Trois échantillons de sédiments ont été prélevés au hasard dans chacune des strates sédimentaires des sites hébergeant les colonies et dans les zones contrôles. Chaque prélèvement a été effectué après un rafraîchissement de l'affleurement et stocké dans un pilulier de 30 mm de diamètre et de 70 mm de hauteur.

ANALYSES GRANULOMÉTRIQUES

Les échantillons de sédiments ont été lavés, débarrassés des rhizomes et des racines, puis laissés à décanter au moins 24 h. Les échantillons riches en matière organique ont fait l'objet d'une attaque au peroxyde d'hydrogène (H₂O₂) pendant au moins 96 h de manière à analyser uniquement la matière minérale (Erhart, 1935). La fraction inférieure à 63 µm a été séparée par voie humide, séchée à l'étuve (50°C pendant 24 h) puis pesée à sec. La fraction supérieure à 63 µm a été séchée à l'étuve et tamisée à sec dans une colonne de tamis AFNOR de 2500 µm à 63 µm. Chaque refus de tamis a été pesé grâce à une balance de précision (0,01 gr) (Fournier *et al.*, 2012).

ANALYSES STATISTIQUES

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du programme R (R Development Core Team, 2008).

Localisation différentielle des tunnels dans les colonies

La localisation des tunnels par rapport aux caractéristiques physiques des sites a été testée à l'aide de tests de comparaison de moyennes après vérification de la normalité et de l'homoscédasticité des données (tests de Shapiro et de Bartlett). Des régressions linéaires multiples ont été calculées pour expliquer les variations des profondeurs des tunnels par rapport aux caractéristiques physiques des sites des colonies. Une sélection des variables les plus explicatives a été réalisée préalablement à la régression à l'aide de la procédure *reg.subsets* du package *leaps* de R (Lumley, 2009).

Sédiments des sites colonisés

Les données granulométriques ont été analysées à l'aide du package *G2Sd* sous R (Fournier *et al.*, 2014). Les principales métriques retenues sont la moyenne arithmétique, l'indice de Trask (D₂₅/D₇₅), les pourcentages de classe des sédiments, sables (2,5 mm-63 µm) et vase (< 63 µm). Des tests de comparaison de moyenne ont été calculés pour tester la relation entre les caractéristiques physiques des sites et les données granulométriques (ANOVA et test de Kruskal-Wallis). Ils ont été suivis de tests *post-hoc* (test HSD de Tukey ou test de comparaison multiple non paramétrique à l'aide du package *pgirmess* de R) (Giraudoux, 2015).

RÉSULTATS

Les colonies installées dans les dunes du Bec d'Andaine sont exposées à l'ouest-sud-ouest alors que celles localisées dans les prés-salés de Roche-Torin le sont au sud-ouest et à l'est, puisque les colonies se font face (Tab. I). La hauteur des affleurements qui hébergent les colonies est faible en comparaison avec ceux décrits dans la littérature qui font essentiellement référence aux berges de rivières dépassant parfois plusieurs dizaines de mètres. Les tunnels sont creusés dans des affleurements hauts de 2,5 à moins de 3 mètres dans les dunes du Bec d'Andaine, et dans des berges hautes d'un peu plus d'un mètre dans les prés-salés de Roche Torin. La longueur des colonies est assez réduite, entre 10 et 20 mètres pour tous les sites, 60 mètres pour une des colonies présente dans les berges des prés-salés. Les strates sédimentaires étaient toujours au nombre de 4, sauf une des berges du chenal de marée drainant le pré-salé présentant 3 strates. Tous les tunnels ont été creusés dans l'avant-dernière strate, protégée par la strate sommitale végétalisée et modelée en surplomb, large de 10 à 20 cm dans les dunes du Bec d'Andaine et de 13 à 24 cm dans les prés-salés de Roche Torin.

TABLEAU I

Caractéristiques des colonies étudiées

GROU	EXPO	HAFF	LCOL	NSTR	HSTR	LSUR
COL1A	240	283	15	4	20,75	20,3 (11,2-29,5)
COL1B	250	269	18	4	22,25	9,8 (6,0-13,7)
COL2A	95	114	60	4	14	13,3 (10,4-15,6)
COL2B	225	117	10	3	25	24,4 (18,1-33,5)
Moyenne (IC 95 %)						17,0 (12,7-17,7)

EXPO : Orientation (degrés) ; HAFF : Hauteur de l'affleurement (cm) ; LCOL : Longueur de la colonie (m) ; NSTR : Nombre de strates ; HSTR : Hauteur des strates (moyenne) (cm) ; LSUR : Largeur du surplomb (cm). Les moyennes sont fournies accompagnées

COMPOSITION DU MATÉRIEL SÉDIMENTAIRE DES SITES COLONISÉS

Les dunes du Bec d'Andaine sont composées de sables fins ($x = 223 \mu\text{m}$, IC95% : 198-247 μm) modérément trié (So Trask 1,42 ; Wilcoxon IC95% : 1,28-1,52). La granulométrie du matériel sédimentaire n'est pas différente entre les trois secteurs étudiés (COL1A, COL1B et CON1) (ANOVA $F_{(2,33)} = 0,15$; $p = 0,8$). Le classement des particules est globalement identique entre ces trois sites (KW $p = 0,1$) (Fig. 3). En revanche, les matériaux qui composent les différentes strates diffèrent significativement les unes des autres (ANOVA $F_{(3,32)} = 59,2$; $p < 0,001$) (Fig. 4). La deuxième strate S2 ($x = 219 \mu\text{m}$), celle dans laquelle les tunnels sont creusés, ne diffère pas de la strate supérieure S1 ($x = 230 \mu\text{m}$), mais est significativement différentes des strates inférieures S3 et S4 composés de sables fins ($x = 128 \mu\text{m}$) et de sables moyens ($x = 314 \mu\text{m}$) (Tukey HSD $p < 0,001$). En outre, le sédiment de la strate S3 est significativement moins bien trié que les trois autres (Tukey HSD $p < 0,001$).

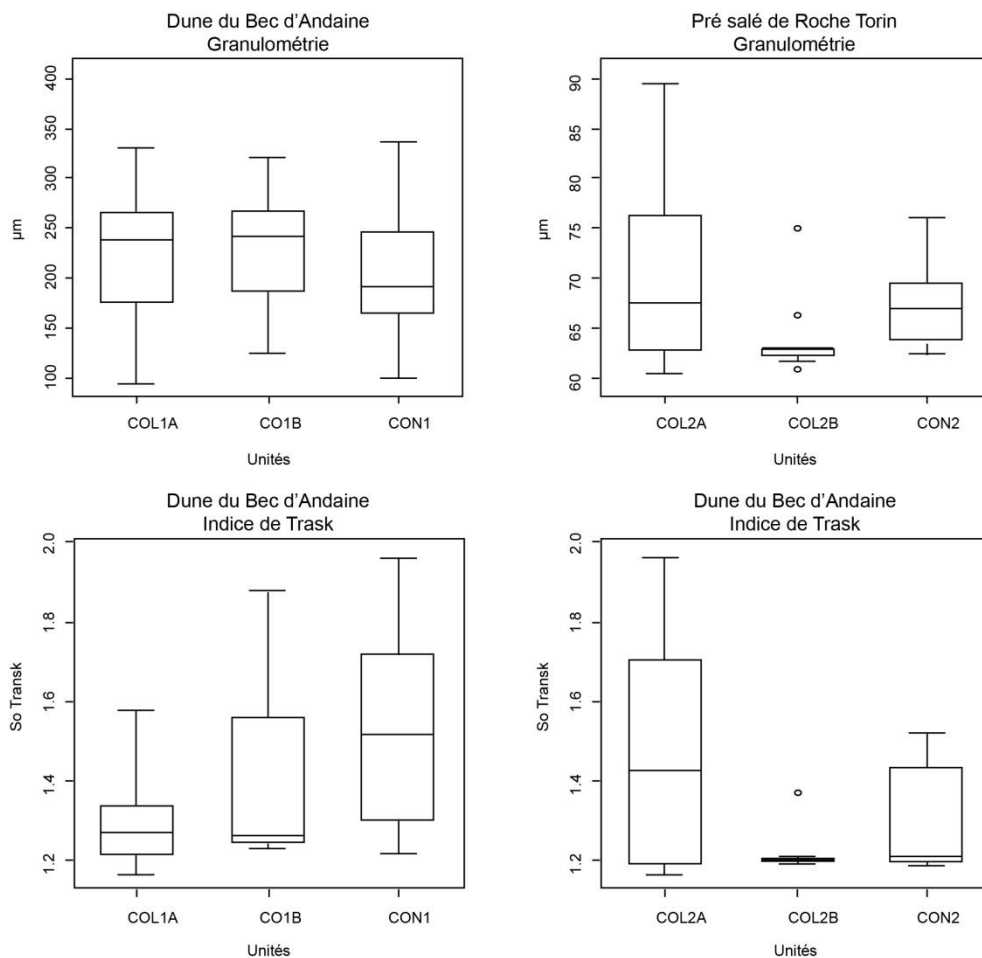


Figure 3.— Granulométrie et indice de tri (So Trask) des sites colonisés.

Tous les tunnels ont été creusés dans la même strate sédimentaire (Fig. 5). A l'intérieur de cette même strate, la granulométrie des sédiments varie significativement (ANOVA $F_{(2,6)} = 23,69$; $p < 0,005$) entre le secteur CON1 et les secteurs COL1A et COL1B, de même que l'indice de tri de Trask (ANOVA $F_{(2,6)} = 198,2$; $p < 0,001$). Le secteur CON1 est en effet composé de sable vaseux

mal trié (So Trask 1,76) alors que les secteurs COL1A et COL1B ne sont composés que de sables fins modérément triés (So Trask 1,24).

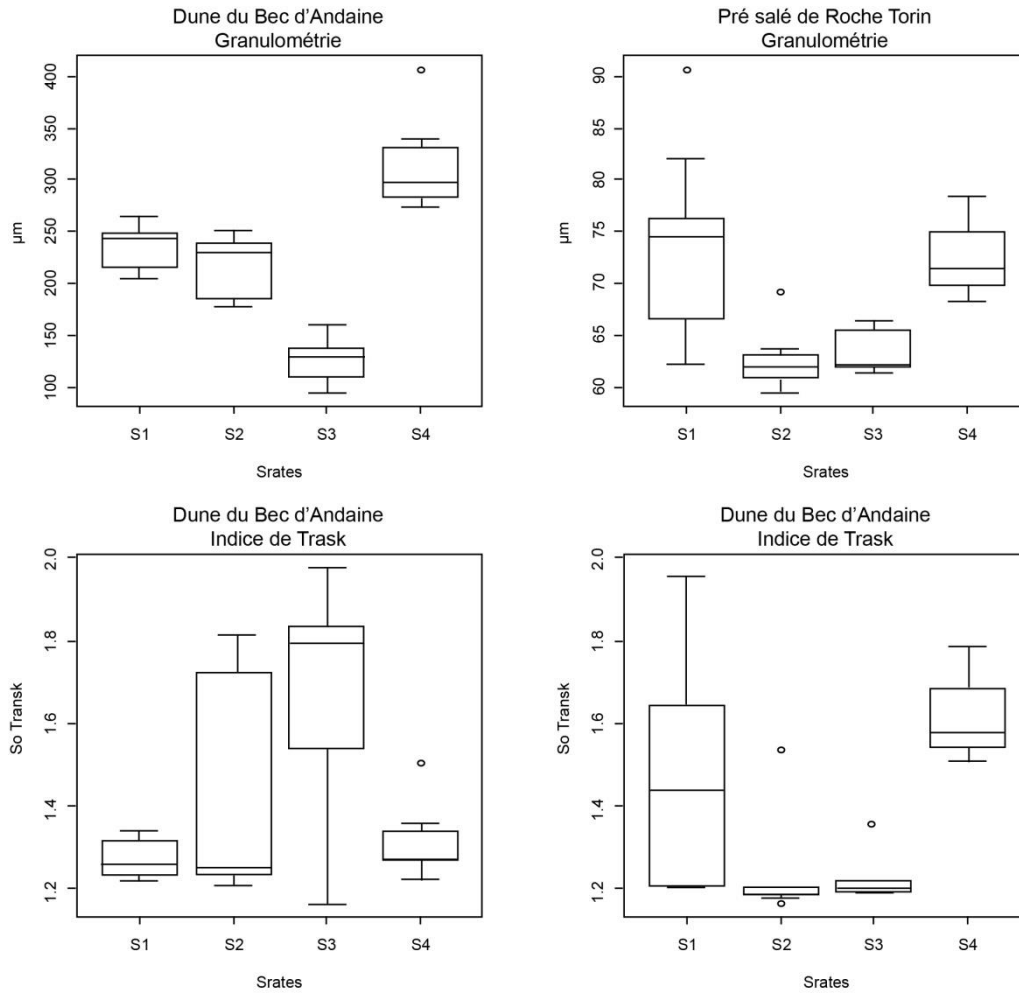


Figure 4.— Granulométrie et indice de tri (So Trask) des strates sédimentaires (Strates).

Les berges des chenaux qui traversent les prés-salés sont composées de sables fins ($x = 67 \mu\text{m}$, Wilcoxon IC95% : 63-69 μm) très bien triés (So Trask 1,12 ; Wilcoxon IC95% : 1,08-1,14). Le matériel sédimentaire ne diffère pas entre les trois sites étudiés (COL2A, COL2B et CON2) tant en granulométrie (KW $\chi^2_{(2)} = 4,24$; $p = 0,1$), qu'en classement (KW $p = 0,2$) (Fig. 3). Là encore, les matériaux qui composent les strates diffèrent significativement les uns des autres (KW $\chi^2_{(3)} = 14024$; $p < 0,01$) (Fig. 4). La strate supérieure S1 ($x = 73 \mu\text{m}$) est la seule qui diffère significativement des autres (KW $p < 0,05$). La strate sous-jacente S2 qui abrite les tunnels ($x = 63 \mu\text{m}$) ne diffère donc pas significativement de la strate basale S3 ($x = 64 \mu\text{m}$) (Fig. 4). La strate S2 diffère de la strate supérieure S1 qui présente un bien meilleur classement des sédiments (KW $p < 0,05$). Les tunnels ont été creusés dans une strate qui ne présente pas de différences granulométriques significatives entre les unités COL2A, COL2B et l'unité contrôle CON2 (ANOVA $p = 0,07$) (Fig. 5). Le matériel sédimentaire correspond ici à une vase sableuse extrêmement homogène (So Trask 1,09).

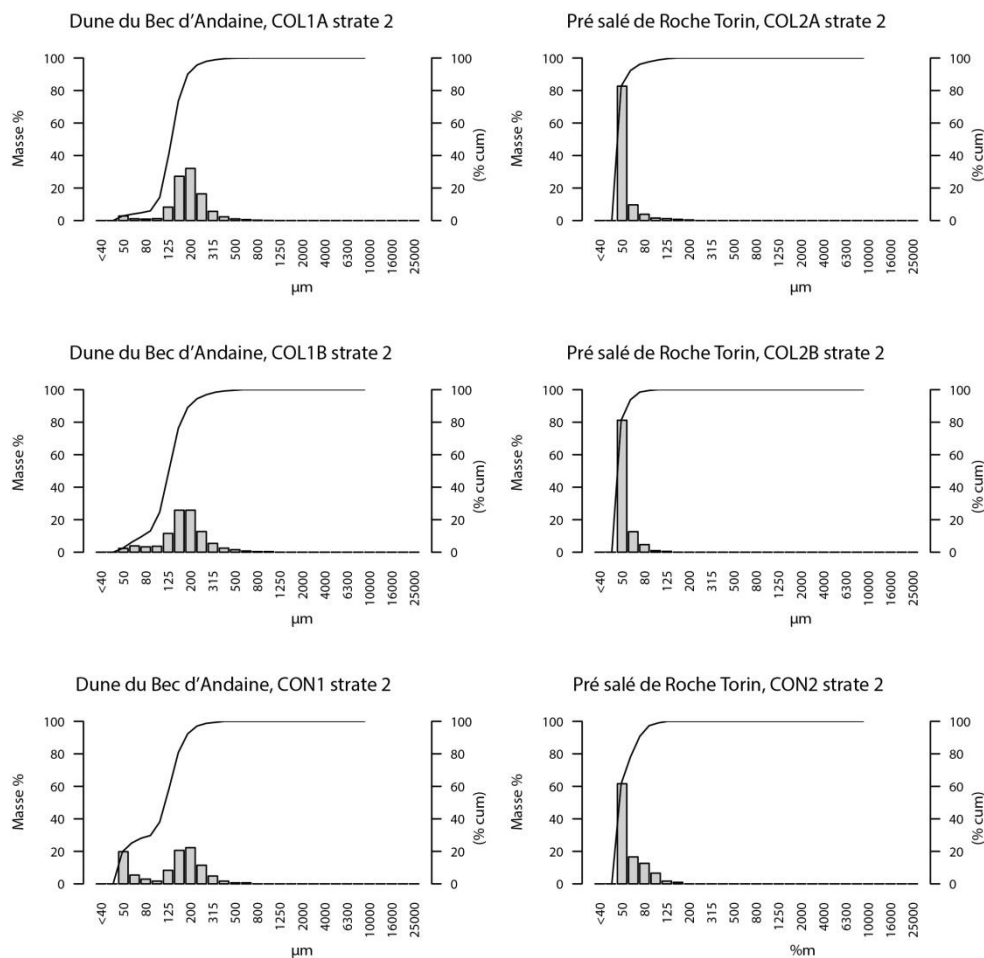


Figure 5.— Courbes granulométriques de la strate 2 dans les deux colonies et sites contrôles.

LOCALISATION DIFFÉRENTIELLE DES TUNNELS EN FONCTION DES SITES

La localisation des tunnels varie significativement entre les unités en fonction de la taille du surplomb ($KW \chi^2_{(3)} = 18,52$; $p < 0,001$). Les groupes COL1A et COL2B sont situés sous des surplombs dont l'avancée est près du double des groupes COL1B et COL2A. La profondeur des tunnels varie très significativement en fonction des unités puisque ceux creusés dans les dunes (COL1A et COL1B) sont moins profonds de près de 25 cm en moyenne ($x = 81,1$ cm) de ceux creusés dans la tange (COL2A, COL2B) des prés-salés ($x = 105,6$ cm) ($ANOVA_{(3,51)} = 17.13$; $p < 0,001$).

La largeur et la hauteur de l'entrée des tunnels sont très largement corrélées ($F_{(1,77)} = 46,92$; $p < 0,001$). L'aire de l'entrée des tunnels est d'autant plus importante que la distance entre les tunnels est réduite ($F_{(1,77)} = 4,16$; $p < 0,05$) et que la hauteur sous berge est importante ($F_{(1,77)} = 4,56$; $p < 0,05$). En revanche, aucune relation n'a pu être mise en évidence entre l'aire de l'entrée des tunnels et la protection liée à la largeur du surplomb. Enfin, les aires des entrées des tunnels des sites occupés ($n = 55$) et apparemment inoccupés ($n = 24$) ne présentent pas de différences significatives ($KW \chi^2_{(1)} = 2,93$; $p = 0,08$).

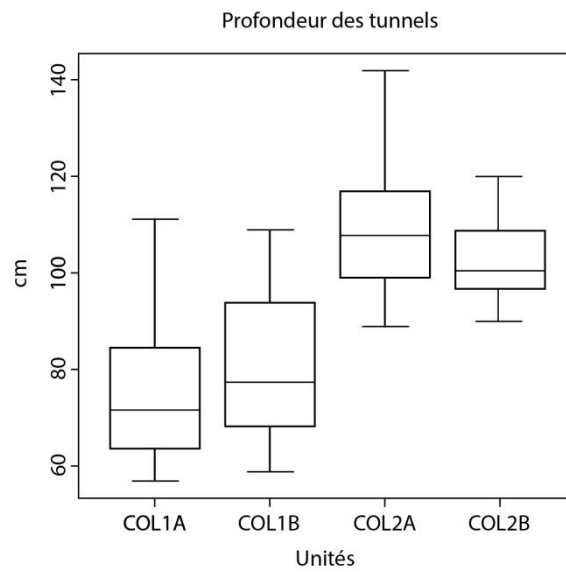


Figure 6.— Profondeur des tunnels en fonction des colonies.

Proportion de sable (>63 μm) et de vase (<63 μm) dans les sédiments de la strate utilisée pour les tunnels des Hirondelles de rivage

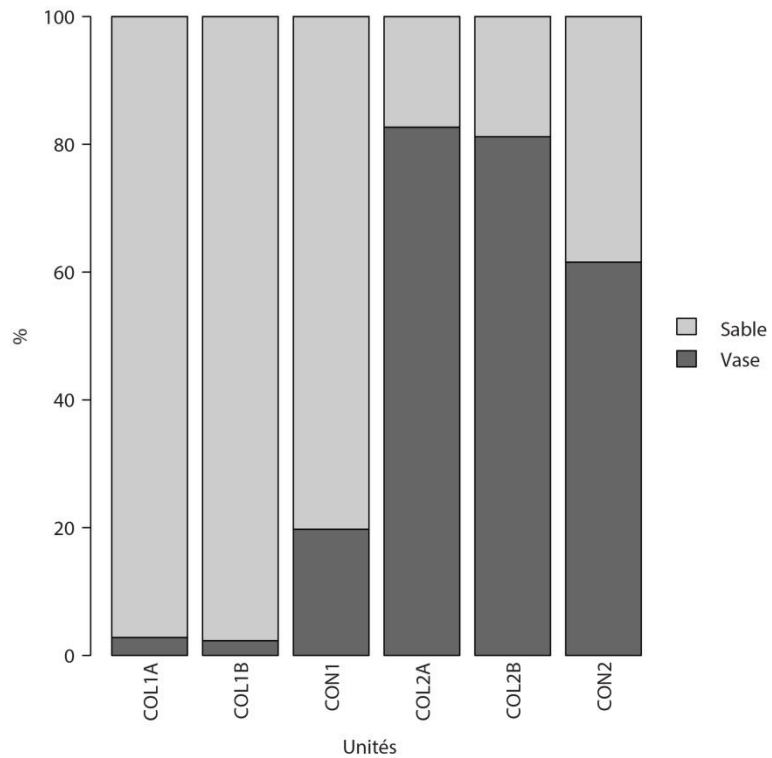


Figure 7.— Proportion de sable (>63 μm) et de vase (<63 μm) dans les sédiments de la strate 2 utilisée pour les tunnels.

La profondeur des tunnels augmente significativement avec le pourcentage relatif de vase dans le sédiment ($p < 0,05$) et décroît significativement avec le tri du sédiment ($p < 0,05$) ($F_{(5, 6)} = 20,77$, $p < 0,01$, $R^2: 0,89$). La validité du modèle de régression linéaire a été vérifiée en contrôlant la normalité des résidus par le test de Shapiro-Wilk ($W = 0,97$, $p = 0,93$) (Figs. 6 & 7).

LOCALISATION DIFFÉRENTIELLE DES UNITÉS DE TUNNELS EN FONCTION DES CARACTÉRISTIQUES DES SITES COLONISÉS

Les deux sites, Bec d'Andaine et Roche Torin, ne diffèrent significativement, dans leur ensemble, que par la distance moyenne entre les tunnels ($KW \chi^2_{(1)} = 4,59$; $p < 0,05$) qui est plus faible dans les colonies des prés-salés que dans celles des dunes sableuses (Tab. II). Il n'existe pas d'autres différences qui pourraient séparer les deux sites d'après les caractéristiques des tunnels si ce n'est leur profondeur comme vu précédemment. En revanche, il est possible de différencier les unités de tunnels. L'aire représentée par l'entrée du tunnel diffère entre les unités ($KW \chi^2_{(3)} = 23,77$; $p < 0,001$). Les aires des entrées de tunnels du groupe COL2B sont presque deux fois plus importantes (43 cm² en moyenne) que celles des autres groupes (19-23 cm²), en étant notamment nettement plus larges. Les distances moyennes entre les tunnels varient significativement entre les unités ($KW \chi^2_{(3)} = 30,87$; $p < 0,001$) comme cela a été montré pour les colonies. L'unité COL2A se distingue nettement des unités COL1B et COL2B en raison d'un éloignement nettement plus important des entrées de tunnels les unes des autres (67 cm environ contre 29 et 20 cm).

TABLEAU II

Caractéristiques des tunnels étudiés

GROU	NTUN	NTUO	PROF	HENT	LENT	DIST	HSBE
COL1A	8	8	76 (61,1-90,8)	3,7 (3,4-4,1)	7,1 (5,7-8,5)	80,0 (10,6-170,6)	34,5 (27,4-41,6)
COL1B	24	16	81,4 (72,9-89,8)	4,2 (3,8-4,5)	7,2 (6,7-7,7)	29,0 (20,0-37,9)	35,0 (30,6-33,6)
COL2A	32	17	108,5 (101,8-115,3)	3,7 (3,4-4,0)	6,8 (6,5-7,1)	67,5 (54,3-78,7)	31,7 (29,5-33,6)
COL2B	15	14	102,0 (97,3-106,8)	5,1 (4,5-5,9)	10,2 (8,3-12,0)	20,6 (10,0-29,2)	35,0 (31,8-35,4)
Moyenne			94,2 (89,1-99,3)	4,1 (3,9-4,4)	7,6 (7,1-8,1)	49,3 (37,0-58,0)	34,0 (31,8-35,4)

NTUN : Nombre de tunnels ; NTUO : Nombre de tunnels occupés ; PROF : Profondeur des tunnels (cm) ; HENT : Hauteur de l'entrée du tunnel (cm) ; LENT : Largeur de l'entrée du tunnel (cm) ; DIST : Distance minimale avec une autre entrée de tunnel (cm) ; HSBE : Hauteur sous berge (cm). Les moyennes sont fournies accompagnées des intervalles de confiance à 95%.

DISCUSSION

En baie du Mont Saint-Michel, les Hirondelles de rivage ne semblent pas choisir leur site de nidification en fonction de la nature du sédiment puisque les colonies ont été trouvées tant dans des dunes à fraction sableuse dominante que dans des berges de chenaux traversant les prés-salés qui sont constituées principalement de sablons fins. Au sein de chaque site, il a été possible de trouver des différences assez ténues entre les secteurs colonisés et ceux qui ne l'étaient pas, bien que proposant des caractéristiques morpho-sédimentaires très proches. Dans les dunes, les secteurs dans lesquels les tunnels ont été creusés possédaient une fraction sableuse plus importante et dans des sédiments mieux triés, donc plus homogènes. Dans les berges des chenaux de prés-salés, les secteurs privilégiés par les hirondelles étaient ceux présentant, là encore, le sédiment le plus homogène, le plus fin et le mieux trié mais aucune différence n'a pu être décelée entre les sites colonisés et non-colonisés.

Les hirondelles ont toutes choisi la même strate sédimentaire et ce quel que soit le site. Les différences qui existent entre la strate sommitale et celle sélectionnée par les oiseaux restent relativement ténues, tant en matière de granulométrie qu'en matière de classement ou encore de teneur en sable. La strate sélectionnée diffère de la strate sous-jacente dans le cas des dunes mais pas dans le cas des prés-salés où, à l'opposé, la strate sélectionnée diffère de la strate supérieure. Le choix de cette strate est lié sans doute à la limitation du risque de submersion mais aussi au fait

que la strate sommitale qui supporte la végétation est plus difficile à excaver en raison de la présence de racines et de rhizomes. Cette strate, plus résistante puisque armée par l'appareil souterrain de la végétation, sert de toit aux tunnels. L'importance d'un surplomb ne permet pas d'expliquer la présence de tunnels puisqu'une grande variété de situations existe au sein des quatre unités étudiées.

Les tunnels sont plus profonds lorsqu'ils sont excavés dans un matériel sédimentaire à forte teneur en particules fines que lorsqu'ils sont creusés dans les dunes. Les profondeurs mesurées sur les deux sites sont similaires à celles des tunnels des colonies d'Amérique du Nord (Garrison, 1998) qui s'étendent généralement de 20 à 100 cm et celles mesurées en Europe centrale par Heneberg (2003). Les caractéristiques du matériel sédimentaire s'avèrent être dans ce cas un paramètre structurant. Une étude complémentaire permettrait de confirmer l'hypothèse que le succès de reproduction est en partie lié à la profondeur des tunnels (Heneberg, 2003). L'intérêt de mener à bien le cycle d'incubation des œufs dans un tunnel a été montré par Ellis (1982). La température de la cavité est en moyenne de 20°C (écarts de 15°C à 25°C) quelle que soit la température extérieure qui était mesurée lors de l'étude menée par Ellis entre 2,5°C et 46,5°C. Les tunnels sont significativement plus proches les uns des autres dans les berges de prés-salés que dans les dunes mais aucune véritable régularité n'a pu être mise en évidence comme le suggère l'étude de Ghent (2001a) réalisée dans un site continental bien différent de ceux étudiés ici. Le matériel sédimentaire, plus vaseux, offre en effet plus de cohésion que le sable. La nature du matériau ne semble pas non plus influencer le diamètre des tunnels ; seule la taille du corps de l'hirondelle (Cramp, 1988) semble contrôler ce paramètre.

Plusieurs études ont eu pour objet la détermination du rôle de la nature du sédiment sur la sélection des sites de nidification de l'Hirondelle de rivage. Stoner (1936) a vraisemblablement été le premier à déterminer visuellement les sédiments des colonies. Lind *et al.* (2002) ont montré que les Hirondelles de rivage nichaient dans 90 % des cas dans des sables fins à moyens (125-500 µm) et dans 10 % seulement des cas dans des sables grossiers (500-1000 µm). Leur étude, menée en Suède, précisait qu'aucun tunnel n'avait été trouvé dans des sédiments plus fins ou plus grossiers que ces deux classes sédimentaires. Le site du Bec d'Andaine appartient bien à la première catégorie (223 µm) mais le site de Roche Torin (67 µm) se distingue nettement. Heneberg (2003) a étudié pendant six années près de 109 colonies installées dans les berges des rivières d'Europe centrale. Cette étude avait retenu 9 classes granulométriques dont deux d'entre elles correspondent aux deux sites de la baie du Mont Saint-Michel à savoir 84-744 µm pour les colonies des dunes du Bec d'Andaine et 28-84µm pour celles des berges des chenaux des prés-salés de Roche Torin. Heneberg (2003) avait tenté sans succès d'établir une relation entre la hauteur, la largeur des tunnels et la hauteur sous berge, ce que notre étude, réalisée dans un tout autre contexte, confirme également.

Les comparaisons entre la nature granulométrique des sédiments des sites colonisés et des sites proches non colonisés et identiques en apparence n'avait pas été menées par ces auteurs. Les résultats obtenus sur le littoral de la Manche montrent que les différentes unités ne présentent que des différences granulométriques très ténues. Heneberg (2001) affirme que la taille du sédiment est le facteur qui détermine le choix des sites de nidification. Cela ne semble pas être le cas dans cette étude qui montre tout le contraire. D'autres critères peuvent certainement entrer en jeu comme la présence dans le sédiment d'une matrice racinaire et rhizomique qui rend plus complexe l'activité d'excavation, le niveau d'exondation, l'inaccessibilité du site face aux prédateurs. Lind (2002) constate lui aussi que les tunnels sont toujours situés le plus haut possible.

Les résultats de cette étude montrent que le choix du site de nidification en Baie du Mont-Saint-Michel des Hirondelles de rivage (*Riparia riparia*) ne semble pas reposer sur des critères morpho-sédimentaires. De plus, ces critères n'expliquent pas non plus les caractéristiques morphologiques propres à chaque tunnel. D'autres types de facteurs, tels que la résistance du sédiment ou le niveau d'eau lors de la période de reproduction, pourraient être testés afin de

compléter cette étude et valider ces hypothèses. Ces autres facteurs pourraient peut-être expliquer le choix de l'endroit de construction du tunnel aux dépens d'un autre et ainsi compléter nos connaissances sur l'écologie de l'Hirondelle de rivage.

REMERCIEMENTS

Les auteurs tiennent à remercier Sébastien Provost (GONm) pour son aide apportée dans le choix des colonies à étudier en baie du Mont-Saint-Michel et Laurent Godet (CNRS) pour avoir assuré la relecture du manuscrit.

RÉFÉRENCES

- ALVES, M.A.S. & BRYANT, D.M. (1998).— Brood parasitism in the Sand Martin, *Riparia riparia*: evidence for two parasitic strategies in a colonial passerine. *Anim. Behav.*, 56: 1323-1331.
- ALVES, M.A.S. & BRYANT, D.M. (2003).— Responses to experimental brood parasitism in Sand Martin, *Riparia riparia*. *Ibis*, 145: 156-159.
- BIRCHARD, G.F., KILGORE, D.L. & BOGGS, D.F. (1984).— Respiratory gas concentrations and temperatures within the burrows of three species of burrow-nesting birds. *Wilson Bull.*, 96: 451-456.
- BONNOT-COURTOIS, C., MAZE, J.P., LE VOT, M., AUGRIS, C., EHRHOLD, A., SIMPLET, L. & BLANCHARD, M. (2009).— *Carte morpho-sédimentaire de la baie du Mont Saint-Michel (Ille-et-Vilaine et Manche) échelle 1.25000*. Eds Quae - IFREMER.
- BRYANT, D.M. & TURNER, A.K. (1982).— Central place foraging by swallows (Hirundinidae): the question of load size. *Anim. Behav.*, 30: 845-856.
- CRAMP, S. (1988).— *The Birds of the Western Palearctic. Vol. V Tyrant Flycatchers to Thrushes*. Oxford University Press, Oxford.
- DELAUNOIS, A. (1982).— Aménagement des falaises d'une sablière occupée par des Hirondelles de rivage (*Riparia riparia*). *Aves*, 19: 231-232.
- DESBIOLLES, P. (2001).— Nidification de l'Hirondelle de rivage *Riparia riparia* en site naturel dans la plaine de la Broye (canton de Fribourg, Suisse). *Nos Oiseaux*, 48: 143-144.
- ELLIS, J.H. (1982).— The thermal nest environment and parental behavior of a burrowing bird, the Bank Swallow. *Condor*, 84: 441-443.
- EMLÉN, S.T. (1971).— Adaptive aspects of coloniality in the Bank Swallow. *Amer. Zool.*, 11: 47.
- EMLÉN, S.T. & DEMONG, N.J. (1975).— Adaptive significance of synchronized breeding in a colonial bird: a new hypothesis. *Science*, 188: 1029-1031.
- ERHART, H. (1935).— *Traité de pédologie : pédologie générale*. Tome 1. Strasbourg : Institut Pédologique.
- FOURNIER, J., BONNOT-COURTOIS, C., PARIS, R. & LE VOT, M. (2012).— *Analyses granulométriques, principes et méthodes*. CNRS, Dinard.
- FOURNIER, J., GALLON, R. & PARIS, R. (2014).— G2Sd: a new R package for the statistical analysis of unconsolidated sediments. *Géomorphologie, relief, processus, environnement*, 14: 73-78.
- FREER, V.M. (1977).— *Colony structure and function in the Bank Swallow Riparia riparia L.* PhD thesis, State University of New-York, Albany, New-York.
- GARRISON, B.A. (1998).— Bank Swallow (*Riparia riparia*). In: California Partners in Flight (ed.). *The Riparian bird conservation plan: a strategy for reversing the decline of riparian-associated birds in California*. http://www.prbo.org/calpif/htmldocs/species/riparian/bank_swallow_acct2.html
- GÉROUDET, P. (1998).— *Les Passereaux d'Europe. Tome 1*. 4ème édition. Paris : Delachaux et Niestlé.
- GHENT, A.W. (2001a).— Regular spatial patterns of bank swallow (*Riparia riparia*) tunnel entrances, with some possible evolutionary implications. *Amer. Midl. Natur.*, 146: 414-423.
- GHENT, A.W. (2001b).— Importance of low talus in location of bank swallows (*Riparia riparia*) colonies. *Amer. Midl. Natur.*, 146: 447-449.
- GIRAUDOUX, P. (2015).— pgirmess: data analysis in ecology. *R package version 1.6.0*, URL <http://CRAN.R-project.org/package=pgirmess>.
- GIRVETZ, E.H. (2010).— Removing erosion control projects increases bank swallow (*Riparia riparia*) population viability modeled along the Sacramento River, California, USA. *Biol. Conserv.*, 143: 828-838.
- GREENLAW, J.S. (1972).— The use of sawdust piles by nesting Bank Swallows. *Wilson Bull.*, 84: 494-496.
- HANSEL, M. (2002).— *Bird nests and construction behaviour*. Cambridge University Press, Cambridge.

- HENEBERG, P. (2001).— Size of sand grains as a significant factor affecting the nesting of bank swallows (*Riparia riparia*). *Biologia*, 56: 205-210.
- HENEBERG, P. (2003).— Soil particle composition affects the physical characteristics of Sand Martin *Riparia riparia* holes. *Ibis*, 145: 392-399.
- HENEBERG, P. (2004).— Soil particle composition of Eurasian kingfishers (*Alcedo atthis*) nest sites. *Act. Zool. Acad. Scient. Hungaricae*, 50: 185-193.
- HENEBERG, P. (2009).— Soil penetrability as a key factor affecting the nesting of burrowing birds. *Ecol. Res.*, 24: 453-459.
- HICKLING, R.A.O. (1959).— The burrow-excavation phase in the breeding cycle of the Sand Martin *Riparia riparia*. *Ibis*, 191: 497-500.
- HJERTAAS, D.G. (1984).— *Colony site selection in Bank Swallows*. MSc thesis, University of Saskatchewan, Saskatoon, Canada.
- HOBSON, K.A. & SEALY, S.G. (1987).— Foraging, scavenging, and other behavior of swallows on the ground. *Wilson Bull.*, 99: 111-116.
- HOLLON, P.A.D. (1943).— Bank Swallows nesting in artificial holes. *Auk*, 60: 270-271.
- HOGLAND, J.L. & SHERMAN, P.W. (1976).— Advantages and disadvantages of Bank Swallow (*Riparia riparia*) colonizability. *Ecol. Monogr.*, 46: 33-58.
- ISENMANN, P. (1962).— À propos d'une colonie artificielle d'Hirondelle de rivage. *Alauda*, 30: 227-228.
- ISHIKAWA, N. & KUDO, N. (1998).— Artificial walls with entrance holes used by nesting kingfishers and Sand Martins. *Ostrich*, 69: 432.
- JOHN, R.D. (1991).— Observations on soil requirements for nesting Bank Swallows, *Riparia riparia*. *The Canad. Field-Natur.*, 105: 251-254.
- JONES, G. (1987).— Colonization patterns in Sand Martins *Riparia riparia*. *Bird Study*, 34: 20-25.
- JOZEFIK, M. (1962).— On the influence of some environment factors on the quantity and distribution of the Sand Martin (*Riparia riparia* L.). *Acta Ornith.*, 69-87.
- KRISTOFIK, J., SUSTEK, Z. & GAJDOS, P. (1994).— Arthropods in nests of the sand martin (*Riparia riparia* Linnaeus, 1758) in south Slovakia. *Biologia*, 49: 683-690.
- LIND, B.B., STIGH, J. & LARSSON, L. (2002).— Sediment type and breeding strategy of the bank swallow *Riparia riparia* in western Sweden. *Ornis Svecica*, 12: 157-163.
- LUMLEY, T. (2009).— leaps: regression subset selection. *R package version 2.9*, URL <http://CRAN.R-project.org/package=leaps>.
- MALHER, F. (2003).— Adaptation de l'Hirondelle de rivage *Riparia riparia* à des sites "très artificiels". *Alauda*, 71(2) : 243-252.
- MASAN, P. & KRISTOFIK, J. (1993).— Mites and ticks (*Acarina*, *Mesostigmata* et *Ixodida*) from the nests of *Riparia riparia* L. in south Slovakia. *Biologia*, 48: 155-162.
- MEAD, C.J. (1979).— Colony fidelity and interchange in the Sand Martin. *Bird Study*, 26: 99-106.
- MEIER, F. (2001).— Problématique de la reproduction de l'Hirondelle de rivage *Riparia riparia* liée à l'exploitation des dernières gravières de basse altitude dans l'Ouest vaudois. In: P.A. Ravussin, A. Barbalat, P. Beaud, O. Biber, L. Maumary, S.P. Parrat & B. Posse (eds.). *Agir pour les oiseaux*. Actes du 39e Colloque interrégional d'ornithologie, Yverdon-les-Bains (Suisse). *Nos Oiseaux suppl.*, 5: 147-150.
- MOFFATT, K.C., CRONE, E.E., HOLL, K.D., SCHLORFF, R.W. & GARRISON, B.A. (2005).— Importance of hydrologic and landscape heterogeneity for restoring bank swallow (*Riparia riparia*) colonies along the Sacramento River, California. *Restor. Ecol.*, 13: 391-402.
- MULHAUSER, B. (2006).— Installation durable d'une population d'Hirondelles de rivage *Riparia riparia* dans une falaise de copeaux de bois. *Nos Oiseaux*, 53: 145-148.
- MULHAUSER, B. & ROULET, S. (1999).— Une colonie d'Hirondelles de rivage *Riparia riparia* dans un mur de soutènement à Areuse NE. *Nos Oiseaux*, 46: 41-43.
- NAKANO, D., AKASAKA, T., KOHZU, A. & NAKAMURA, F. (2007).— Food sources of Sand Martins *Riparia riparia* during their breeding season: insights from stable-isotope analysis. *Bird Study*, 54: 142-144.
- PETERSEN, P.C. & MUELLER, A.J. (1979).— Longevity and colony loyalty in Bank Swallows. *Bird Banding*, 50: 69-70.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM (2008).— R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, URL <http://www.R-project.org>.
- SÉRIOT, J. & ALVÈS, D. (2002).— *Les hirondelles*. Delachaux et Niestlé, Paris.
- SPENCER, S.J. (1962).— *A study of the physical characteristics of nesting sites used by Bank Swallows*. PhD thesis, Pennsylvania State University, Pennsylvania.
- STONER, D. (1936).— Studies on the Bank Swallow, *Riparia riparia* (Linnaeus) in the Oneida Lake region. *Roosevelt Wildlife Annals*, 4: 126-233.
- SZÉP, T. (1993).— Changes of the Sand Martin (*Riparia riparia*) population in eastern Hungary: the role of adult survival and migration between colonies in 1986-1993. *Ornis Hungarica*, 3: 56-66.

- SZÉP, T. & MØLLER, A.P. (1999).— Cost of parasitism and host immune defense in the Sand Martin *Riparia riparia*: a role for parent-offspring conflict? *Oecologia*, 119: 9-15.
- SZÉP, T. & MØLLER, A.P. (2000).— Exposure to ectoparasites increases within brood-variability in size and body mass in the Sand Martin *Riparia riparia*. *Oecologia*, 125: 201-207.
- TURNER, A.K. (2004a).— Collared Sand Martin (*Riparia riparia*). Pp 647-648 In: J. del Hoyo, A. Elliott & D.A. Christie (eds). *Handbook of the birds of the world, vol. 9. Cotingas to pipits and wagtails*. Lynx edicions, Barcelona.
- TURNER, A.K. (2004b).— Family Hirundinidae (Swallows and Martins). Pp 602-640 In: J. del Hoyo, A. Elliott & D.A. Christie (eds). *Handbook of the birds of the world, vol. 9. Cotingas to pipits and wagtails*. Lynx edicions, Barcelona.
- TURNER, A. & ROSE C. (1989).— *A handbook to the swallows and martins of the world*. Christopher Helm, London.
- ULROAN, T.T. (2005).— The effect of the number of animals and environmental conditions on the gaseous microclimate of bank swallow (*Riparia riparia*) nests. *Ethnicity and Disease*, 15: 31-32.
- WICKLER, S.J. & MARSH, R.L. (1981).— Effects of nestling age and burrow depth on CO₂ and O₂ concentrations in the burrows of Bank Swallows (*Riparia riparia*). *Physiol. Zool.*, 54: 132-136.
- WINKLER, D.W. & SHELDON, F.H. (1993).— Evolution of nest construction in swallows (Hirundinidae): a molecular phylogenetic perspective. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 90: 5705-5707.