HAL open science

Migration et autres types de déplacements de la mésange noire parus ater en transit au col de la Goleze. I

Bruno Scherrer

To cite this version:

Bruno Scherrer. Migration et autres types de déplacements de la mésange noire parus ater en transit au col de la Goleze. I. Revue d'Écologie, 1972, 1, pp.54-97. hal-03531405

HAL Id: hal-03531405

https://hal.science/hal-03531405v1

Submitted on 18 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.

MIGRATION ET AUTRES TYPES DE DEPLACEMENTS DE LA MESANGE NOIRE *PARUS ATER* EN TRANSIT AU COL DE LA GOLEZE. I.

par Bruno SCHERRER

Centre d'Etudes Ornithologiques de Bourgogne,
Faculté des Sciences de la Vie et de l'Environnement, 21 - Dijon

En dehors de la période de reproduction, les oiseaux effectuent des déplacements plus ou moins importants qui peuvent être classés en six types principaux :

1) Le « sédentarisme » : Les déplacements autour de la zone de reproduction sont toujours très limités.
2) L'erratisme : Les pérégrinations automnales atteignent parfois plusieurs dizaines de kilomètres.
3) L'erratisme orienté : Les vagabondages prennent déjà une direction générale.
4) La migration partielle : Les déplacements réguliers sont nettement orientés dans une direction privilégiée, mais n'affectent qu'une partie de la population.
5) La migration typique : Les mouvements cycliques de va-et-vient entre les quartiers d'hivernage et de nidification affectent la population entière.
6) L'invasion : Elle constitue un groupe particulier qui se caractérise par des déplacements irréguliers dans le temps et dans l'espace (Dorst, 1962).

Si la plupart des populations des espèces d'oiseaux peuvent être classées dans l'une de ces six catégories, il n'en est pas de même pour les populations de Mésanges noires qui peuvent effectuer au moins trois types de déplacements :

I. — INVASION : Ce type de déplacement s'observe très irrégulièrement. Les cinq dernières invasions enregistrées en France se sont déroulées en 1949 (Lomont, 1949 ; Sutter, 1950), 1957, 1959 (Cramp, Pettet et Sharrock, 1960, entre autres), 1967 et 1969 (Barre et collab., 1970 ; Kerautret, 1970, entre autres). Leurs envergures

ou leurs importances se révèlent très variables. Parfois elles sont limitées à une contrée donnée, telles furent celles qu'observèrent Linkola (1961) en Finlande en 1953, 1956 et 1958, Ribaut (1953) dans les Alpes en 1952 et les stations ornithologiques de la Golèze et Bretolet en 1964. Parfois, comme en 1959, pratiquement toute l'Europe est touchée par ces mouvements (Cramp, 1963). Les invasions de la Mésange noire se révèlent donc irrégulières dans le temps et dans l'espace.

II. — Migration partielle : Certains automnes, des mouvements tardifs sont notés dans les Alpes. En général, seuls les jeunes et surtout les femelles participent à ces déplacements de petite amplitude. De telles migrations ont été observées à la Golèze en 1966 et 1968.

III. — Erratisme : Enfin, d'autres automnes (1960 et 1970 par exemple, cf. fig. 1 et tableau des captures) se caractérisent par une absence totale de passage dans les cols alpins.

Une telle variabilité de types de déplacements est rarement rencontrée chez la même espèce. Aussi nous a-t-il semblé intéres-

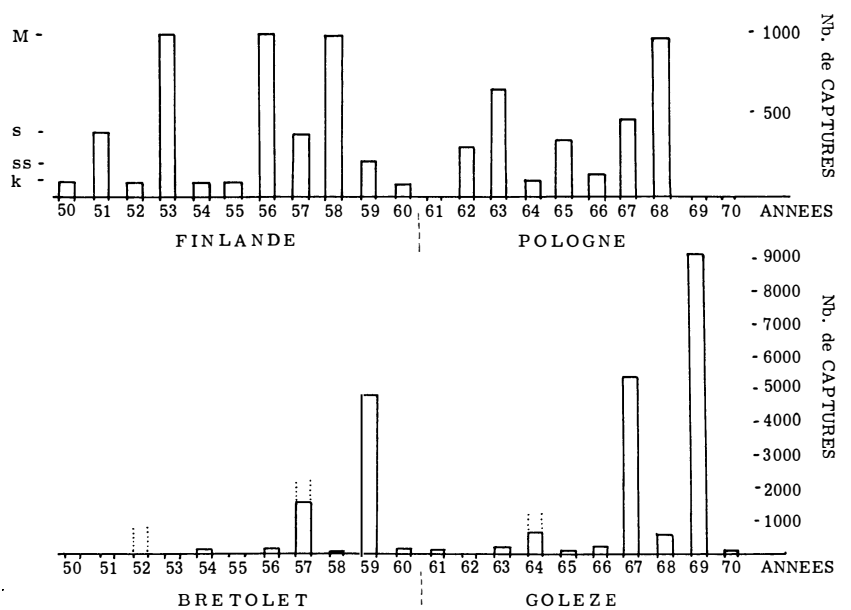


Figure 1. — Nombre de Mésanges noires capturées en Pologne (1962 à 1968), au col de Bretolet (1952 à 1960), au col de la Golèze (1961 à 1970) et importance des invasions observées par Linkola (1961) en Finlande (M = forte invasion, s = faible invasion, ss = très faible invasion, k = pas d'invasion). Au col de la Golèze, l'effort de capture est constant entre 1965 et 1970, avant 1965 et dans les autres stations, cet effort varie plus ou moins.

sant de *décrire* les caractéristiques de chaque forme de déplacements tant sur le plan des modalités et de la phénologie que sur celui de la physiologie des migrateurs, et de chercher la *signification* possible de la *plasticité* du comportement migratoire.

Pour des raisons de simplicité, il nous a semblé bon d'une part de comparer les invasions aux déplacements de faible amplitude, et d'autre part de répondre aux questions « où » et « quand » dans les deux premiers chapitres de ce travail, d'aborder les modalités de la migration dans le troisième, puis d'envisager le problème de la physiologie des migrateurs et enfin dans le cinquième chapitre d'interpréter de façon globale les données obtenues précédemment. Les deux premiers chapitres font l'objet de cet article, les trois derniers et la bibliographie paraîtront dans le suivant.

SITUATION GEOGRAPHIQUE DU COL DE LA GOLEZE ET CONDITIONS ECOLOGIQUES (1)

Le col de la Golèze et sa Station sont situés dans les Préalpes françaises, entre Morzine et Samoëns, à environ 35 kilomètres au Sud du lac Léman. Le col, s'élevant à 1683 mètres d'altitude, est bordé à l'Est par les Terres Maudites et la Tête de Bossetan (2400 m) et à l'Ouest par les Hauteurs de la Golèze (1840 m). Le versant Nord, qui descend jusqu'à la haute vallée de la Dranse de Morzine, est en grande partie boisé. A l'Est Nord-Est et à 3 kilomètres de la Golèze, se trouvent les cols de Cou et Bretolet (1924 m), où travaillent nos collègues suisses de la Station Ornithologique de Sempach. Ces deux cols ouvrent le passage aux migrateurs venant du val d'Illiez (Fig. 2).

La situation du col s'avère extrêmement privilégiée et propice à l'étude des migrations car les hauts massifs alpins (Wildstrubel 3200 m, Wildhorn 3200 m, Diablerets 3200 m, Muveran 3000 m, les Dents du Midi 3200 m, les Dents Blanches 2750 m, et la Tête de Bossetan 2400 m) canalisent les « migrateurs rampants » jusqu'à notre col (Godel et de Crousaz, 1958). De plus le lac Léman, constituant une véritable zone de répulsion pour les petits migrateurs « défléchit » une grande partie du flot de ces oiseaux vers les cols de Golèze et du Bretolet.

Un taillis d'aulnes verts *(Alnus viridis)*, qui ne dépasse guère 3 mètres de hauteur, borde le col de la Golèze sur son versant Nord. Cette aulnaie, de 450 mètres de large (environ), abrite une partie de notre réseau de filets (Scherrer, 1967). Les vastes pessières subalpines de la haute vallée de la Dranse atteignent par endroits

(1) Desfayes (1952), Ribaut (1953 et 1954), de Crousaz (1954) ; Godel (1957) ; Lebreton, Formon et Tachet (1962) ; Scherrer (1967) et Frelin (1971).

cet « étage de l'aulne vert » (Favarger, 1966). Les parties Ouest et Sud du col sont couvertes de pâturages ; pâturages que l'on retrouve à l'Est avec une importante rhodoraie à « ciel ouvert » *(Rhododendron ferrugineum)* (Pallman et Haffter, 1933).

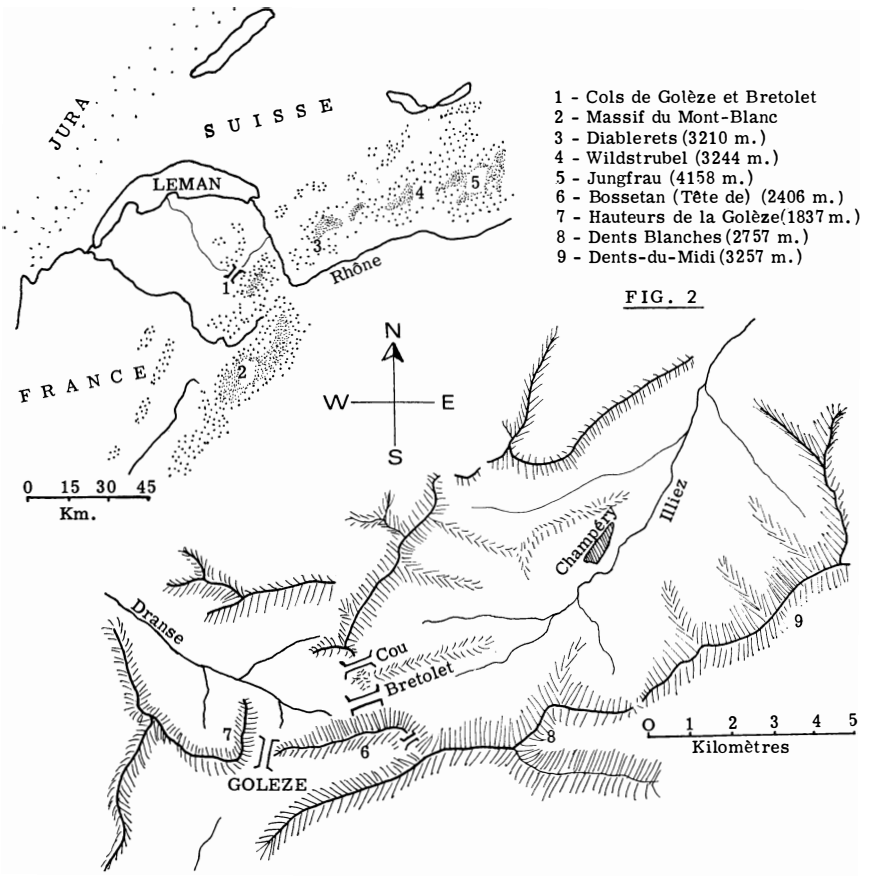


Figure 2. — La région de la Golèze.

La végétation du col de la Golèze est donc caractéristique du niveau supérieur de l'étage subalpin ; celle de Cou - Bretolet diffère dans la mesure où elle appartient à l'étage alpin. En effet, le col de Cou est principalement recouvert de pâturages et Bretolet ne possède qu'un petit nombre de buissons d'aulnes qui dissimulent les filets de nos collègues suisses, mais qui n'offrent pas de nourriture et d'abris suffisants pour permettre un stationnement prolongé des Mésanges au niveau du col.

METHODOLOGIE

La présente étude est *principalement* fondée sur l'analyse des captures et des contrôles de Mésanges noires effectués ces derniers automnes au col de la Golèze et sur les observations directes au niveau du col.

1. — L'OBSERVATION.

Systématique en 1965, l'observation devint beaucoup plus sporadique les années suivantes où seulement des journées « test » furent effectuées. Les observateurs postés sur un ressaut rocheux dominant le col et la vallée s'efforcèrent d'indiquer :

— L'heure, à la minute près, de l'observation.
— Le nombre d'individus (estimé ou dans le meilleur des cas compté).
— Le trajet ou la direction de vol des migrateurs.
— La hauteur de leur passage par rapport au sol.
— Enfin, le comportement de l'oiseau (nourriture, cri d'appel, vitesse de progression, etc.) (voir Scherrer, 1965).

En outre, lors des tournées aux filets, toutes observations intéressantes étaient notées.

2. — LES CAPTURES.

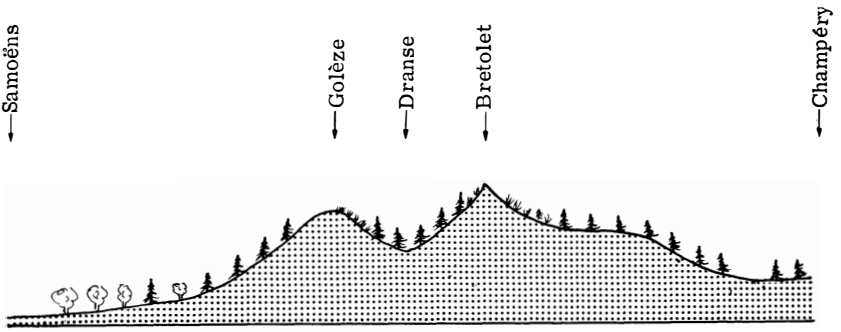
Le kilomètre de filets japonais servant à la capture des Mésanges est disposé suivant un plan bien défini : une triple barrière, dont une atteignant 6 mètres de hauteur, barre la crête du col, le reste des filets se dissémine dans l'aulnaie (Fig. 3). Ce réseau s'avéra particulièrement efficace pour capturer cette espèce, car ses déplacements d'aulnes à aulnes la mettent à la portée des filets.

Le nombre de captures de Mésanges noires au cours des différents camps de baguage au col de la Golèze est le suivant :

1961 :	76 captures	1967 :	5408 captures
1963 :	31 captures	1968 :	537 captures
1964 :	493 captures	1969 :	9138 captures
1965 :	162 captures	1970 :	71 captures
1966 :	209 captures		

L'effort de capture (nombre et emplacement des filets et durée du camp : mi-août à mi-octobre) fut donc identique en 1965, 1966, 1967, 1968, 1969 et 1970. Il fut plus faible (nombre de filets inférieur et camps de trois semaines environ : en septembre, début octobre) les années précédentes (cf. Fig. 1).

Cette migration rampante, conjuguée à l'effort de capture constant tout au cours de la saison et d'une année sur l'autre permet d'obtenir un indice de passage satisfaisant car les résultats



Coupe passant par Champéry, Bretolet, Golèze et Samoëns.
(Proportion longueur/hauteur = 1/2)

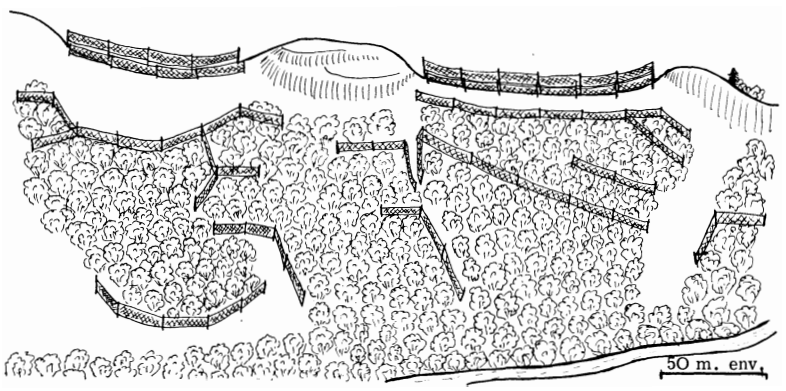


Figure 3. — Disposition des filets à partir de 1965
(les observateurs se postent sur le ressaut rocheux central).

sont comparables à ceux de l'observation au niveau des cols. En effet, les estimations par comptages directs des Mésanges passant le col donnent une évaluation dont les chiffres varient, en moyenne, parallèlement au nombre de captures (Fig. 4). L'emploi des données du baguage comme indice de passage exige toutefois quelques précautions lors de l'exploitation des données ou de l'interprétation des résultats car :

a) Le nombre de captures reflète surtout les présences de Mésanges dans l'aulnaie à un moment donné.

b) Par vent du Nord, dont la force est supérieure à 3 ou 4 mètres/sec, ou par très forts passages, « l'efficacité du piégeage » s'abaisse quelque peu soit par le gonflement des filets, soit par leur saturation en oiseaux.

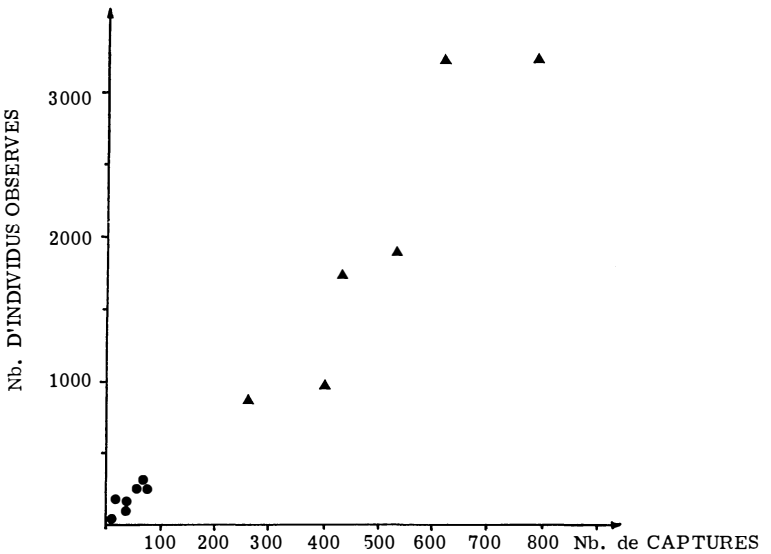


Figure 4. — Relation entre le nombre de Mésanges noires capturées et observées :
● Cumulation des données par périodes de 5 jours en 1965 (erratisme).
▲ Cumulation des données par périodes de 3 jours (invasions).

c) Il est évidemment impossible de faire des comparaisons quantitatives d'une espèce à l'autre puisque la probabilité de capture dépend du comportement des oiseaux et des modalités de leur migration.

d) Enfin, seules les moyennes de captures sont valables.

3. — Baguage.

Les Mésanges noires, capturées par les méthodes indiquées précédemment, sont toutes baguées et fichées. La fiche de capture comporte le numéro de la bague, la *date* et l'*heure* de prise, l'*âge,* le *sexe,* l'adiposité, l'état de la mue, l'*intensité de la coloration du plumage,* le *poids* et la *taille des individus.*

Jusqu'en 1967, les renseignements recueillis par de nombreux observateurs se sont révélés inexploitables, ou difficilement interprétables. Aussi, à partir de 1968, *un seul observateur* examina le matériel original. Cette rigueur nous a fait perdre un assez grand nombre de données car une seule personne mesure *complètement* un maximum de 25 individus par heure. Aussi, par forts passages, quelques Mésanges noires, prises au hasard dans les sacs de transport, sont examinées, et parfois une partie seulement des renseignements sont recueillis : ce qui explique, d'ailleurs, les variations des effectifs d'un échantillon selon les mesures biométriques considérées.

a) *Intensité de la coloration du plumage.* Nous avons choisi arbitrairement six indices (B^{++}, B^{+}, $B^{o}B^{+}$, B^{o}, B^{-}, et V) allant du gris-bleu au gris-vert, car les populations alpines et d'Europe du nord ont le dos d'un beau gris-bleu (*Parus ater burgi* et *Parus ater ater*) et celle d'Europe moyenne d'un gris-vert assez terne (*Parus ater abietum*) (Jouard, 1928).

Afin d'éviter les erreurs d'appréciation, dues aux nuances de teinte, nous avons pris les précautions suivantes :

— Les individus étaient toujours comparés à des peaux de référence sous deux incidences, l'une de derrière, l'autre de côté. De plus nous permutions la peau de référence et l'individu, c'est-à-dire la peau à droite, l'individu à gauche, puis inversement.
— Les couleurs étaient appréciées à la lumière du jour. Nous avons évité tout éclairage artificiel.
— Les trois mêmes peaux de Mésanges noires servaient de référence au cours des trois saisons.
— L'appréciation des couleurs précédait toujours la prise des mensurations afin de conserver le maximum d'objectivité.

b) *Poids.* Immédiatement après la récupération des captures, les oiseaux sont pesés pour éviter les erreurs dues aux pertes de poids très rapides chez ces petits oiseaux (tableau n° 1). Les pesées, effectuées à la balance électrique ou au trébuchet, atteignent une précision de l'ordre du 1/10 de gramme.

TABLEAU 1

Poids moyen en grammes, perte moyenne de poids par rapport au poids initial et poids moyen exprimé en pour cent du poids initial de 30 Mésanges noires gardées et pesées toutes les heures dans des petits sacs en tissu.

HEURES	POIDS MOYEN	PERTE DE POIDS	% DU POIDS INITIAL
0	9,32 g	0 g	100 %
1	9,18 g	0,14 g	98,5 %
2	9,04 g	0,28 g	97,0 %
3	8,89 g	0,43 g	95,4 %
4	8,71 g	0,61 g	93,5 %
5	8,60 g	0,72 g	92,3 %
6	8,46 g	0,86 g	90,8 %

c) *Taille de l'oiseau.* Nous avons déterminé la taille d'un oiseau par référence à la longueur de son *aile et de sa queue.* La mesure de l'aile a été prise selon la méthode dite de « l'extension maxi-

male », qui consiste à s'efforcer d'éliminer la courbure naturelle de l'aile et la courbure des rémiges primaires (Blondel, 1967 ; van Balen, 1967). Effectuées par un seul observateur, ces mesures atteignent la précision du demi-millimètre. La longueur de la queue a été mesurée à partir de l'insertion sur le corps de la plus grande des rectrices jusqu'à l'extrémité de celle-ci. La précision de cette mesure est de l'ordre du millimètre.

d) *Age*. Nous avons distingué trois classes d'âge correspondant à trois plumages :

— *Le plumage juvénile,* ou premier plumage, particularise les individus de première année en erratisme local. La détermination de cette catégorie ne présente aucune difficulté (cf. Geroudet, 1953). En août-septembre, une mue incomplète remplace ce plumage par le plumage immature.

— *Le plumage immature* ou second plumage correspond aux individus de première année ayant terminé ou presque leur mue post-juvénile. Nous avons généralement utilisé comme critère de détermination de cette classe d'âge, le contraste existant entre les grandes couvertures externes non muées (liserés gris-vert) et les grandes couvertures internes muées (liserés gris-bleu). Chez certains individus n'ayant pas commencé ou ayant terminé la mue de leurs grandes couvertures, nous avons recherché la présence de vieilles plumes juvéniles, aux couleurs plus mates, plus délavées, au niveau des moyennes ou petites couvertures, voire des tectrices.

— *Le plumage adulte* qui ne présente aucune trace du plumage juvénile, correspond aux individus de deuxième année ou plus et au troisième plumage ou plus.

La détermination de l'âge repose donc avant tout sur l'analyse approfondie de la mue de chaque individu. L'état de la pneumatisation du crâne (Nero, 1951 ; Verheyen, 1953 ; Serventy, Niccholls et Farner, 1967) a permis de vérifier l'âge physiologique de l'oiseau sur des individus disséqués. Le résultat de la détermination de l'âge par le plumage a été confirmé dans 99,5 % des cas. La seule erreur provient d'un individu ne présentant aucune trace du plumage juvénile et muant des rémiges primaires. Cet oiseau, identifié comme adulte (mue complète) avait le crâne à moitié pneumatisé.

e) *Sexe*. Les individus morts dans les opérations de baguage, en 1968, 1969 et 1970, ont été disséqués en vue de la détermination du sexe par *observation des gonades*.

Les caractères du plumage ne permettent pas de déterminer de façon simple le sexe des autres individus (Glutz, comm. pers.). Toutefois, nous avons pu mettre en évidence un dimorphisme sexuel assez accusé.

En portant sur un diagramme de dispersion la taille et la coloration des 204 Mésanges dont le sexe avait été déterminé par observation des gonades, nous constatons que les ♂♂ se regroupent dans le secteur du graphique correspondant aux individus les plus grands et les plus bleus (Fig. 5).

Pour utiliser ces renseignements en vue de la détermination du sexe, il nous faut étudier les variations de la taille et de la coloration dans chaque catégorie d'âge et sexe.

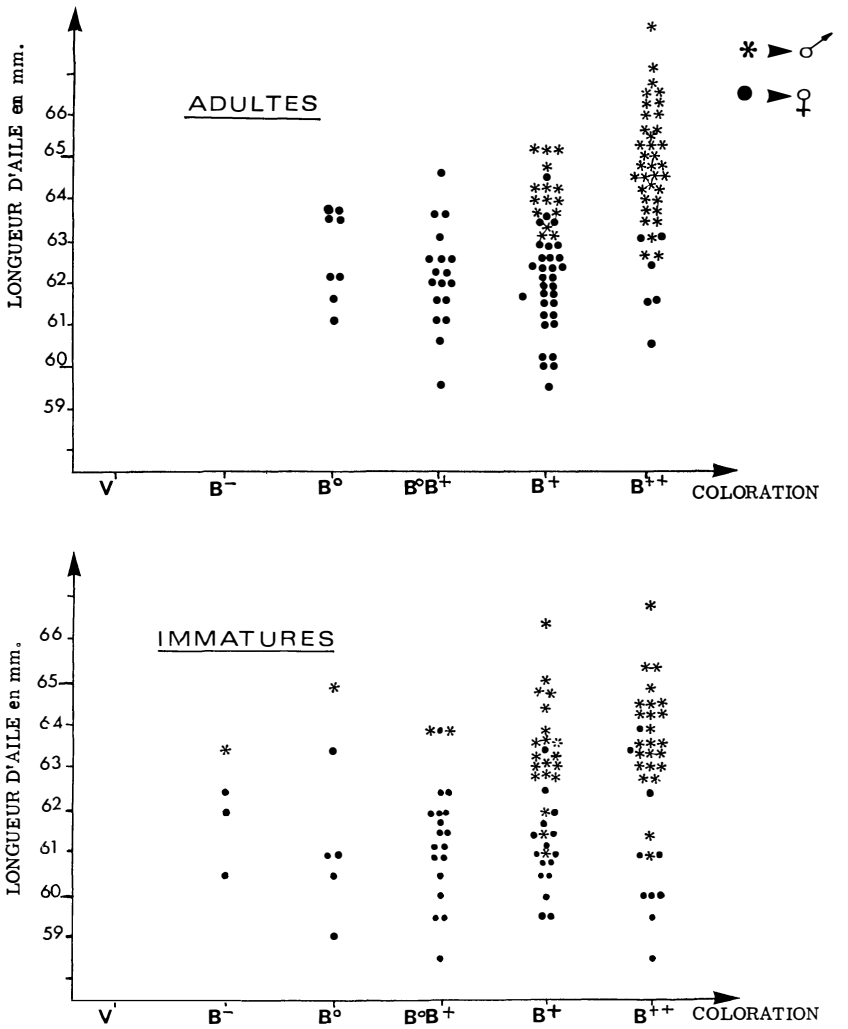


Figure 5. — Coloration et longueur d'aile des Mésanges noires sexées par dissection. Les mâles (astérisques) sont en général plus grands et plus bleus que les femelles (cercles pleins).

Comme chez la plupart des Passereaux (Verheyen, 1956 ; Stewart, 1963 ; Evans, 1966 ; Blondel, 1967 ; van Balen, 1967 ; Fouarge, 1968 ; etc.), les longueurs d'aile et de queue des mâles se révèlent significativement (probabilité de 95 à 99,9 %) plus grandes que celles des femelles et celles des adultes plus grandes que celles des immatures (tableau n° 2). Si l'échantillon est repré-

TABLEAU 2

Moyennes (M), écarts type (E.t.), effectifs (N), χ^2, degrés de liberté (v), coefficients de variation (V) de l'aile (en mm), de la queue (en mm) et du poids (en g) des mâles et des femelles, adultes et immatures de Parus ater *capturés et sexés (par observation des gonades) au col de la Golèze. Le χ^2 teste la conformité des distributions de fréquences observées aux courbes normales ajustées. La ligne P. donne la probabilité de la conformité pour chacune des distributions.*

MESANGE NOIRE												
	ADULTES						IMMATURES					
	♂♂			♀♀			♂♂			♀♀		
	Aile	Queue	Poids	Aile	Queue	Poids	Aile	Queue	Poids	Aile	Queue	Poids
M.	64,54	50,55	9,43	62,03	48,46	9,38	63,64	48,70	9,64	60,79	46,76	9,48
E.t.	1,17	1,64	0,42	1,17	1,66	0,63	1,17	1,63	0,48	1,11	1,55	0,50
N.	52	51	16	63	63	13	45	45	5	44	43	5
χ^2	1,80	0,86	—	0,89	2,81	—	7,03	3,25	—	4,54	7,88	—
v	3	2	—	4	1	—	2	3	—	1	3	—
P.	60 %	35 %	—	8 %	84 %	—	96 %	65 %	—	97 %	95 %	—
V.	1,81	3,24	—	1,88	3,42	—	1,83	3,34	—	1,82	3,31	—

sentatif de la population et si les distributions de fréquences observées s'avéraient normales, on pourrait déterminer (avec $P \geqslant 95$ %) le sexe des immatures et des adultes dont les longueurs d'aile ou de queue se révèlent en-deçà des limites inférieures ou au-delà des limites supérieures indiquées ci-dessous :

— ♀♀ adultes : aile inférieure à 62 mm ou queue inférieure à 46,5 mm.

— ♀♀ immatures : aile inférieure à 61 mm ou queue inférieure à 44 mm.

— ♂♂ adultes : aile supérieure à 65 mm ou queue supérieure à 53,5 mm.

— ♂♂ immatures : aile supérieure à 63,5 mm ou queue supérieure à 50,5 mm.

Ces limites sont déduites des courbes sigmoïdes de la figure 6 qui sont construites à partir des courbes normales ajustées et non des distributions de fréquences observées. La teinte des parties supé-

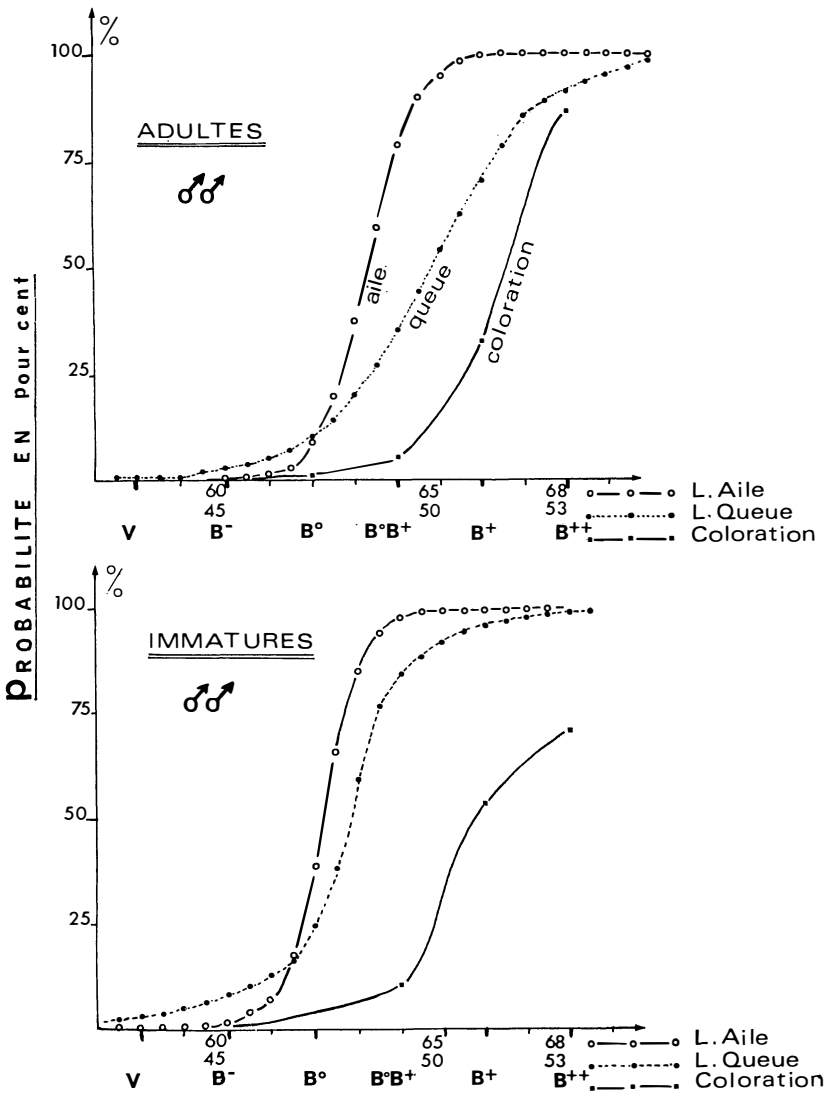


Figure 6. — Pourcentage des mâles adultes (au-dessus) ou immatures (au-dessous) dans les différentes classes de longueur d'aile, de queue, ou de coloration. La longueur d'aile fournit un bon critère de détermination du sexe car les limites de 5 et 95 % sont rapidement atteintes.

rieures des individus dépendant de leur sexe, nous pourrons calculer, pour chaque type de coloration, le pourcentage de mâles.

Finalement, nous obtenons trois probabilités différentes pour déterminer le sexe d'une Mésange noire. Dans la pratique, il est difficile d'utiliser ces trois probabilités et nous aurons recours à un indice combinant les trois mesures (1). Cet indice est représenté par la formule : $S = 2A + Q + C$: où A est égal à la longueur d'aile en mm moins 55 ; Q, à la longueur de la queue en mm moins 40 et C à : 20 pour B^{++}, 18 pour B^{+}, 16 pour $B^{o}B^{+}$ et 14 pour B^{o}, B^{-} et V. Nous avons doublé la valeur de A, car d'une part, ce critère de détermination du sexe s'avère le meilleur (Fig. 6) et d'autre part la précision de la mesure atteint le 1/2 mm. Les valeurs de C ont été calculées à partir de la corrélation aile/coloration (cf. fig. 11). A chaque classe de coloration correspond une longueur d'aile moyenne approximativement égale à 65 mm pour B^{++}, à 64 pour B^{+}, à 63 pour $B^{o}B^{+}$ et 62 pour les autres indices. Ces équivalences, et la formule ci-dessus nous permettent de déduire facilement les valeurs de C.

En appliquant la formule : $S = 2A + Q + C$ aux individus « sexés », nous pouvons calculer la proportion de mâles dans chaque classe de S (Fig. 7). Dans les paragraphes suivants, *un*

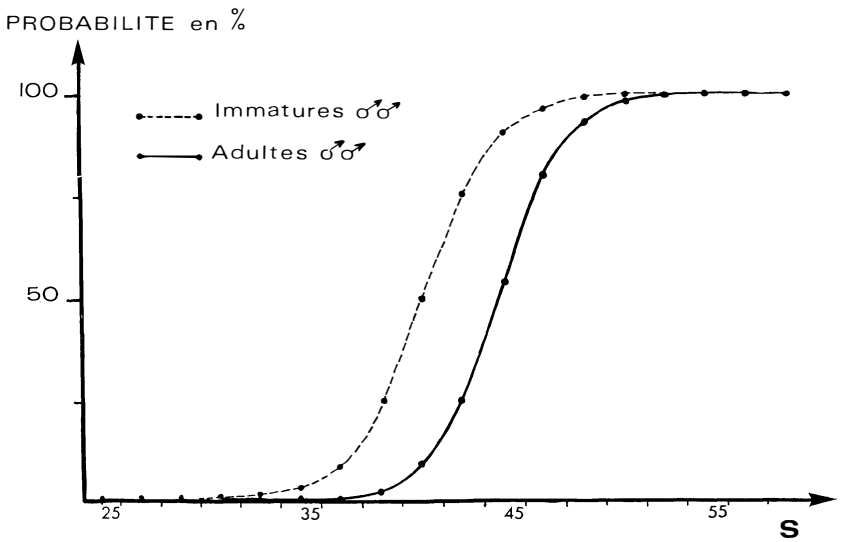


Figure 7. — Pourcentage de mâles adultes (trait continu) ou immatures (tireté) pour les différentes valeurs de l'indice S = 2A + Q + C. Cet indice permet de déterminer le sexe de près de 50 % des Mésanges noires avec une probabilité égale ou supérieure à 95 %.

(1) Le problème peut être résolu par une seconde méthode faisant intervenir les fonctions discriminantes (Daget, com. orale ; voir aussi Power, 1970).

adulte sera considéré comme mâle si S est supérieur ou égal à 49,5, comme femelle si S est inférieur ou égal à 39,5, et un immature sera considéré comme mâle si S est supérieur ou égal à 45,5, et comme femelle si S est inférieur ou égal à 35,5.

Par rapport aux autres méthodes, cet indice présente plusieurs avantages :

— il est fondé sur trois critères morphologiques différents ;

— contrairement aux distributions de fréquences de la coloration, des longueurs d'aile et de queue, les distributions de fréquences de l'indice S se révèlent quasiment conformes aux courbes normales ajustées (tableaux n° 2 et 3). En conséquence, les fréquences théoriques nécessaires aux calculs des limites supérieures et inférieures reflètent parfaitement le phénomène observé ;

TABLEAU 3

Moyennes (M), écarts type (E.t.), effectifs (N), χ^2, degrés de liberté (v), de l'indice S pour toutes les catégories d'âge et de sexe de la Mésange noire. Le chi 2 teste la conformité de la distribution de fréquence observée à la courbe normale ajustée. La ligne P. donne la probabilité de la conformité pour chaque distribution.

	IMMATURES		ADULTES	
	Femelles	Mâles	Femelles	Mâles
M.	36,36	45,41	39,85	49,34
E.t.	4,22	3,78	3,69	4,07
N.	44	44	61	52
χ^2	3,06	0,88	1,10	0,81
v	6	3	3	3
P.	80 %	99 %	80 %	85 %

— cet indice déterminant près de 50 % des individus capturés, avec une marge de sécurité de 95 % (1), permet de travailler sur de grands effectifs. Des études statistiques sont donc possibles sans que l'on soit obligé de sacrifier systématiquement des oiseaux ;

— enfin, son emploi est très commode et ne nécessite aucun calcul compliqué.

(1) Si la courbe normale ajustée de S se révèle conforme à la courbe observée (cf. tableau n° 3).

4. — Méthodes statistiques.

Le calcul statistique a été conduit selon les méthodes indiquées *in* Lamotte (1948) et Schwarz (1963). Nous avons surtout utilisé l'analyse de variance dans les comparaisons de valeurs. Le degré de signification de toute comparaison était atteint à P = 0,95 (ou 0,05).

1. ORIGINE, DESTINATION ET VOIES DE PASSAGE DES MIGRATEURS

I. — Origine des migrateurs passant a la golèze.

Trois méthodes différentes ont été utilisées pour découvrir les origines des populations de Mésanges noires qui transitent chaque automne à la Golèze : la biométrie, la comparaison des dates de migration et enfin l'analyse des reprises.

1. — *Biométrie.*

A. *Choix de l'espèce.* — La Mésange noire semble fort bien se prêter à ce genre d'étude pour de nombreuses raisons. En effet :

a) Il s'agit d'un oiseau très largement répandu et abondant dans la région paléarctique. Sa répartition englobe la quasi-totalité de l'Europe et s'étend vers l'Est jusqu'au Kamtchatka et au Japon (Snow, 1955 ; Vaurie, 1959 ; Voous, 1960).

b) Sur ces vastes territoires, l'espèce présente un certain nombre de caractères morphologiquement variables : les Mésanges noires nordiques de la forme *Parus ater ater* et les Mésanges noires alpines *(Parus ater burgi)* ont les parties supérieures du corps d'un beau gris-bleu et celles d'Europe moyenne *(Parus ater abietum)* d'un gris-vert assez terne. De plus, les individus d'Europe moyenne sont plus grands (longueur d'aile et de queue) que ceux d'Europe du Nord mais plus petits que ceux des Alpes (Hartert, 1908 ; Jouard, 1928 ; Snow, 1955 ; Vaurie, 1959), (Fig. 8).

c) Les populations nordiques qui se déplacent vers le centre et le Sud de leur aire de répartition (Vaurie, 1959) atteindraient en Europe, lors des invasions, au moins le Sud de la Suisse (Snow, 1955). Il serait donc possible de déceler, au col de la Golèze, des populations d'origine nordique, morphologiquement différentes des populations locales.

d) La Mésange noire présente une mue post-juvénile incomplète, qui permet de déterminer l'âge des individus.

e) Enfin, l'importance numérique des captures et la présence au col d'individus sédentaires, erratiques ou « migrateurs », devraient faciliter la mise en évidence de populations nordiques.

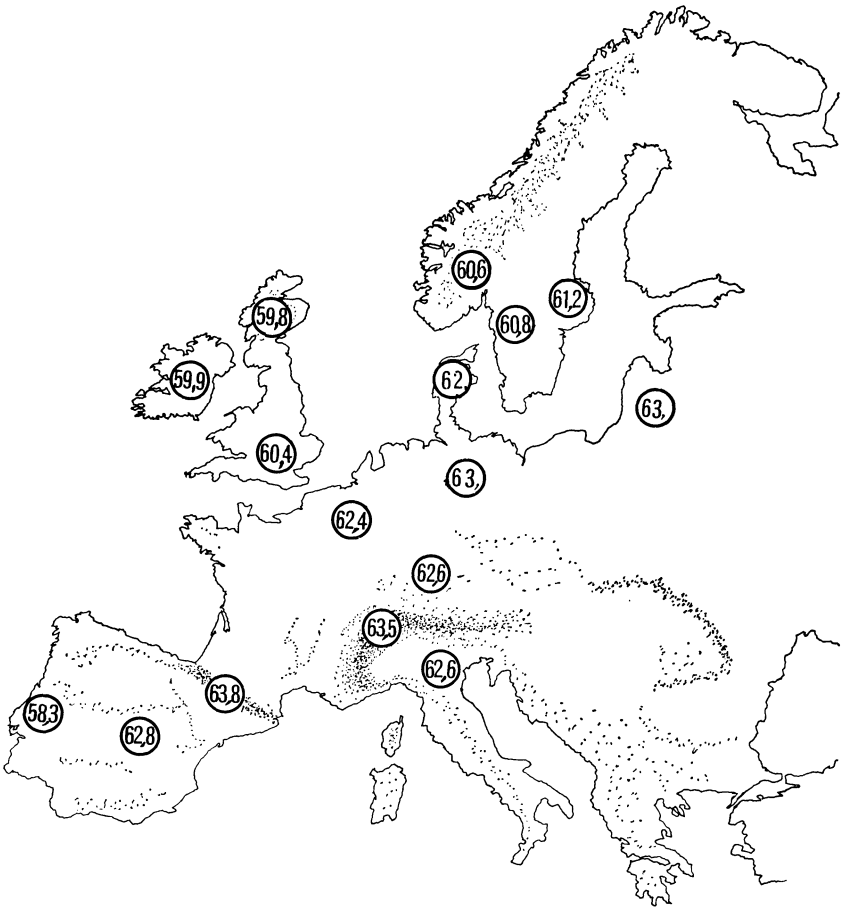


Figure 8. — Carte établie d'après les données de Snow (1955), indiquant les moyennes de longueur d'aile des mâles de Mésanges noires dans les différentes régions d'Europe. La longueur d'aile des populations d'Europe moyenne *(Parus ater abietum)* est supérieure à celle des populations d'Europe du nord *(Parus ater ater)*, mais inférieure à celle des populations alpines *(Parus ater burgi)*.

B. *Analyse statistique des données.* — L'analyse statistique des mensurations des *individus « sexés »*, par observation des gonades, montre que les Mésanges noires, appartenant à une catégorie d'âge et sexe donnée, sont en moyenne plus petites en 1969 (invasion) qu'en 1968 (forte migration) et 1970 (migration nulle) (cf. tableau n° 4). De plus, la coloration de leurs parties supérieures se révèle en moyenne plus bleue en 1969 qu'en 1968 et 1970 (cf. fig. 10).

Tableau 4

Moyenne (M), écarts types (E.t.) des longueurs d'aile et effectifs (N) des mâles et des femelles immatures capturés en 1968, 1969, 1970 (sexe déterminé par observation des gonades). En 1968 et 1970, les mâles et les femelles sont significativement plus grands qu'en 1969.

		♂♂ IMMATURES	♀♀ IMMATURES
1968	M.	65,0	62,03
	E.t.	1,22	1,14
	N.	3	14
1969	M.	63,64	60,79
	E.t.	1,17	1,11
	N.	45	44
1970	M.	64,56	61,78
	E.t.	1,41	1,00
	N.	8	7

Chez les *individus non « sexés »* par observation des gonades, des résultats analogues ont été trouvés, si l'on tient compte du dimorphisme sexuel :

a) Il existe chez la Mésange noire une relation entre la taille et la coloration des parties supérieures. Les individus les plus grands sont les plus bleus et les plus petits sont les plus verts (cf. figure 11 et tableau 5).

b) Cette relation provient d'au moins deux facteurs ; à savoir : le mélange de plusieurs populations et le dimorphisme sexuel.

En calculant cette relation taille/coloration pour les ♂♂ et les ♀♀, sexés par observation des gonades, nous nous apercevons que les moyennes de longueurs d'aile ou de queue sont indépendantes de la coloration. En revanche, si nous mélangeons les ♀♀ et les ♂♂ la corrélation initiale réapparaît (cf. figure 12 et tableau 6).

c) Les relations taille/coloration se révèlent équivalentes en 1968 et 1969, mais différentes en 1970 (cf. tableau n° 7). En d'autres termes, pour une coloration donnée, les moyennes des longueurs d'aile et de queue des individus capturés *en 1968 sont identiques à celles des individus capturés en 1969* mais différentes de celles des individus capturés en 1970.

d) La coloration des parties supérieures des Mésanges noires s'avère en moyenne plus verte en 1968 et 1970 qu'en 1969 (cf. figure 9 et tableau 8).

e) En 1968, la moyenne des longueurs d'aile des immatures se révèle inférieure à celles de 1969 et 1970 (différence hautement significative) (M = 61,81 en 1968, M = 62,51 en 1969 et M = 62,67 en 1970).

f) Les paragraphes d et e nous apprennent que les individus capturés en 1968 sont petits et verts et en 1969 grands et bleus. D'après ce que nous connaissons sur le dimorphisme sexuel, il y aurait une plus forte proportion de mâles en 1969

Tableau 5

Moyennes, écarts types et effectifs des longueurs d'aile, des longueurs de queue et du poids, des adultes et des immatures de Mésanges noires (Parus ater) *pour les différentes colorations des parties supérieures du corps. Tableau établi à partir des données de 1969.*

			Coloration				
			B^{++}	B^{+}	$B^{0}B^{+}$	B^{0}	B^{-}
Longueur d'aile en mm	Moyennes	Immatures	63,50	63,04	61,94	61,52	60,68
	Ecarts types		1,41	1,53	1,52	1,00	1,64
	Effectifs		83	175	121	61	13
	Moyennes	Adultes	64,71	63,53	62,64	62,01	61,65
	Ecarts types		1,41	1,63	1,37	1,12	1,15
	Effectifs		204	251	141	59	19
Longueur de queue en mm	Moyennes	Immatures	48,42	48,01	47,30	47,08	46,59
	Ecarts types		1,60	1,73	1,67	1,38	1,46
	Effectifs		86	186	121	61	16
	Moyennes	Adultes	50,42	49,64	48,77	48,11	48,19
	Ecarts types		1,57	1,62	1,58	1,53	1,33
	Effectifs		204	251	141	59	27
Poids en mm	Moyennes	Immatures	9,46	9,34	9,17	9,09	9,57
	Ecarts types		0,80	0,50	0,50	0,80	0,61
	Effectifs		53	150	108	54	15
	Moyennes	Adultes	9,60	9,51	9,44	9,27	9,30
	Ecarts types		0,47	0,42	0,45	0,37	0,39
	Effectifs		172	203	125	54	18

Tableau 6

Moyennes (M) des longueurs d'aile, écarts types (E.t.) et effectifs (N) des différents types de coloration de toutes les catégories d'âge et de sexe de la Mésange noire.

	Longueur d'aile en mm / Couleurs		B−	B⁰	B⁰B⁺	B⁺	B⁺⁺
Immatures	♂♂	M.	63,5	65	64	63,33	63,85
		E.t.				1,12	1,17
		N.	1	1	2	18	24
	♀♀	M.	62	60,33	61,06	61,03	61,00
		E.t.			1,32	1,00	1,70
		N.	1	3	15	15	10
	♂♀ + ♂♂	M.	62,75	61,30	61,40	62,28	63,01
		E.t.			1,55	1,55	1,90
		N.	2	4	17	33	34
Adultes	♂♂	M.				63,96	64,82
		E.t.				0,67	1,22
		N.				15	36
	♀♀	M.		62,56	62,02	61,90	62,00
		E.t.		1	1,20	1,20	0,91
		N.		8	18	31	6
	♂♀ + ♂♂	M.		62,56	62,02	62,57	64,41
		E.t.		1,00	1,20	1,43	1,54
		N.		8	18	46	42

IMMATURES

		V	B⁻	B°	B°B+	B+	B++
1968	Aile en mm.	60,60	60,89	61,44	61,53	62,84	63,50
	Effectifs	10	19	156	93	203	12
	Queue en mm.	46,75	46,65	47,19	47,43	48,28	48,72
	Effectifs	10	19	156	93	203	12
1969	Aile en mm.		60,88	61,52	61,94	63,04	63,50
	Effectifs	0	13	61	121	175	83
	Queue en mm.		46,59	47,08	47,70	48,01	48,42
	Effectifs	0	13	61	121	175	86
1970	Aile en mm.		61,22	61,85	61,68	64,05	64,39
	Effectifs	0	11	17	8	10	14
	Queue en mm.		46,40	46,97	46,92	49,60	48,76
	Effectifs	0	11	17	7	10	13

Tableau N° 7. — Moyenne des longueurs d'aile et de queue des différents types de coloration de la Mésange noire.

= Différence non significative entre les moyennes.

≠ Différence hautement significative ($P \geqslant 99$ %) entre les moyennes.

Différence significative ($P \geqslant 95$ %) entre les moyennes.

On constate que la taille des individus du même type de couleur est identique en 1968 et 1969, mais différente en 1970 (surtout pour B+ et B++).

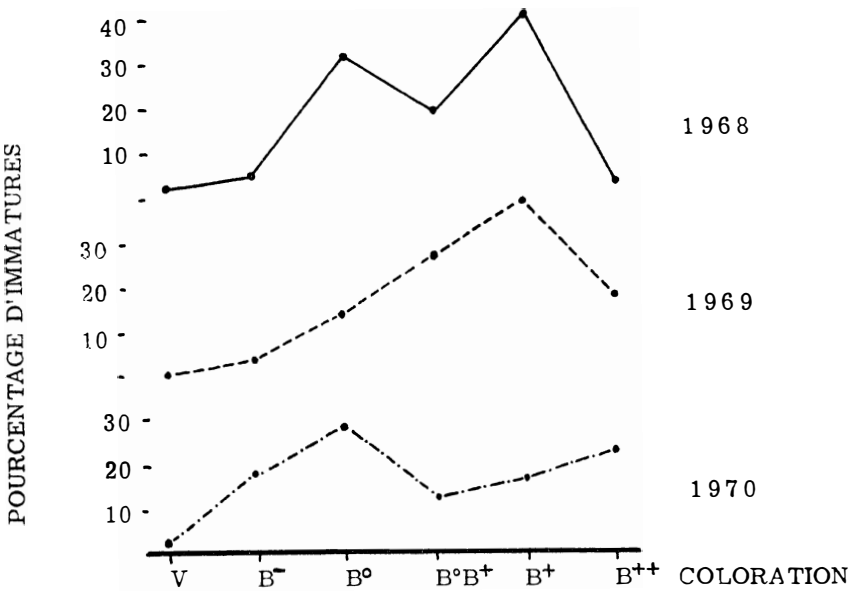


Figure 9. — Coloration des immatures capturés en 1968, 1969 et 1970. En 1968 et 1970, les immatures, en moyenne plus verts, donnent des courbes bimodales et en 1969, les immatures en moyenne plus bleus donnent une courbe unimodale.

Tableau 8

Variations annuelles de la coloration des immatures de Mésanges noires.

N = 493 en 1968 ; N = 453 en 1969 ; N = 61 en 1970.

Années	V	B—	B°	B°B⁺	B⁺	B⁺⁺
1968	2 %	4 %	31,5 %	19 %	41 %	2,5 %
1969	0 %	3 %	13,5 %	27 %	39 %	18 %
1970	1,5 %	18 %	28 %	13 %	16,5 %	23 %

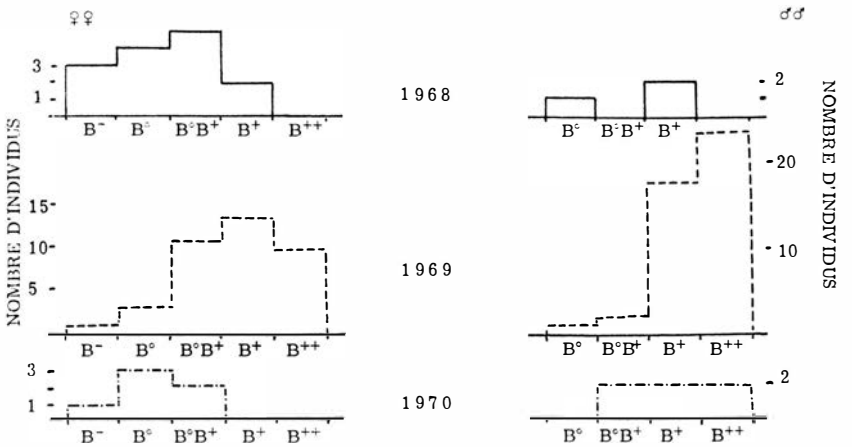


Figure 10. — Coloration des mâles (à droite) et des femelles (à gauche) immatures de Mésanges noires capturées en 1968, 1969 et 1970. On remarque que les mâles et les femelles capturés en 1969 sont beaucoup plus bleus que ceux des autres années. (Détermination du sexe par observation des gonades).

qu'en 1968. C'est ce que nous avons vérifié sur les individus sexés par observation des gonades (17 % de ♂♂ en 1968 et 51 % en 1969. La différence entre les deux pourcentages est très hautement significative) (voir aussi seconde partie).

La courbe taille/coloration (figure 11), qui résulte d'au moins deux composantes : les ♂♂ et les ♀♀ (cf. figure 12) devrait accuser, en 1969, une translation vers les longueurs d'aile et de queue supérieures puisque la proportion de mâles augmente. Or il n'en est rien (cf. paragraphe c et tableau 7). Nous sommes donc obligés d'admettre que les mâles et les femelles capturés en 1969 sont de plus petite taille que les mâles et les femelles capturés en 1968.

En 1970, la courbe taille/coloration subit, par rapport à celle de 1969, une translation vers les longueurs d'aile et de queue supérieures. Comme la proportion de mâles (49 % cf. seconde partie) se révèle identique à celle de 1969, on en déduit que les mâles et les femelles capturés en 1970 sont plus grands qu'en 1969. En outre, les immatures, capturés en 1970, sont en moyenne plus verts qu'en 1969 (cf. figure 9). Comme le pourcentage de mâles est identique, les mâles et les femelles capturés en 1970 sont plus verts qu'en 1969.

En résumé et schématiquement, il y eut :

— En 1968 : forte migration, et les mâles et les femelles furent grands et verts.

— En 1969 : invasion, et les mâles et les femelles furent petits et bleus.

— En 1970 : le passage fut imperceptible et les mâles et les femelles furent grands et verts.

D'après ce que nous connaissons sur la variabilité géographique de la Mésange noire, les individus capturés en 1968 et 1970 devaient provenir de régions ou de contrées très voisines de la

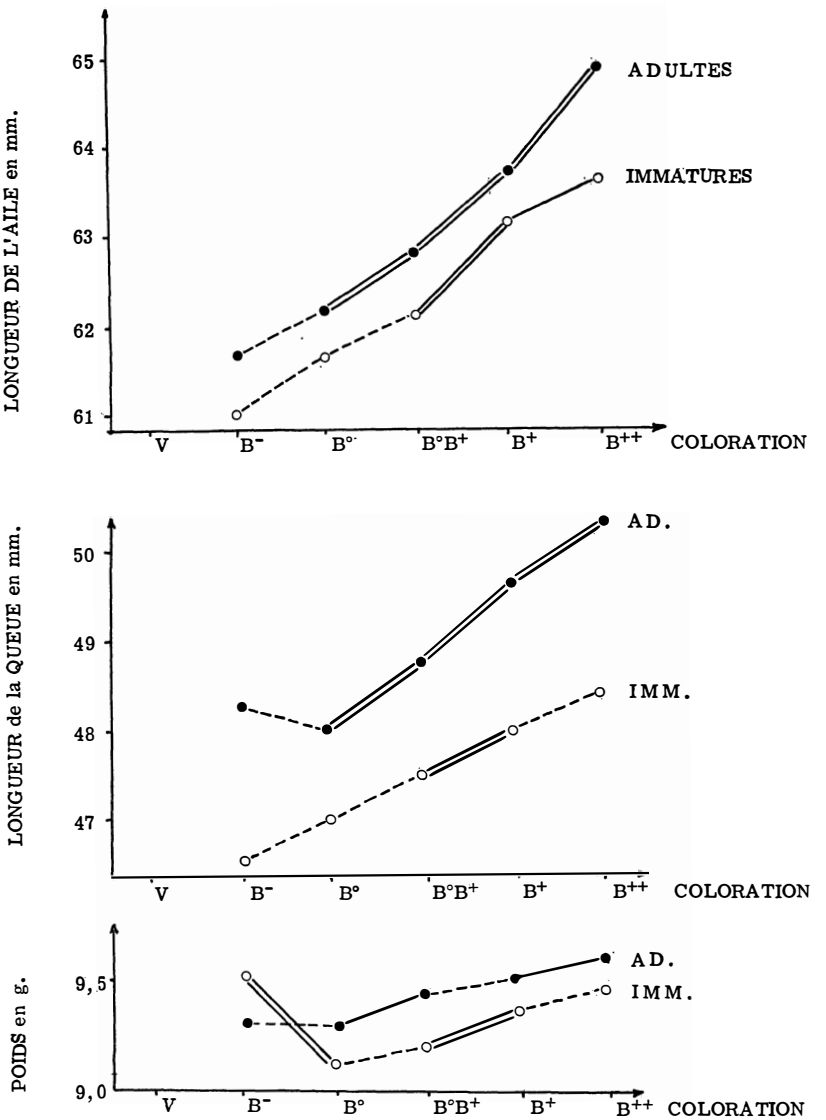


Figure 11. — Variation des moyennes de longueur d'aile, de longueur de queue et de poids en fonction de la coloration des Mésanges noires.

— — — — — Différences non significatives.
——————— Différences significatives.
═══════ Différences hautement significatives.

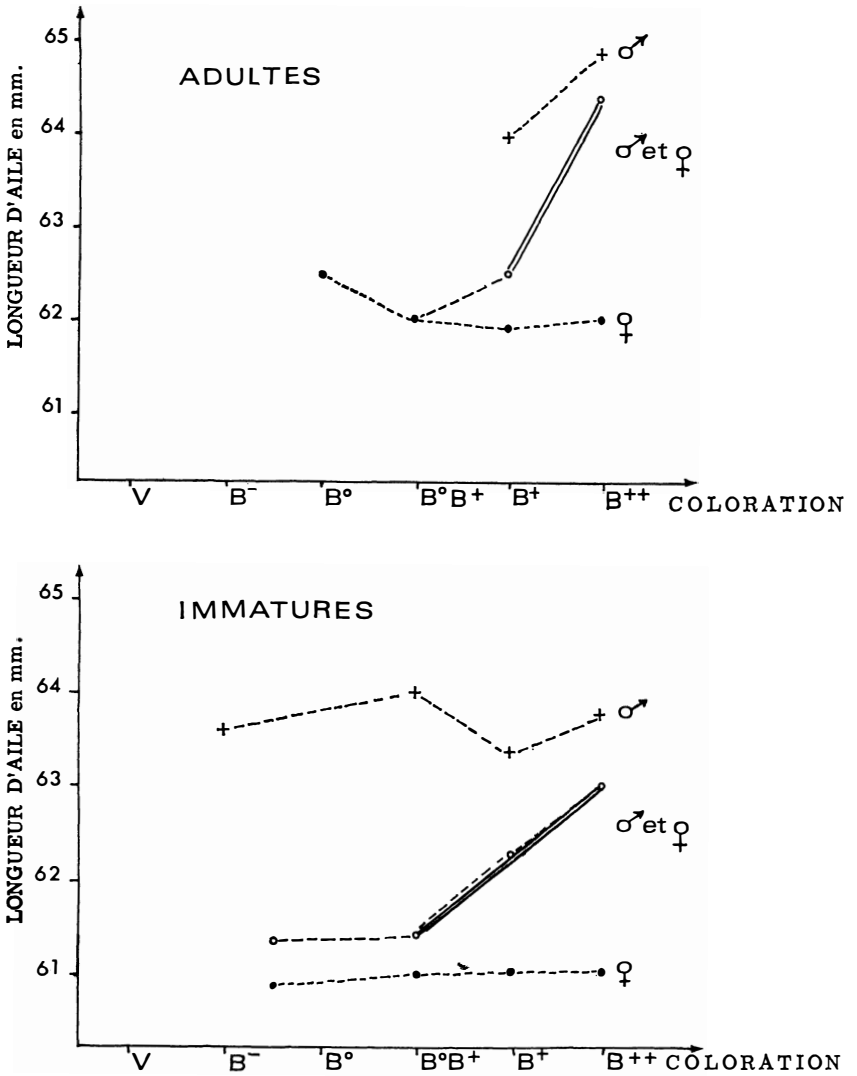


Figure 12. — Relation entre coloration et longueur d'aile chez les adultes et immatures. Chez les mâles et les femelles (observation des gonades), les différences de longueur d'aile entre types de coloration ne sont jamais significatives. En réunissant les mâles et les femelles, les différences deviennent significatives.

TABLEAU 9

Distributions de fréquences et distributions de fréquences relatives des colorations des adultes de Mésanges noires capturés entre le 10 août et le 10 octobre 1969.

DATES	B^0, B^-, V	B^0B^+	B^+	B^{++}
10 - 31 août	16 28 %	14 25 %	19 33,5 %	8 14 %
1 - 5 septembre	32 19 %	36 22 %	57 34 %	41 24,5 %
5 - 10 septembre	18 9 %	57 28 %	63 31,5 %	63 31,5 %
10 - 15 septembre	8 7 %	18 16 %	48 43 %	37 33 %
15 - 20 septembre	4 6 %	7 10 %	33 48 %	25 36 %
20 - 30 septembre	5 7,5 %	4 6 %	34 52,5 %	22 34 %
1 - 10 octobre	0 0 %	3 11 %	12 43 %	12 43 %

Golèze et les individus capturés en 1969 de régions en moyenne plus nordiques.

2. — *Dates de migration et importance géographique des déplacements.*

L'origine des individus transitant à Golèze-Bretolet lors des grandes invasions (1957, 1959, 1967 et 1969) n'est vraisemblablement *jamais très nordique*. D'après les travaux de Cramp et collaborateurs sur les invasions de 1957 et 1959 :

1) Les passages en Europe centrale (Alpes) commencent en même temps ou avant ceux d'Europe du Nord-Ouest (Cramp et collab., 1960 ; Cramp, 1963). Les individus nordiques (Scandinavie, Finlande, Pays Baltes, etc.) ont donc une trop grande distance à parcourir pour atteindre les Alpes avant la fin du passage massif à Golèze-Bretolet.

2) Des déplacements importants ont été notés dans toute l'Europe sauf en Tchécoslovaquie et en Hongrie. Malgré la rareté

des observateurs dans ces pays, des passages auraient dû être observés si les populations nordiques déferlaient vers les Alpes.

3) Enfin, les Mésanges noires des grandes plaines du Nord-Ouest de l'Europe « semblent préférer éviter les régions montagneuses..., tandis que celles d'Europe centrale se déplacent à travers les Alpes... » (Cramp, 1963) (voir aussi Fig. 14).

Les individus, passant à la Golèze en 1968, proviendraient vraisemblablement des populations du pied Nord des Alpes (Fuchs, 1970) car les ornithologues suisses, travaillant au col du Chasseral, parfaitement situé dans le Jura pour drainer ces populations, ont capturés trois fois plus de Mésanges noires que ceux de la Golèze (Benoit, com. orale), et les ornithologues de la Station Ornithologique de Kembs, située sur une île du Rhin au nord de Bâle, ont observé, cette année-là, plusieurs individus en migration sur cette île jamais fréquentée par cet oiseau en dehors des invasions (Binnert, com. orale).

3. — *Analyse des reprises.*

Les quelques reprises obtenues confirment assez bien cette dernière hypothèse. En 1949 (année d'invasion), une Mésange noire, baguée en Tchécoslovaquie, est reprise à Bâle (Sutter, 1950), en 1967 (invasion) une autre Mésange tchécoslovaque est reprise au Chasseral (Schifferli, 1969). Deux individus, bagués en 1957 et 1967, à Bretolet et au Chasseral, sont repris au printemps suivant en Allemagne (Würtemberg et Jura Souabe). Enfin, en 1969, quatre individus, bagués au printemps en Suisse, sont repris en automne à la Golèze.

Quant aux années de forte migration (1968, 1966 et à un moindre degré 1965), un individu bagué à la Golèze est repris, au printemps suivant, dans le sud du Würtemberg, et un autre bagué dans le canton de Lucerne (Suisse) est contrôlé à Bretolet (Fig. 13).

4. — *Conclusions.*

En 1969, *année d'invasion,* l'origine des individus petits et bleus serait donc limitée à l'Europe centrale ou moyenne.

En 1968, *année de forte migration,* les Mésanges grandes et vertes provenaient vraisemblablement des Alpes et du pied nord des Alpes.

Enfin, en 1970, *année sans migration visible,* les individus grands et verts auraient été d'origine locale.

II. — Les quartiers d'hivernage.

L'étude des quartiers d'hivernage est fondée sur l'analyse des 102 reprises d'oiseaux bagués à la Golèze ou à Bretolet.

Les Mésanges noires, *en invasion,* hivernent dans le Midi de la France, du Languedoc-Roussillon jusqu'à la Côte d'Azur, et

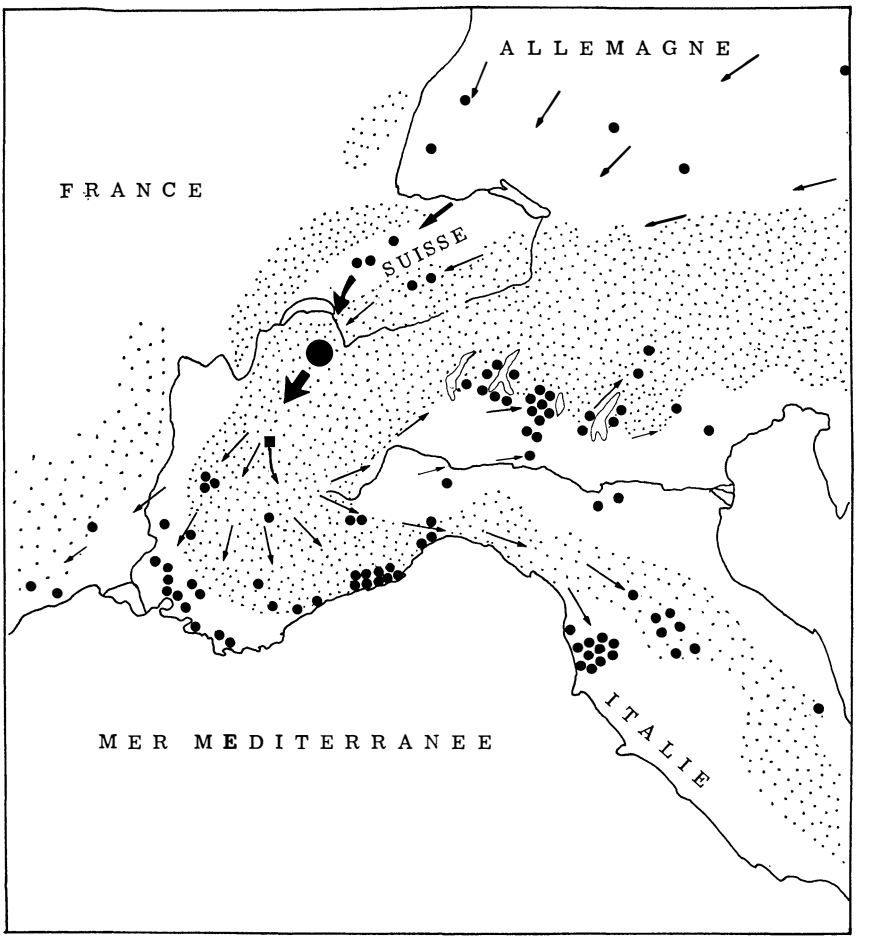


Fig. 13. — Reprises des Mésanges noires baguées aux cols de la Golèze et de Bretolet. Tous les individus repris en aval de la Golèze ont été bagués au cours d'une invasion. Les flèches symbolisent les voies de passages les plus *probables*. On remarquera que les quartiers d'hivernage s'étendent du sud ouest à l'est de la Golèze, et que la plupart des Mésanges noires hivernent dans des régions plus ou moins montagneuses.

■ Col du Glandon (5 reprises). ● Cols de Golèze - Bretolet.

en Italie, principalement dans la région des lacs et dans les Appennins près de Florence (Fig. 13). Les quartiers d'hivernage s'étendent donc du Sud-Ouest de la Golèze à l'Est-Nord-Est, et de 250 à 1000 kilomètres. En fait, 90 % des Mésanges parcourent 450 à 750 kilomètres après la Golèze et la distance moyenne, indépendante de la date de passage de l'oiseau, atteint 560 kilomètres, soit 575 chez les adultes et 555 chez les immatures.

A l'échelle européenne, les reprises de Mésanges noires, en invasion, confirment et complètent les données obtenues aux cols de la Golèze et du Bretolet. En effet, les individus nichant en Europe centrale hivernent vers le Sud, en Italie, et restent dans des milieux plus ou moins montagneux ; tandis que les Mésanges, nichant dans les plaines d'Europe du Nord-Ouest, migrent plutôt à l'Ouest et ne quittent pas les pays de plaine. Elles atteignent parfois le Sud de la France et l'Espagne (Fig. 14).

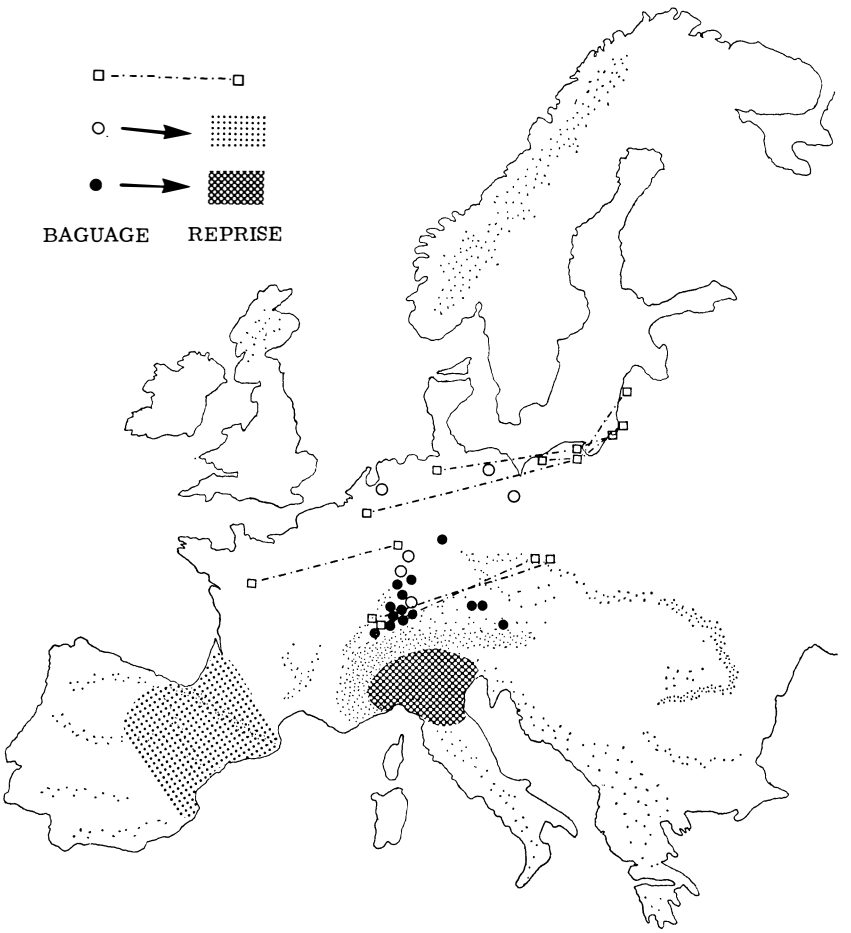


Figure 14. — Principales reprises de Mésanges noires baguées en Allemagne, Belgique, Pologne, Suisse, Tchécoslovaquie et U.R.S.S. Les oiseaux du nord-ouest de l'Europe migrent plutôt vers l'ouest - sud-ouest ou le sud-ouest et peuvent hiverner jusqu'en Espagne, tandis que ceux d'Europe moyenne se déplacent plutôt vers le sud ou le sud-ouest pour hiverner de « préférence » en Italie ou dans le midi de la France.

Dans leurs quartiers d'hivernage, les Mésanges visitent vraisemblablement les bois et les forêts de conifères et à un moindre degré les feuillus, maquis et garrigues méditerranéennes, car la carte des reprises se superpose assez bien à la carte des couvertures végétales. Elles fréquentent toutefois des milieux beaucoup plus variés que dans les quartiers de nidification puisqu'on les rencontre et reprend en ville dans les petits jardinets, dans les cultures, dans les milieux humides (Camargue, Tour du Valat) etc. Yeatman (1969 et com. écrite) les observe, chaque hiver consécutif à une invasion, dans un milieu partiellement couvert de buissons avec quelques arbres indigènes et exotiques.

Comme la Mésange charbonnière (Berdnt et Henss, 1967), le Beccroisé des sapins *(Loxia curvirostra)*, le Jaseur boréal *(Bombycilla garrulus)* (voir Svardson, 1957) et beaucoup d'autres espèces se livrant à des invasions, il se pourrait qu'un certain nombre de Mésanges noires nichent dans les quartiers d'hivernage sans entreprendre de migration de retour. En effet, trois reprises effectuées en Italie, en début septembre 1970, donc nettement avant l'arrivée normale des migrateurs, et en octobre 1960, suggèrent un stationnement d'un an car aucun déplacement n'a été observé en 1960 et 1970 à Bretolet et à Golèze.

En dehors des invasions, lors des fortes migrations comme en 1966 et 1968, aucune reprise n'a encore permis de localiser les quartiers d'hivernage. Toutefois, il y a de bonnes raisons de penser que les Mésanges noires ne descendent pas très au Sud et qu'elles n'atteignent pas les départements où la chasse des petits oiseaux est encore pratiquée, car les 2 000 à 2 500 oiseaux capturés aux cols de la Golèze et du Bretolet, auraient dû fournir une dizaine de reprises. La différence entre ces deux pourcentages de reprises est très hautement significative. Il est aussi vraisemblable qu'elles habitent, ces automnes-là, des milieux caractéristiques de leur espèce (forêts de conifères) et qu'elles restent ainsi beaucoup moins accessibles aux récupérateurs de bagues.

L'origine et la destination des *Parus ater* passant par la Golèze s'avèrent donc plus lointaines les années d'invasion que les autres années.

III. — Les voies de migration.

Les routes de migration des Mésanges noires s'écartent considérablement de la droite joignant le point de baguage au point de reprise. Elles empruntent des trajets sinueux qui peuvent prendre localement une direction diamétralement opposée à leur direction générale. Progressant d'arbuste en arbuste ou d'arbre en arbre, elles n'hésitent pas à faire de nombreux détours pour gagner un bosquet, un bois ou une forêt, ou pour profiter au maximum de la végétation boisée dont elles disposent (Biber, 1971 ; Frelin, 1971 ;

Petitmermet, 1963 et Scherrer, 1967). Se déplaçant à très basse altitude, elles sont tributaires de la topographie et pour éviter les hauts massifs montagneux, elles empruntent les vallées et les cols qui les contournent (par exemple le val d'Illiez, la haute vallée de la Dranse, les cols de Bretolet, Golèze, Glandon, etc.).

Contrairement aux grands migrateurs, la direction de vol est constamment modifiée et la trajectoire n'a rien de rectiligne. En conséquence, les routes de migration s'enchevêtrent plus ou moins et celle passant aux cols de la Golèze et du Bretolet se ramifie rapidement pour atteindre les quartiers d'hivernage allant du Languedoc-Roussillon à l'Italie du Nord.

Certains individus hivernant en Italie pourraient remonter directement vers le Nord, car le versant Sud des Alpes, beaucoup plus rapidement déneigé au printemps et boisé jusqu'à de hautes altitudes leur offrirait des voies de passage praticables. Malheureusement, une seule reprise dans le Tessin, au mois d'avril, confirme l'hypothèse de cette migration en boucle.

2. PHENOLOGIE DE LA MIGRATION

I. — Dates de passage.

Dans son étude sur la phénologie de la migration des principales espèces transitant au col du Bretolet, Dorka (1966) constate que les dates de passage des migrateurs au long cours sont beaucoup moins variables que celles des migrateurs à faible et moyen cours. Cette règle s'applique parfaitement à la Mésange noire, puisqu'il est difficile de trouver, chez ce petit migrateur, deux années dont les dates de passage coïncident exactement.

1. — *Variation des dates de passage selon les années* (Fig. 15).

La régularité du passage, lors des invasions, est encore toute relative. En effet, à Bretolet, en 1959, le maximum de Mésanges noires était observé vers le 10 septembre et en 1967 et 1969, il a fallu attendre les dix derniers jours de septembre. Les retards et les avances par rapport à l'horaire normal de la migration peuvent trouver plusieurs explications :

— Une variabilité naturelle due à l'absence d'un facteur externe synchronisant les départs, tel que la photopériode chez les grands migrateurs.
— Une composition du flot migratoire différente d'une invasion à l'autre.
— Une grande sensibilité aux conditions météorologiques.

La première explication est probable puisque le déterminisme de l'impulsion migratoire ne serait pas lié à la photopériode qui règle le cycle de l'oiseau de façon mathématique, mais à un fac-

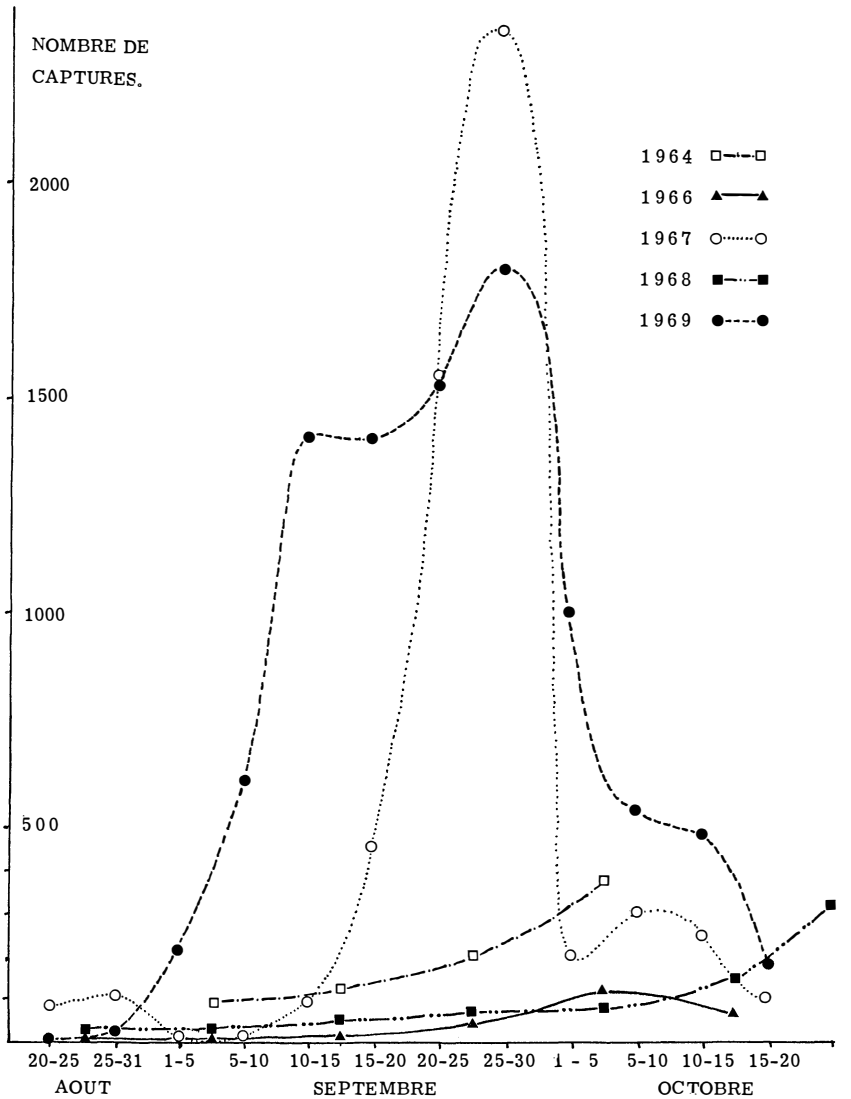


Figure 15. — Dates de passage des Mésanges noires au cours des automnes 1964, 1966, 1967, 1968 et 1969. En 1965 et 1970, le nombre de captures est trop faible pour figurer sur ce graphique. Les maximums de captures de 1964, 1966 et 1968 sont plus tardifs que ceux de 1967 et 1969.

teur psychologique (cf. infra). La seconde hypothèse est, elle aussi, plausible car chaque catégorie de sexe, d'âge ou de pays d'origine peut posséder ses propres dates de passage, et chacune peut varier en proportion d'une invasion à l'autre. Enfin, la troisième explica-

tion est quasiment certaine car la moindre perturbation météorologique bloque totalement le passage comme on le verra plus loin.

Si les dates de passage des Mésanges noires, *en invasion,* se révèlent assez variables par rapport à celles des grands migrateurs et même à celles de certains petits migrateurs comme la Mésange bleue *(Parus caeruleus,* Frelin, 1971), elles restent néanmoins assez stables par rapport à celles des Mésanges noires *en migration partielle.* Lors des invasions de 1959, 1967 et 1969, les premiers migrateurs arrivèrent à la fin août, puis des troupes entières passèrent le col dès les premiers jours de septembre (sauf en 1967 où de nombreuses perturbations météorologiques se succédèrent) et le passage se termina vers le 15 - 20 octobre. Les autres années, la migration commença aussi bien à la mi-septembre (1965), qu'au début octobre (1966) ou qu'à la mi-octobre (1968). Les maximums, les fins et même les durées de migrations furent eux aussi variables.

A la lumière de ces données, on peut classer les déplacements des Mésanges en trois catégories :

— Les déplacements de grande envergure, toujours *précoces,* et concernant un grand nombre d'individus : ce fut le cas des invasions de 1957, 1959, 1967 et 1969.

— Les déplacements de moyenne et petite envergures, plus *tardifs* que les précédents et concernant un nombre relativement faible d'individus : ce fut le cas des migrations « partielles » de 1968 et 1966.

— Enfin, les déplacements locaux ou régionaux, de très faible importance numérique, s'étalant sur presque tout l'automne, comme en 1961, 1963 et 1970.

Entre ces trois catégories, on rencontre tous les intermédiaires : ainsi, en 1964, on assista à une « mini-invasion » tardive ou à une très forte migration « partielle » précoce et en 1965, on observa une « mini-migration » précoce ou un fort erratisme (Fig. 15).

2. — *Dates de passage des différentes catégories d'âge.*

Chez la plupart des Passereaux, on constate que les jeunes migrent avant les adultes, et les femelles avant les mâles. A Heligoland, Weigold (1930) a remarqué que parmi les Pinsons des arbres *(Fringilla coelebs),* les migrateurs les plus précoces, sont en majorité des jeunes. Ces observations ont été confirmées en Hollande par Deelder (1952) et au col du Bretolet par Schifferli (1963). Les mêmes faits se retrouvent chez le Bruant des roseaux *(Emberiza schoeniclus),* l'Alouette des champs *(Alauda arvensis),* le Rougequeue *(Phoenicurus sp.),* le Pipit des arbres *(Anthus trivialis)* (Steinfatt, 1941), les Bergeronnettes grise et printanière *(Motacilla alba* et *M. flava)* (Drost et Schutz, 1940 ; Koskimies, 1947 et Mester, 1959), etc.

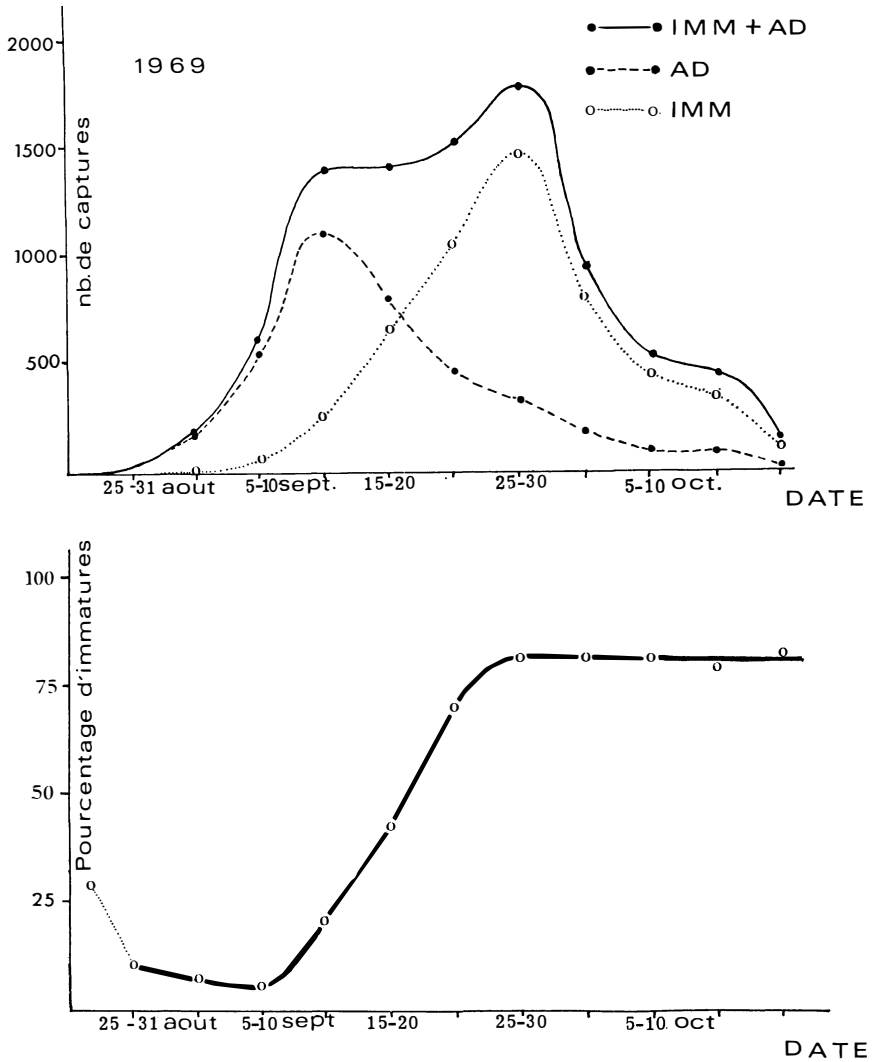


Figure 16. — Nombre de captures d'adultes et d'immatures en fonction de la date (graphique supérieur) et évolution du pourcentage d'immatures capturés en 1969 (graphique inférieur). Au cours de cette invasion, les adultes précédèrent les immatures d'une quinzaine de jours.

Au col de la Golèze, en 1969, on observa chez la Mésange noire à un ordre de *passage selon l'âge rigoureusement inverse* (Fig. 16). Ce furent les adultes qui ouvrirent la marche et les jeunes qui la fermèrent. Moreau (1953) a constaté, en Egypte, un ordre de passage identique chez plusieurs espèces. Ce qu'il y eut de frappant, cette année-là, ce fut la grande avance des adultes (environ 15

jours) sur les jeunes, et le très fort pourcentage global d'adultes : 42,5 %.

En 1967, les adultes arrivèrent en même temps que les immatures et terminèrent leur passage légèrement avant eux, si l'on en croit les données des bagueurs. Le pourcentage d'adultes s'éleva à 23 %.

Les années 1968 et 1966 se caractérisèrent par le faible nombre d'adultes (2,8 % et 2 %) qui se répartirent régulièrement au cours du passage. Quant aux passages des adultes et des immatures des années 1964, 1965 et 1970, ils furent apparemment synchrones.

Finalement, les invasions se composent d'un grand nombre d'adultes (supérieur à 20 %) qui précèdent ou accompagnent les

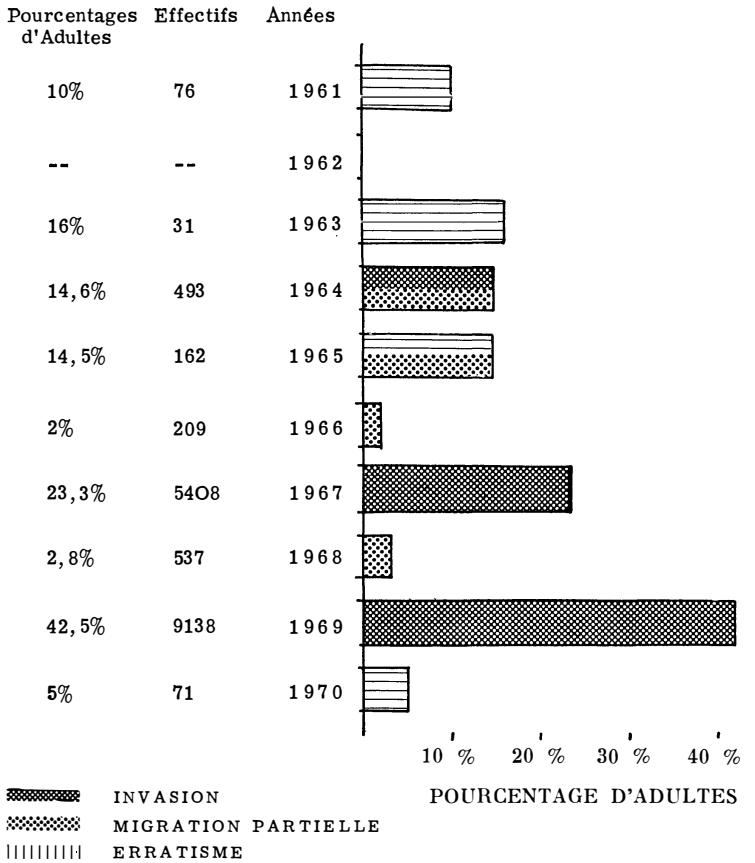


Figure 17. — Pourcentages d'adultes capturés au cours des différents automnes. Les effectifs portés dans la deuxième ligne se rapportent aux adultes et aux jeunes. Le pourcentage d'adultes est élevé durant les invasions, faible durant les migrations, moyen et variable durant les erratismes.

immatures. Les migrations partielles ne comprennent pratiquement pas d'adultes et les erratismes locaux se caractérisent par un pourcentage d'adultes constant au cours de l'automne, et toujours moyen (4 à 18 %) (Fig. 17).

3. — *Dates de passage des Mésanges noires selon le sexe.*

Pour l'année 1969, nous avons eu la possibilité d'employer deux méthodes pour calculer le sex-ratio : le recours à l'indice S, et la détermination du sexe par observation des gonades. Finalement, les deux méthodes ont fourni des résultats quasiment identiques. Les figures 18 et 19 montrent, chez les immatures et les adultes, une augmentation plus ou moins régulière du pourcentage de mâles au cours de la saison. Les femelles, en nombre quasiment égal à celui des mâles, précédèrent donc quelque peu ces derniers (par l'indice S : 47 % de ♂♂ chez les immatures et 54 % chez les adultes et par les individus sexés : 55 % de ♂♂ chez les immatures et 50 % chez les adultes).

En 1968, on constata, grâce à l'indice S, une très forte majorité de femelles (près de 80 %) au tout début de la migration. Par la suite, cette supériorité s'amenuisa pour atteindre 62 % entre le 20 et le 25 octobre. La Station ayant arrêté ses activités à cette date, il ne fut pas possible de savoir si ce furent les mâles qui « fermèrent la marche ». Qu'il en ait été ainsi ou non, on observa, en début de saison, un pourcentage de mâles beaucoup plus faible qu'en 1969.

En 1970, les mâles, aussi nombreux que les femelles (49 % de mâles par l'indice S), les accompagnèrent dans leur erratisme.

Finalement, la migration des mâles suit ou accompagne celle des femelles. De plus, nous retrouvons les trois types de déplacements avec un sex-ratio caractéristique : 1/1 lors des invasions, 1/4 lors des migrations « partielles » et 1/1 lors des erratismes.

4. — *Dates de passage des populations présumées.*

Les migrateurs, composant l'invasion de 1969, appartenaient vraisemblablement à deux populations d'origine géographique différente : une locale, alpine, et une plus nordique, non alpine, provenant de l'Europe moyenne.

La taille des individus « nordiques » étant inférieure à celle des alpins, nous devrions pouvoir mettre en évidence l'arrivée des migrateurs d'Europe moyenne en étudiant l'évolution de la moyenne des tailles au cours de la saison. Le nombre d'individus « sexés » par observation des gonades étant insuffisant, nous diminuerons l'effet du dimorphisme sexuel en envisageant successivement sur chaque type de coloration.

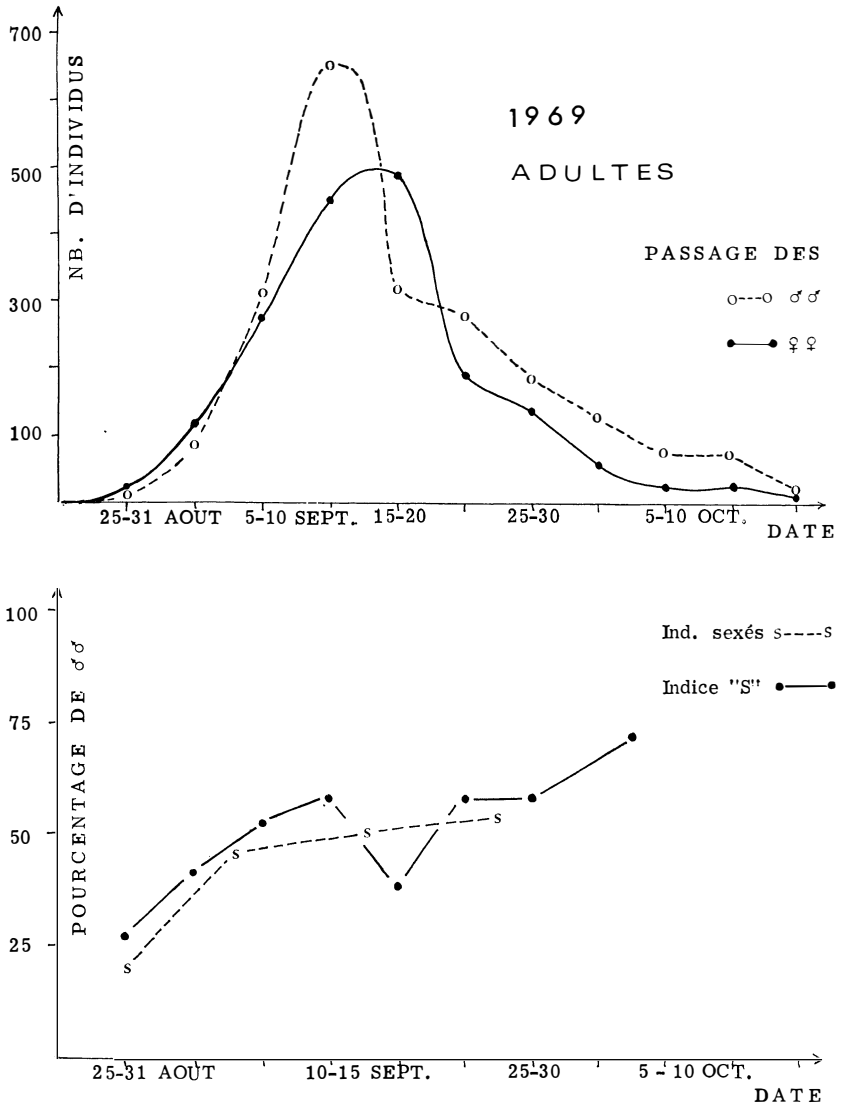


Figure 18. — Passage des mâles et femelles adultes lors de l'invasion de 1969 (au-dessus : détermination du sexe par l'indice S).

Evolution du pourcentage des mâles adultes dont le sexe est déterminé par l'indice S (trait continu) ou par observation des gonades (tireté) (au dessous).

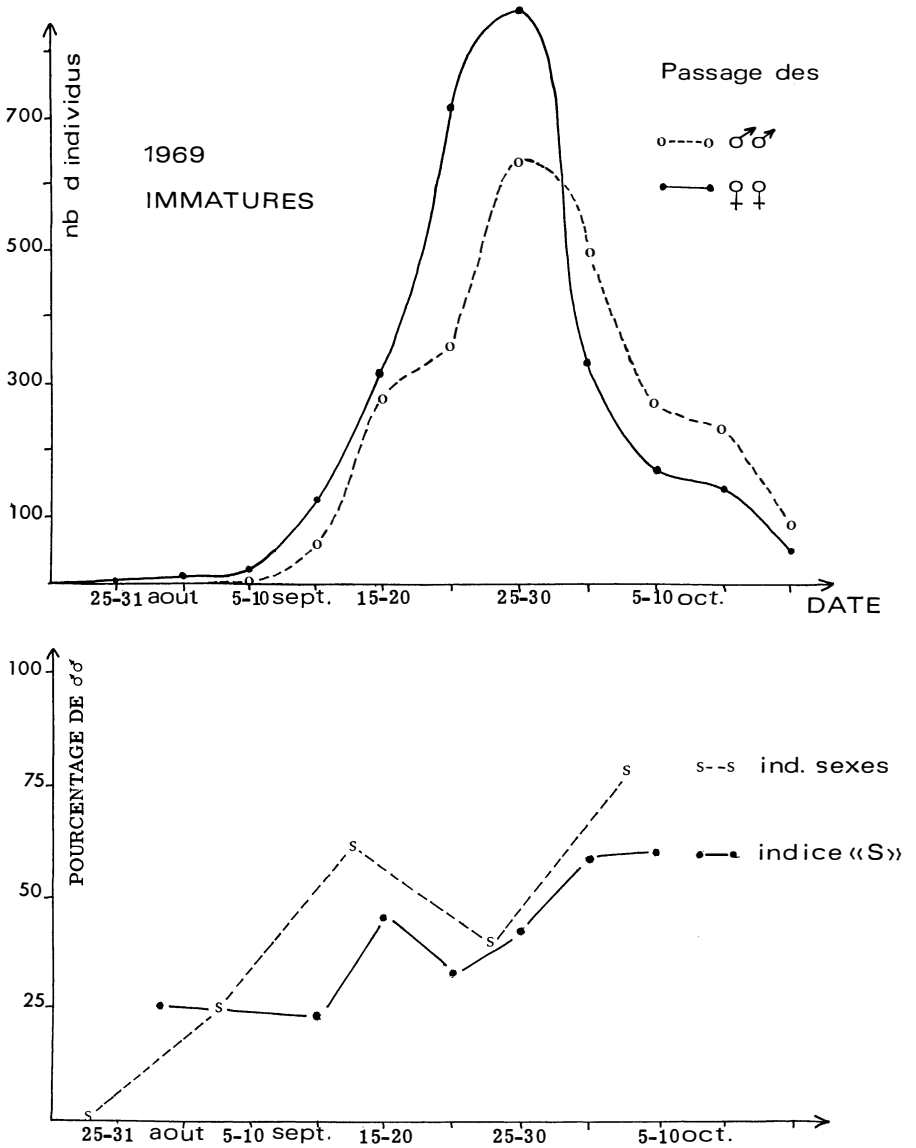


Figure 19. — Passage des mâles et femelles immatures au col de la Golèze lors de l'invasion de 1969 (détermination du sexe par l'indice S).

Au-dessous : évolution du pourcentage des mâles immatures, sexés par l'indice S (trait continu) ou par observation des gonades (tireté).

Chez les adultes de coloration B^{++} et B^{+}, la taille des individus est maximale en début de saison, minimale vers le 20 - 25 septembre et en augmentation à la fin du passage (Fig. 20 et 21). La forme des deux courbes s'explique en admettant que les individus alpins constituent la majorité des captures en début de saison ; que les Mésanges noires d'Europe moyenne deviennent par la suite les plus nombreuses (d'où diminution de la moyenne des tailles) ; enfin, que le passage de ces dernières s'atténue plus rapidement que celui des alpines ou alors que le pourcentage croissant des mâles entraîne une augmentation de la moyenne des tailles.

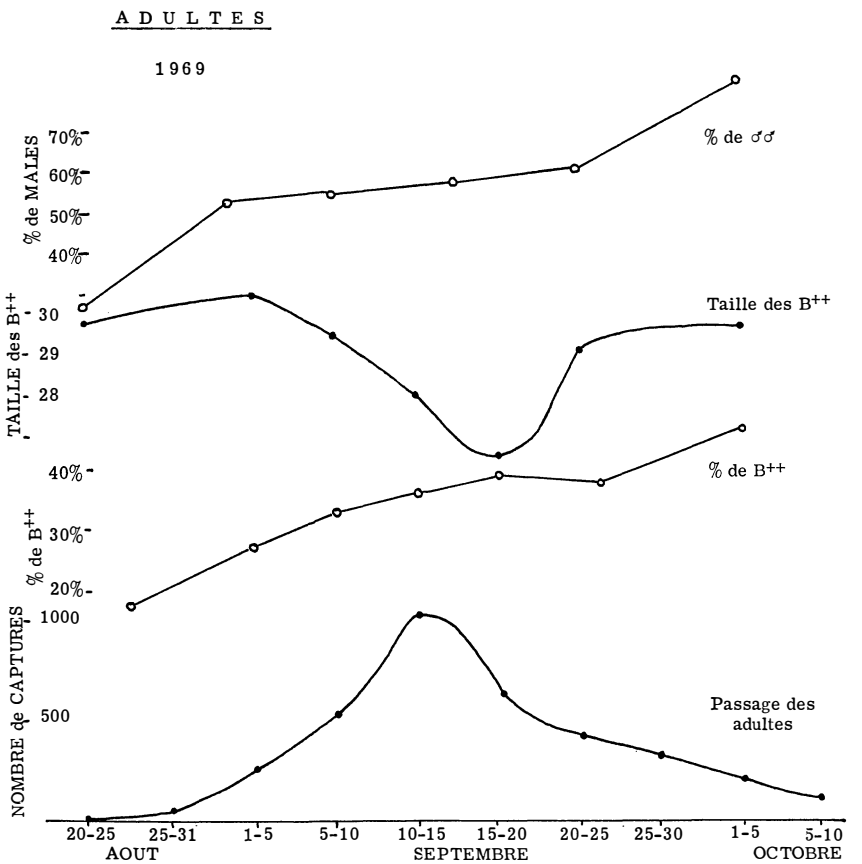


Figure 20. — Evolution du pourcentage des mâles (moyenne des deux méthodes de détermination), de la taille des B++ (T = 2 A + Q, *cf.* le texte), du pourcentage de B++ et du nombre de captures d'adultes au cours de l'invasion de 1969. Quand le passage des adultes s'intensifie (début septembre) la taille des individus de coloration B++ diminue malgré l'augmentation du pourcentage de mâles.

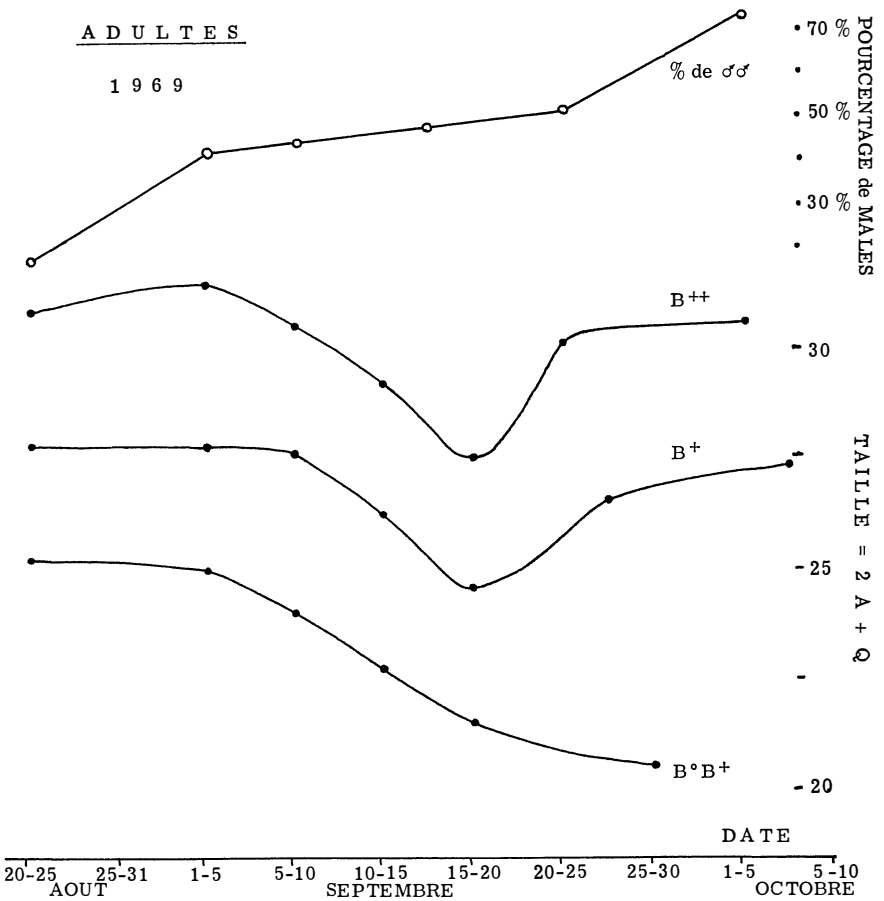


Figure 21. — Evolution du pourcentage de mâles (moyenne des deux méthodes de détermination) et de la taille (T = 2A + Q) des adultes de coloration générale bleue au cours de l'invasion de 1969. Entre le 1 et le 10 septembre la moyenne des tailles commence à diminuer.

Chez les adultes B°B+, composés en majorité de femelles, nous constatons toujours une diminution de la taille en début de saison, mais pas d'augmentation en fin de saison (Fig. 21). De plus, le pourcentage des individus les plus verts s'abaisse en fin de saison (tableau 9). La diminution de la taille observée en début de passage massif correspondrait donc, là aussi, à l'arrivée des migrateurs d'Europe moyenne. Quant à l'augmentation de la taille et du pourcentage d'individus bleus, elle ne correspondrait pas à la disparition des individus d'Europe moyenne, mais plutôt à l'augmentation du pourcentage de mâles car d'une part, la taille des Mésanges les plus vertes (surtout des femelles) ne varie plus

et d'autre part le pourcentage de ces dernières décroît au cours de la saison (tableau 9).

Finalement, les premiers individus d'Europe moyenne arriveraient au début du passage massif et les derniers à sa fin. De plus, les femelles précéderaient quelque peu les mâles.

II. — Répartition horaire des captures.

Les données de l'observation directe sur le terrain complétant celles du baguage présentées dans la figure 22, nous présenterons globalement les principaux résultats de ces deux méthodes.

La Mésange noire est un migrateur *exclusivement diurne*. Pendant les invasions, les individus les plus précoces arrivent au col de la Golèze une demi-heure après le lever du jour. Vers 7 h 30 - 8 h 30 (6 h 30 - 7 h 30 G.M.T.), quand l'aulnaie est ensoleillée, les effectifs augmentent brusquement pour atteindre un maximum vers 11 heures. A partir de midi, les Mésanges noires encore nombreuses dans l'aulnaie, stationnent de plus en plus longtemps avant de franchir le col, et dès 13 - 14 heures, rebroussent fréquemment chemin dans la vallée de la Dranse. Le soir, les derniers individus fréquentent le col jusqu'à 17 - 18 heures (Fig. 22).

A la Tour du Valat, en Camargue, la répartition horaire des captures (Fig. 22 B) s'avère totalement différente. Les Mésanges en hivernage vagabondent en quête de nourriture le matin comme l'après-midi, et les captures se répartissent sur toute la journée jusqu'à la tombée de la nuit. Ainsi, après 13 heures, 69 % des Mésanges noires sont encore capturées, au lieu de 15,5 % à la Golèze (pendant une invasion).

A la Golèze, les Mésanges noires en erratisme se répartissent encore différemment. De 9 heures à 11 h 30, les pérégrinations dans l'aulnaie sont fréquentes et régulières puis, à partir de 13 heures, elles deviennent de plus en plus espacées.

La répartition horaire des captures de Mésanges noires dépend donc essentiellement de l'activité de l'oiseau qui variera selon son état physiologique, la date, les conditions écologiques, topographiques et géographiques du lieu de piégeage, etc. (voir Topinska, 1969). A la Golèze, en automne, les deux principales activités sont la migration et la recherche de nourriture pour accumuler ou récupérer les réserves énergétiques. Pour se faire une idée de la part accordée à chacune des activités, nous exploiterons surtout les données de l'observation. Tôt le matin, vers 7 - 9 heures, les Mésanges, en invasion, traversent rapidement l'aulnaie et passent directement le col. Vers 10 heures, elles s'attardent de plus en plus dans les buissons ; souvent elles s'attendent, s'appellent, se regroupent puis « se décident » à franchir le col. Les individus capturés

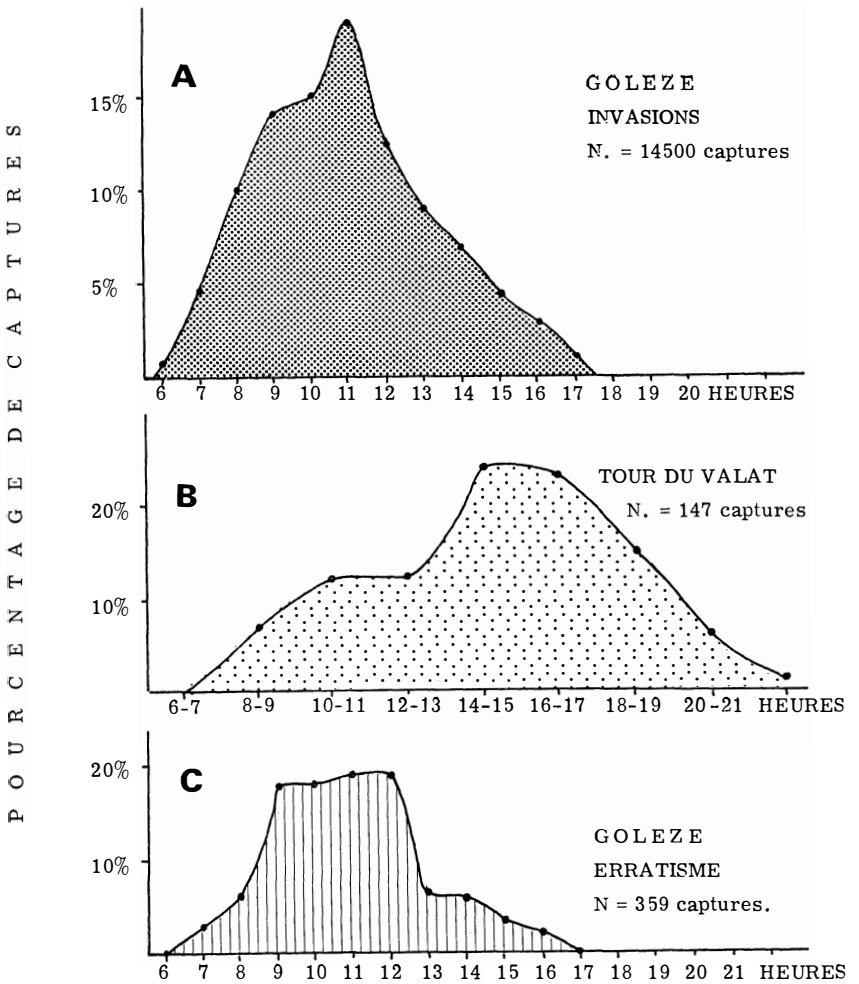


Figure 22. — Répartition horaire des captures à la Golèze pendant les invasions de 1967 et 1969 (A), à la Tour du Valat en 1957, 1959, 1967, 1969 (B), et la Golèze pendant les erratismes de 1961, 1965 et 1970 (C). A la Tour du Valat, la répartition horaire des captures est nettement décalée vers l'après-midi.

perturbent alors la marche puisqu'ils crient et font appelants. Vers 11 heures, la densité dans l'aulnaie atteint son maximum. L'après-midi, les Mésanges, passant le col, deviennent de plus en plus rares ; la plupart des individus se nourrissent dans les aulnes et redescendent dans la vallée de la Dranse.

RESUME

De 1965 à 1970, 15 525 Mésanges noires *(Parus ater)* ont été capturées au col de la Golèze, situé dans les Préalpes françaises à environ 35 kilomètres au Sud du lac Léman et à 3 kilomètres au Sud-Ouest du col de Bretolet (Suisse). Le nombre et l'emplacement des filets sont restés constants tout au cours des automnes (mi-août à mi-octobre) et d'une année sur l'autre.

Un seul observateur a apprécié l'adiposité et la coloration des parties supérieures des Mésanges noires, a mesuré les longueurs d'aile et de queue, a pris le poids et a déterminé l'âge et le sexe d'un grand nombre d'individus.

Les valeurs d'un indice $S = 2A + Q + C$ (A = longueur d'aile, Q = longueur de queue et C = coloration) ont permis de déterminer le sexe de près de 50 % des individus avec une probabilité supérieure ou égale à 95 %. Les probabilités ont été calculées à partir de 204 individus dont le sexe a été déterminé par examen des gonades.

Les résultats suivants ont été obtenus :

1) Le nombre des captures varie considérablement selon les années :
— 5 408 en 1967 et 9 131 en 1969 : années d'invasion.
— 209 en 1966 et 537 en 1968 : années de migration partielle.
— 162 en 1965 et 71 en 1970 : années d'erratisme.

2) L'analyse des données biométriques a permis de mettre en évidence des variations de la moyenne des tailles et des colorations en fonction de l'importance des déplacements.
— En 1968 : migration partielle : individus de grande taille avec parties supérieures gris-vert.
— En 1969 : invasion : individus de petite taille avec parties supérieures gris-bleu.
— En 1970 : erratisme : individus de grande taille avec parties supérieures gris-vert.

D'après les données de Jouard (1928) et de Snow (1955) l'origine des individus en invasion serait plus nordique que celle des autres individus. Les quelques reprises de bagues (Fig. 11) et les observations sur le terrain confirment cette façon de voir.

3) Les 102 reprises de Mésanges noires baguées à Golèze ou Bretolet lors des invasions, montrent que les quartiers d'hivernage s'étendent du Languedoc-Roussillon à l'Italie du Nord et péninsulaire, soit du Sud-Ouest de la Golèze à l'Est. Lors des migrations partielles et des erratismes, aucune reprise de bague n'a montré la destination des Mésanges.

4) Migrant toujours à très basse altitude, les Mésanges empruntent des voies de passage très sinueuses pour profiter au maximum

de la végétation boisée et pour contourner les obstacles montagneux telle que la haute chaîne alpine.

5) Les dates de passage des Mésanges noires varient considérablement selon les années : tardives dans le cas des migrations partielles (pas avant octobre), précoces dans celui des invasions (dès la fin août).

6) En 1969 les adultes précédèrent les jeunes d'une quinzaine de jours.

7) Le pourcentage d'adultes se révèle très élevé pendant les invasions (42,5 % en 1969 et 23 % en 1967) faible pendant les migrations partielles (2 % en 1966 et 2,8 % en 1968) et variable pendant les erratismes.

8) Le sex-ratio fut égal à 1 : 1 lors de l'invasion de 1969, à 1 : 4 (80 % de ♀♀) lors de la migration partielle de 1968 et à 1 : 1 lors de l'erratisme de 1970.

9) Les dates de passage des mâles et des femelles diffèrent peu.

10) Lors de l'invasion de 1969, les dates de passage des populations « nordiques » coïncident avec celles de tous les individus.

11) La migration de la Mésange noire est exclusivement diurne. Le passage débute vers 6 h 30 (heure locale) atteint un maximum à 11 heures pour s'éteindre dans l'après-midi.

SUMMARY

From 1965 to 1970, 15,525 Coal tits were captured at La Golèze pass, situated in the French Alps at approximately 35 Km south of Lac Leman and 3 Km South-West of Bretolet pass. The number and location of mist-nests remained the same throughout each trapping period (mid-august to mid-october) from one year to another. Fat deposits and coloration of the upper parts of a large number of birds were noted, wing length measured, and the weight, age and sex determined.

1) The number of captures varied considerably from year to year despite constant trapping effort : 5408 in 1967 and 9131 in 1969 (years of irruption) ; 209 in 1966 and 537 in 1968 (years of partial migration) ; 162 in 1965 and 71 in 1970 (years of erratic movement).

2) Coloration varied from year to year. In 1968, a year of partial migration, large individuals had grey-green upper parts. In 1969, a year of irruption, small individuals had grey-blue upper

parts. In 1970, a year of erratic movements, the large individuals had grey-green upper parts.

The studies of Jouard (1928) and of Snow (1955) suggest that there are a greater proportion of individuals of northern origin in the autumn of years of irruption than in other autumns. Some of the recaptured birds (fig. 11) and field observations of the present study confirm these conclusions.

3) The locations of recapture of 102 coal tits, ringed at La Golèze and Bretolet during irruption years, indicated a winter range which included Languedoc-Roussillon, northern Italy and Italian peninsula. During years of partial migration and erratic movements, no recaptures were recorded.

4) Coal tits invariably migrated at very low altitudes and by sinuous routes, generally following lines of woody vegetation and avoiding mountain obstacles.

5) The dates of passage of Coal tits varies considerably from year to year. The passage was late in years of partial migration (not before October), and early in years of irruption (the end of August).

6) In 1969, the migration of adults preceeded that of immatures by fifteen days.

7) The percentage of adults was very high (42,5 % in 1969 and 23 % in 1967) during irruptions, very low during partial migrations, and very variable during erratic movements.

8) The male/female sex-ratio approximates to 1/1 during irruptions, 1/4 during partial migrations and 1/1 during erratic movements.

9) The dates of passage for males and females did not differ significantly.

10) During irruptions, the dates of passage of Northern populations coincided with the dates of passage of all other individuals.

11) The migration of the Coal tit takes place exclusively during daylight hours. The passage begins around 06.30 hours (local time), attains a maximum at 11.00 hours and decreases throughout the afternoon.

(A suivre.)