HAL open science

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

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. II. Revue d'Écologie, 1972, 2, pp.257-313. hal-03531439

HAL Id: hal-03531439

https://hal.science/hal-03531439v1

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. II.

par Bruno SCHERRER

Dans cette seconde partie de notre travail nous envisagerons successivement les modalités de la migration et les états physiologiques des Mésanges noires avant et après leurs déplacements.

3. LES MODALITES DE LA MIGRATION

I. — COMPORTEMENT MIGRATOIRE.

Avant d'aborder la description du comportement des Mésanges en migration, il nous faut d'abord préciser certaines de nos techniques d'étude.

1. — *Méthodes.*

L'analyse des contrôles sur place fournit de très précieux renseignements sur le comportement migratoire et l'état physiologique des Mésanges noires en migration. En effet, les individus bagués à Bretolet et repris à la Golèze, ou les individus bagués et repris à la Golèze peuvent se comporter de trois façons : (fig. 23)

a) L'oiseau, en plein vol migratoire, passe directement les cols de Bretolet et de la Golèze. Il est alors capturé à Bretolet et repris quelques instants plus tard à la Golèze (contrôle Bretolet-Golèze).

b) L'oiseau, en fin d'étape, s'arrête dans la vallée de la Dranse ou les environs. Il peut alors franchir le col de Bretolet (capture), se reposer dans la vallée de la Dranse, puis reprendre sa route en franchissant le col de la Golèze (reprise) (contrôle Bretolet-Golèze). Il peut aussi passer Bretolet sans se faire prendre, être capturé peu après à la Golèze, rebrousser chemin dans la vallée de la Dranse, puis poursuivre sa route par la suite (contrôle Golèze-Golèze). Dans ce cas, l'heure de baguage correspond plus

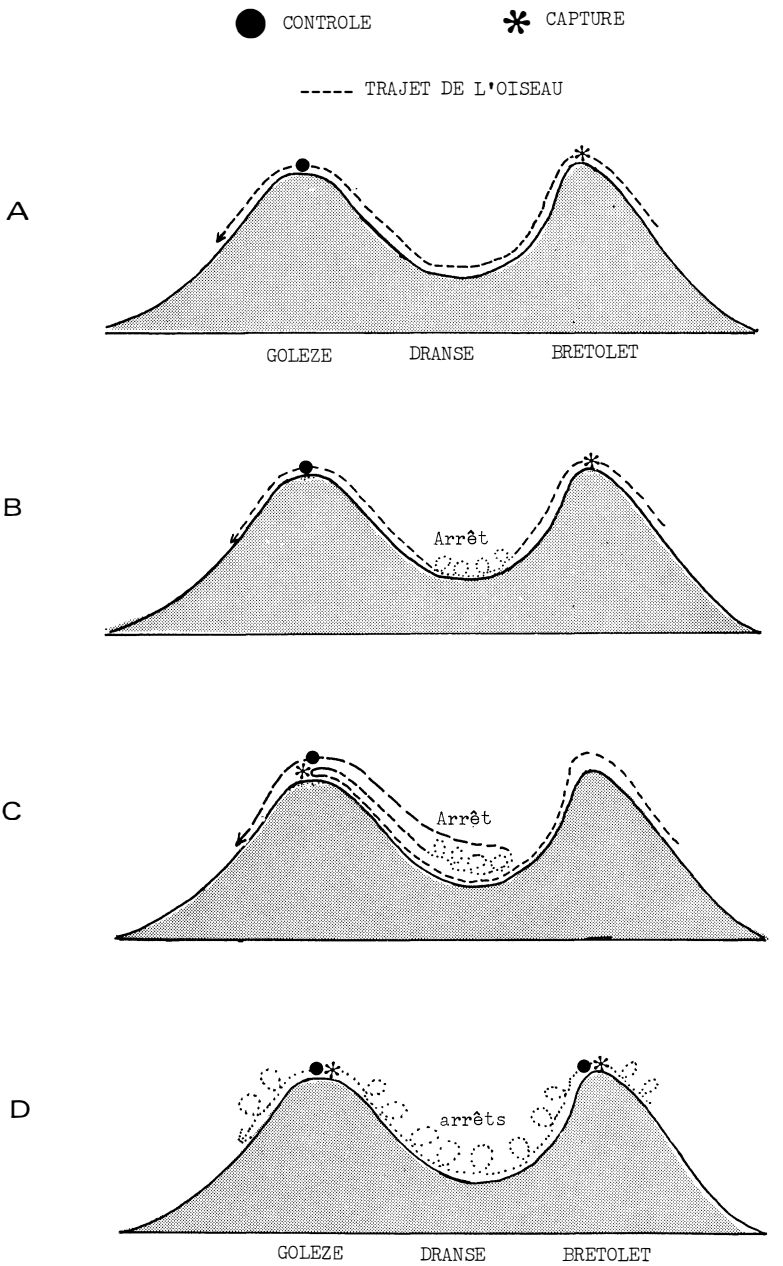


Figure 23

A — Contrôle Bretolet-Golèze : l'oiseau passe directement les deux cols.
B — Contrôle Bretolet-Golèze : l'oiseau capturé à Bretolet, s'arrête dans la vallée de la Dranse puis repart.
C — Contrôle Golèze-Golèze : l'oiseau franchit Bretolet, est bagué à la Golèze, retourne dans la vallée de la Dranse, s'y arrête puis repart.
D — Contrôles Bretolet-Golèze, Golèze-Golèze, Golèze-Bretolet : transhumances.

ou moins à l'heure d'arrêt du migrateur et l'heure de recapture à l'heure de départ.

c) Enfin l'oiseau vagabonde au moment de la capture ou de la reprise. Il s'agit alors de sédentaires locaux ou de migrateurs qui se sont reposés avant d'être capturés ou après avoir été contrôlés. Le jour et l'heure de capture et de contrôle ne correspondent donc plus au jour et à l'heure d'arrivée et de départ de l'oiseau.

L'étude de la durée du repos et des heures de début et de fin d'étapes journalières peut être abordée grâce aux individus de la catégorie « b ». Malheureusement rien ne les distingue, lors du baguage ou de la recapture, des individus de la catégorie « c ». Ce ne sera donc qu'à la lumière des résultats et des observations sur le terrain qu'il sera possible de déterminer l'importance des transhumances (c) par rapport aux arrivées et départs réels des migrateurs.

2. — *Heures de départ des migrateurs.*

A part les quelques indications sur l'envol du premier flot de migrateurs, la répartition horaire des captures fournit peu de renseignements sur l'heure de départ de l'ensemble des individus. Aussi exploiterons-nous les données des contrôles sur place de 1967, 1969 et fin octobre 1968, en admettant que l'heure de contrôle corresponde à l'heure de départ.

La répartition horaire des contrôles (fig. 24 A) diffère considérablement de celle des captures (fig. 22 A). Le maximum ne se situe plus à 11 heures mais à 8 heures et la courbe devient franchement asymétrique : dès 9 heures, 57 % des contrôles au lieu de 19 % des captures ont déjà été effectués, de plus, après 12 heures, il ne reste plus que 12 % des contrôles au lieu de 25 % des captures.

L'observation de la migration au niveau du col montre que les passages sont de moins en moins fréquents à partir de 14 heures. Les individus contrôlés dans l'après-midi correspondent donc vraisemblablement à des Mésanges en vagabondage.

Entre 10 et 12 heures, la répartition horaire des contrôles présente un palier bien marqué. Celui-ci se produisant au moment du maximum des transhumances lors des années d'erratisme (fig. 22 C), est donc difficilement interprétable et il se pourrait que la diminution des départs enregistrés à partir de 9 heures se poursuive dans la matinée.

Notons enfin que les individus ayant séjourné plusieurs jours entre Bretolet et Golèze partent en moyenne plus tôt (9 heures, N = 53) que les Mésanges contrôlées le lendemain de leur baguage (10 heures environ et en moyenne. N = 81, différence significative).

3. — *Heures d'arrêt.*

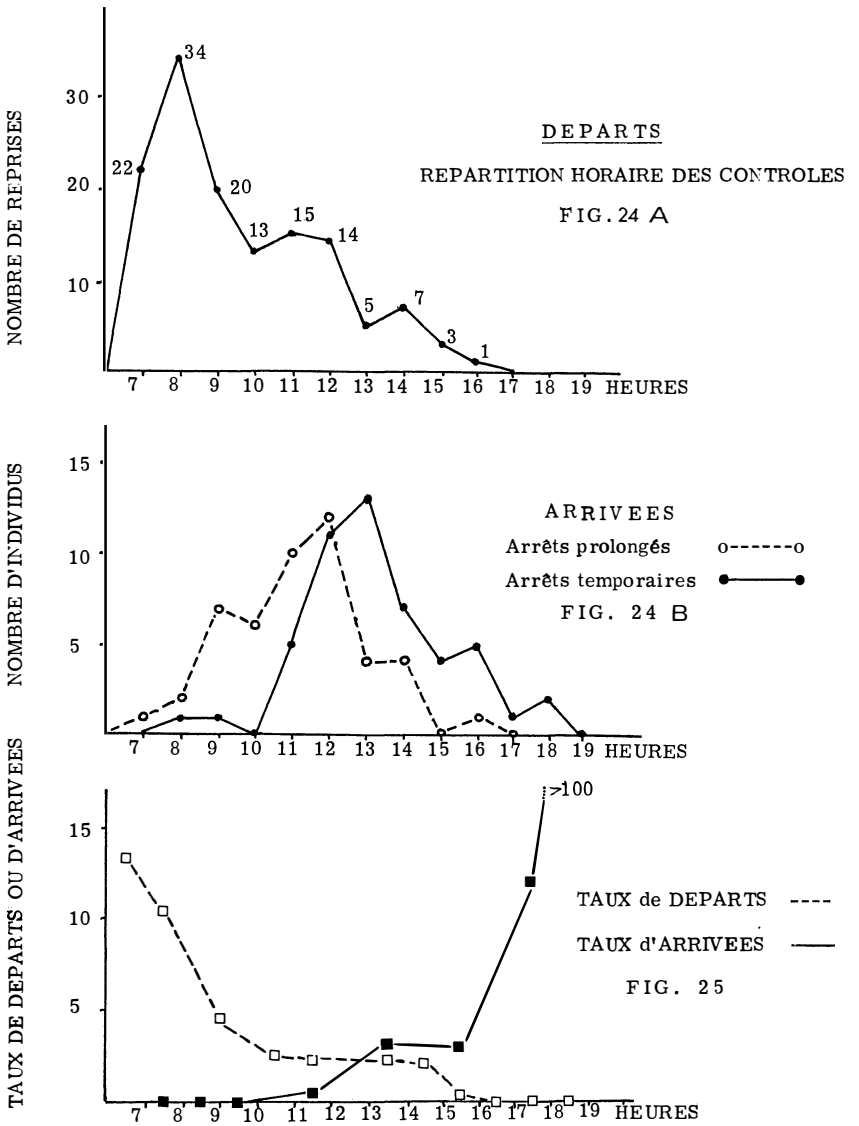
Si la répartition horaire des captures fournit l'heure de départ du premier flot de migrateurs, elle ne donne, en revanche, pratiquement aucun renseignement sur l'arrêt des migrateurs, si ce n'est qu'aucun individu ne fréqnente alors le col à 18 heures. Comme précédemment, nous analysons les données des contrôles de 1967, 1969 et fin octobre 1968, en considérant les heures de capture des individus qui se font reprendre par la suite comme donnant une indication sur les heures d'arrêt pendant l'étape journalière. Les Mésanges en vagabondage entraînent alors les mêmes sources d'erreurs qu'auparavant. Les individus qui stationnent moins de 24 heures ont donc été séparés de ceux qui se reposent plus longtemps. Enfin, dans l'interprétation des résultats, nous ajoutons systématiquement, à l'heure de baguage, le temps de manipulation (une heure), car c'est au moment du lâcher que l'oiseau « décide » ou non de poursuivre sa route de migration.

Comme le laissent présager les observations sur le terrain, les migrateurs s'arrêtent en assez grand nombre à partir de 13 heures (12 heures sur la courbe de la figure 24 B), puis ce nombre augmente jusqu'au soir (fig. 25).

L'allure des courbes des figures 24 A et 24 B indique que les heures de capture et de reprise correspondent pour la majorité des contrôles à celles d'arrivée et de départ des migrateurs, car dans le cas contraire (vagabondage) toutes les répartitions horaires tendraient à s'uniformiser pour ressembler à celles de la figure 22 A ou 22 C.

Les individus repartant le lendemain du baguage s'arrêtent en moyenne à 13 h 20 ; ceux qui stationnent plusieurs jours avant de repartir s'arrêtent à toutes heures de la journée, et en moyenne plus tôt que les précédents (11 heures) (fig. 24 B). Cette différence horaire, hautement significative, semble montrer que les individus « trop fatigués » ne se reposent pas forcément à la fin d'une étape journalière de durée constante, mais après 1, 2, 3, 4 ou 5 heures d'un vol plus ou moins rapide.

Finalement, si les migrateurs nocturnes partent tous à la tombée de la nuit et voyagent vraisemblablement sans pause jusqu'au lever du jour (Dorst, 1962), il ne semble pas qu'il en soit de même chez la Mésange noire qui partirait et s'arrêterait à des heures très variables selon les individus. En effet, les résultats précédents peuvent s'interpréter comme suit : les Mésanges « bien reposées » (stationnement supérieur à une nuit) partent très tôt le matin ; celles qui ont migré la veille reprennent leur route plus tard ; celles qui sont « assez fortes » pour repartir le lendemain matin s'arrêtent tard ; celles, enfin, qui ne peuvent plus poursuivre leur route et qui devront « récupérer » pendant plusieurs jours s'arrêtent à toutes heures de la journée.



Figures 24 A, 24 B et 25. — Répartition horaire des contrôles (« Départs ») (Figure 24 A) et des captures qui seront contrôlées un (●——●) ou plusieurs jours plus tard (o- - -o) (« Arrivées ») (24 B). Taux de départs et d'arrivées en fonction de l'heure (Figure 25). Le taux est égal au nombre relatif d'individus qui partent ou arrivent (Figure 24 A et B) sur le nombre relatif d'individus capturés (Figure 22 A).

4. — *Durée d'une étape.*

Si les conditions, en amont et en aval de la Golèze, sont assez constantes pour déterminer des heures de départ et d'arrivée indépendantes de l'endroit dans lequel se trouvent les Mésanges, on peut considérer la durée moyenne d'une étape comme étant le temps séparant le moment des départs de celui des arrivées. Evidemment la moyenne obtenue ne fournit qu'un ordre de grandeur puisque les sources d'erreur provenant de l'hypothèse précitée (cf. paragraphe 5) s'ajoutent à celles qui existent sur les heures de départ et d'arrivée.

Les Mésanges, partant en moyenne à 9 h 30 et arrivant en moyenne à 12 h 30 (en fait 13 h 30 si l'on considère l'heure du lâcher), migrent pendant 4 heures environ. Cette durée moyenne semble être une estimation raisonnable puisque le calcul par les classes modales corrigées fournit un résultat assez équivalent (5 heures). L'activité migratoire de la Mésange noire s'avère donc *très brève* par rapport aux migrateurs à long cours qui volent souvent deux fois plus longtemps.

En fait, la durée d'une étape, égale à 4-5 heures en moyenne, varierait selon « l'état de fatigue » ou selon l'état des réserves adipeuses des individus. Si les Mésanges « non fatiguées » sont celles qui se sont reposées plusieurs jours et qui sont capables de migrer deux jours de suite, la durée de leur étape atteindrait alors 5 h 30 en moyenne. Si les Mésanges fatiguées sont celles qui ont migré au moins la veille et qui se reposent plusieurs jours, la durée de leur étape ne serait plus que de 2 h 30.

5. — *Le repos.*

Les Mésanges noires, comme tous les autres oiseaux, ne migrent pas tous les jours. Elles consacrent certaines journées au repos pour reconstituer leurs réserves ou pour attendre des conditions météorologiques plus clémentes.

Les contôles Golèze-Golèze et Bretolet-Golèze nous montrent que la plupart des individus séjournent peu de temps puisque le nombre de reprises décroît presque logarithmiquement en fonction de la durée du séjour (Tableau 11). La durée moyenne de la pause (individus partant théoriquement le lendemain de la prise non compris) s'élève à trois jours et demi. Cette durée est presque identique pendant les invasions et les migrations « partielles » (si l'on exclut les contrôles égaux ou supérieurs à dix jours que l'on peut attribuer aux sédentaires locaux).

Un nombre considérable de Mésanges s'arrête entre Bretolet et Golèze. Sur 100 individus *bagués* à Bretolet, 33 passent le même jour à la Golèze et 26 le lendemain matin. Il y a donc seulement 59 % des individus (N = 116) qui continuent normalement leur migration. Cette halte massive de 41 % peut s'expliquer par :

TABLEAU 11

Les données x, dx, lx, qx, M_1 et M_2 ont été obtenues ou calculées à partir des contrôles Bretolet - Golèze, Golèze - Golèze, et Bretolet - Golèze plus Golèze - Golèze (cf. texte).

x = durée du séjour,

dx = nombre de contrôles de x jours,

lx = nombre d'individus étant restés au moins x jours (équivalent de la survie à un âge donné),

$qx = \frac{100\ dx}{lx}$ = taux de départ à un temps de séjour donné.

CONTROLES BRETOLET - GOLEZE

x	dx	1x	qx
0	38	116	32,8 %
1	30	78	38,4 %
2	20	48	41,6 %
3	13	28	46,4 %
4	6	15	40,0 %
5	5	9	55,5 %
6	2	4	50 %
7	1	2	50 %
8	1	1	100 %

Données générales

Moyenne de la durée totale du séjour des individus :

$$M_1 = \frac{\Sigma\ dx.x}{\Sigma\ dx} = 1{,}6 \text{ jours}$$

$$N = 116$$

Temps moyen de stationnement des individus présents à un moment donné :

$$M_2 = \frac{\Sigma\ lx.x}{\Sigma\ lx} = 1{,}36 \text{ jours.}$$

M_1 est assimilable à la durée de vie des individus.

M_2 est assimilable à l'âge moyen des individus d'une population.

CONTROLES GOLEZE - GOLEZE

x	dx	lx	qx
1	53	96	55,2 %
2	12	43	27,9 %
3	7	31	22,6 %
4	12	24	50,0 %
5	8	12	66,6 %
6	4	4	100 %
7	0	0	—

Données générales

Moyenne de la durée totale du séjour des individus :

M_1 = 2,2 jours N = 96

Temps moyen de stationnement des individus présents à un moment donné :

M_2 = 2,1 jours N = 210

Les moyennes sont supérieures à celles du tableau précédent car les contrôles effectués le jour 0 sont exclus.

CONTROLES BRETOLET - GOLEZE + GOLEZE - GOLEZE				
x	dx	lx	qx	Données générales
1	83	174	47,7 %	
2	32	91	35,1 %	Moyenne de la durée totale du séjour des individus :
3	20	59	33,8 %	M_1 = 2,27 jours N = 174
4	18	39	46,1 %	Temps moyen de stationnement des individus présents à un moment donné :
5	13	21	61,9 %	M_2 = 2,18 jours N = 395
6	6	8	75 %	Durée moyenne du séjour des individus (départ le lendemain de l'arrivée non compris) :
7	1	2	50 %	M'_1 = 3,44 jours N = 91
8	1	1	100 %	

Moyenne de la durée totale du séjour des individus *en invasion :*

Bretolet - Golèze : M_1 = 1,59 jours N = 98 (y compris 0 et 1 jour).
Golèze - Golèze : M_1 = 2,15 jours N = 79 (0 jour non compris).

Moyenne de la durée totale du séjour des individus en *migration partielle :*

Bretolet - Golèze : M_1 = 1,26 jours N = 15 (y compris 0 et 1 jour).
Golèze - Golèze : M_1 = 2,35 jours N = 17 (0 jour non compris).

Les différences entre invasion et migration partielle ne sont pas significatives.

— le choc « psychologique » et physiologique occasionné par la capture et le baguage ;
— la plus grande probabilité de capture des individus lents et fatigués par rapport aux individus rapides ;
— le changement de temps durant la journée ou la nuit ;
— la fatigue due à l'ascension du col de Bretolet, l'un des premiers grands cols franchi par la plupart des Mésanges ;
— l'accumulation de réserves dans la zone très attractive de la haute vallée de la Dranse (bien boisée), avant de pénétrer plus loin dans le massif alpin.

La durée du séjour varie en fonction de la période de migration (fig. 26). En effet, elle décroît au fur et à mesure que l'on avance dans la saison. Elle passe de 2,9 jours entre le 5 et 10 septembre, à 1 jour au début du mois d'octobre en ce qui concerne les contrôles Golèze-Golèze et de 2,3 jours à 0,6 jour pour les contrôles Bretolet-Golèze.

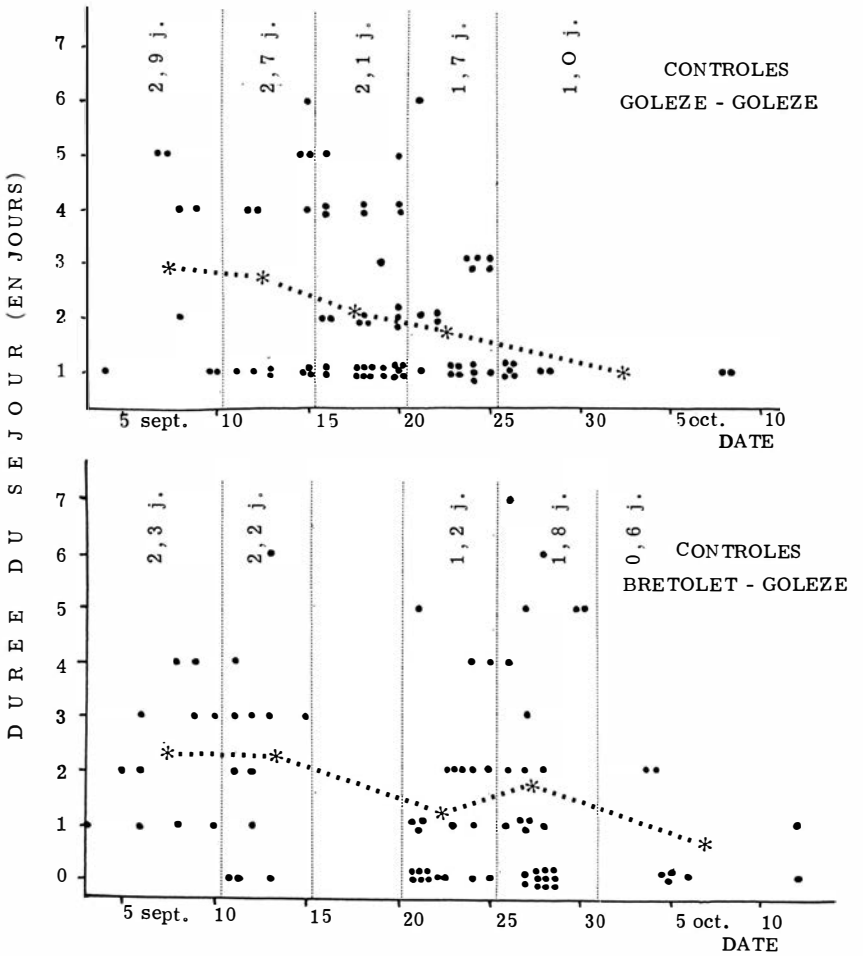


Figure 26. — Durée du séjour en fonction de la date de passage (date de contrôle). Chaque point représente un contrôle Golèze-Golèze (au-dessus) ou Bretolet-Golèze (en dessous). Les astériques symbolisent les moyennes des durées des séjours pendant les périodes indiquées par les pointillés. La ligne de chiffres dans la partie supérieure des graphiques donne la valeur de ces moyennes.
En fin de migration (en octobre) la durée moyenne des séjours diminue.

En appliquant le principe de la table de vie aux contrôles Bretolet-Golèze (tableau n° 11), on constate que le taux de départ des individus a tendance à augmenter en fonction de la durée du séjour, c'est-à-dire que la proportion d'individus reprenant leur route est d'autant plus élevée que leur repos a été long. Ainsi, sur 100 individus s'étant reposés une nuit, 38 reprennent leur route et sur 100 individus s'étant reposés 5 jours, 55 repartent. Les données Golèze-Golèze fournissent des résultats quelque peu dif-

férents. Le premier jour, le taux de départ s'avère très important (55 %), puis il s'abaisse ensuite jusqu'à 22,6 % pour augmenter à nouveau à partir du quatrième jour. Ce départ massif le lendemain du baguage s'explique très bien par le fait que beaucoup de Mésanges vagabondent l'après-midi dans l'aulnaie de la Golèze, et repartent le lendemain. Au col de Bretolet, qui ne présente pas de massifs boisés importants, on capture beaucoup moins d'individus en pause momentanée.

6. — *La recherche de nourriture.*

Contrairement à la plupart des migrateurs, sauf les Hirondelles et Martinets, les Mésanges se nourissent en migrant. A la Golèze, on les observe fréquemment, dans les épicéas ou les aulnes, attrapant des Insectes ou cueillant des graines. Au cours des déplacements matinaux, la recherche de nourriture pourrait être qualifiée d'extensive. Les oiseaux se déplacent assez rapidement et n'exploitent que la nourriture qui se présente à eux. En revanche, l'après-midi, les déplacements deviennent plus lents, ou même nuls, et on voit les oiseaux fouiller les branches des arbres et buissons. On peut alors parler d'une recherche intensive. L'analyse des contenus stomacaux de quelques Mésanges confirme la quête de nourriture à toute heure du jour, et le caractère mixte du régime, puisque l'on trouve souvent des graines entières et presque toujours des résidus chitineux.

II. — Vitesse de migration.

La *vitesse instantanée* des Mésanges noires varie considérablement selon le point et le lieu d'observation. Dans la zone boisée du versant nord du col de la Golèze, vers 11 heures du matin, nous les observons progresser si doucement d'arbre en arbre qu'il est possible de les suivre en marchant vite ou en courant (5 à 10 km/h). En revanche, dans les zones inhospitalières, dépourvues de végétation boisée (versant sud), le vol direct s'accélère et il n'est plus possible de les suivre à la course. Elles atteignent 20-25, voire 30 km/heure. Toutefois leur vitesse n'a rien de comparable à celle du Pinson des arbres ou de la Bergeronnette printanière.

Si leur envol ne comportait pas d'interruption pour assurer la cohésion de la troupe, s'alimenter, se reposer ou attendre que les conditions météorologiques s'améliorent, les Mésanges pourraient parcourir 60 à 100 kilomètres par jour. En fait, les *moyennes journalières,* calculées par les reprises de bagues ou par les dates de passage à deux stations situées dans le même axe de migration, fournissent des résultats très inférieurs, de l'ordre de 20 à 30 kilomètre par jour. Du col de la Golèze au col du Glandon (à l'est nord-est de Grenoble, dans l'Isère), où travaillèrent nos collègues lyonnais, 5 Mésanges noires ont parcouru en moyenne

25 km/jour environ (de 10 km/jour à 40 km/jour). Trois individus bagués en Suisse et repris à la Golèze ont atteint 36 km/jour en moyenne. Dans les plaines de la Pologne du nord, les Mésanges noires progressent de 28,8 km/jour (N = 29) (Busse et Gromadzki, 1966-1970).

Les reprises sur les quartiers d'hivernage, au plus tard 75 jours après la date de baguage, fournissent une moyenne de 20,2 km/jour (N = 81, vitesse maximale 85 km/jour). Par rapport à la précédente, cette méthode sous-estime quelque peu les vitesses, car on ne connaît pas le temps séparant la date d'arrivée sur les quartiers d'hivernage de la date de capture. Enfin, d'après les dates de passage à la Tour du Valat, située sur les quartiers d'hivernage et à environ 400 kilomètres de la Golèze (en suivant plus ou moins les grandes vallées), le calcul permet d'estimer la vitesse moyenne à 25 km/jour en 1967 et à 20 km/jour en 1969 (fig. 27).

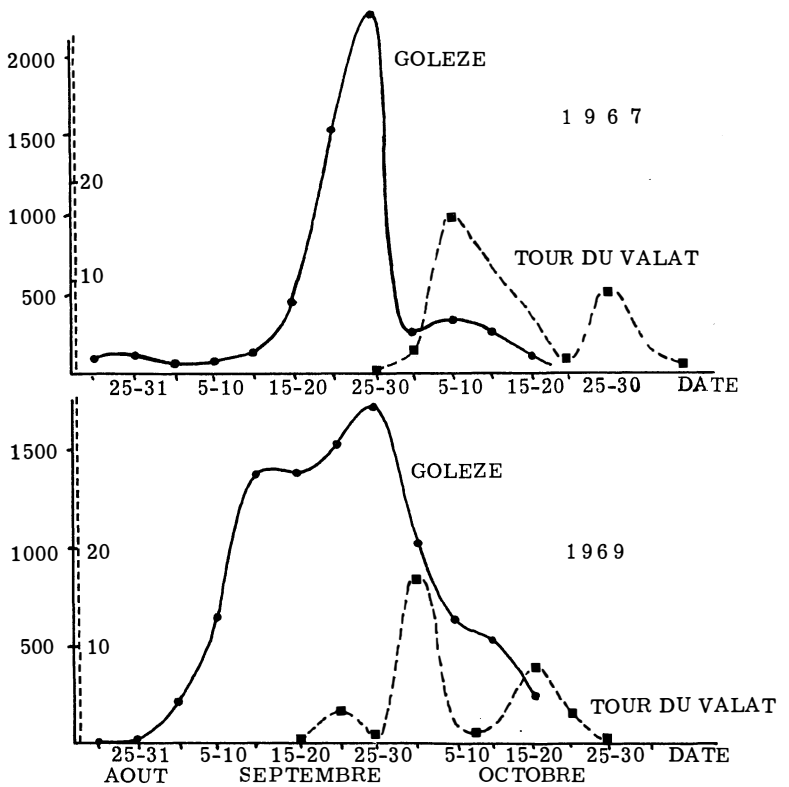


Figure 27. — Dates de passage des Mésanges noires au cours des automnes 1967 et 1969 à la Golèze et à la Tour du Valat (Camargue). En ordonnées, nombre de captures. Le passage à la Tour du Valat (400 kilomètres de la Golèze) a environ 15 jours de retard.

Toutes ces estimations montrent que les performances de la Mésange noire sont dérisoires par rapport aux autres migrateurs qui parcourent au moins 150 à 250 kilomètres par jour.

Si la vitesse semble indépendante de la distance à parcourir et du lieu d'hivernage, elle est en revanche fonction de la date de passage à la Golèze et de l'adiposité (cf. chapitre 4). En effet, les reprises de Golèze et de Bretolet, comme celles de Pologne (fig. 28), montrent que la vitesse augmente en fin de saison (différence significative entre les individus bagués avant et après le 25 septembre). Cette accélération peut être mise en parallèle avec la diminution de la durée des repos.

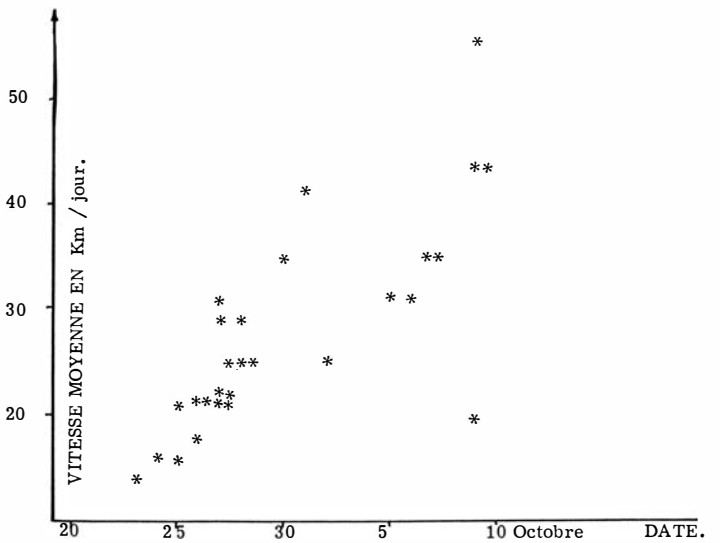


Figure 28. — Relation entre la vitesse de migration et la date de capture à un endroit donné. Figure établie d'après les données polonaises (Busse et Gromadzki 1966, 1967 a, 1967 b, 1968, 1969) : reprises de bagues.

III. — Météorologie : influence des différents facteurs.

Le problème de la migration des oiseaux et de la météorologie peut être abordé sous deux angles différents :

— l'influence de la météorologie en tant que facteur de stimulation augmentant l'excitation migratoire. C'est la « Zugstimmung » des auteurs allemands qui oriente la discussion vers le déterminisme de l'impulsion migratoire ;

— l'influence de la météorologie sur le déroulement normal de la migration. Le sujet est alors traité sous l'angle des modalités de la migration. Nous cherchons à savoir qu'elles sont les condi-

tions favorables ou défavorables aux passages et non les conditions qui stimulent ou calment les migrateurs.

Ces deux problèmes très différents sont souvent confondus, car il est très difficile, voire impossible, de les dissocier *complètement* lors de l'exploitation des données. Dans le premier cas, la mesure de l'augmentation de l'excitation migratoire entraîne les premières difficultés, car une intensification des passages n'a pas du tout la même signification au début de la migration qu'à la fin. Ensuite, il faut non seulement tenir compte de la situation météorologique sur les lieux de départ et de passage de l'oiseau, mais aussi de facteurs plus lointains tels que la situation atmosphérique antérieure (sur les lieux de nidification par exemple). Dans le deuxième cas, on envisage seulement les facteurs immédiats et l'on compare le passage dans telle ou telle condition, au passage « normal » dans les conditions moyennes.

Dans ce paragraphe, nous traiterons principalement de l'influence de la météorologie sur le déroulement moyen de la migration.

1. — *Méthodes.*

Pour obtenir la courbe du déroulement moyen de la migration, il faut éliminer les fluctuations dues principalement aux variations des conditions météorologiques (Dolnik et Blyumental, 1967). Pour ce faire, nous avons cumulé les données de l'invasion de 1967 et celles de 1969, dont les dates de passages coïncident assez bien, et nous avons regroupé les captures par périodes de 5 jours. Après optimalisation de la courbe de passage, nous obtenons un tracé très régulier, témoin d'une assez bonne élimination de l'influence des conditions atmosphériques (fig. 29).

Comme les facteurs météorologiques varient d'une heure à l'autre, nous avons calculé la répartition horaire des 14 500 captures (fig. 22).

Ces deux courbes nous permettent de calculer, pour chaque heure de chaque jour, le nombre d'oiseaux que l'on capture dans des conditions moyennes — en d'autres termes, le nombre d'oiseaux que l'on devrait capturer si les Mésanges noires ne tenaient pas compte des conditions atmosphériques. En comparant ce chiffre moyen ou théorique au chiffre réellement observé, on peut isoler l'action de tel ou tel facteur météorologique. Si les captures théoriques dépassent numériquement les réelles, les conditions sont défavorables ; dans le cas inverse, les conditions sont favorables. Les avantages et les inconvénients de cette méthode sont les suivants :

— Elle tient compte de la phénologie de la migration.

— Elle permet de savoir les conditions « choisies ou délaissées » par les Mésanges parmi les conditions existantes.

— Elle est objective, dans la mesure où elle se rapporte à des données quantitatives.

— Elle permet des comparaisons entre divers lieux, dates et espèces.

— Si le même type de temps persiste pendant une longue période et se renouvelle plusieurs années de suite, à la même date, les fréquences théoriques seront alors égales aux fréquences observées. Ce phénomène, assez rare, estompera légèrement les différences mais ne faussera en aucun cas les résultats finaux.

— Elle est fondée, dans notre étude, sur 14 500 captures réparties sur 1 200 relevés météorologiques quasiment différents.

— Malheureusement, cette méthode n'élimine pas les corrélations entre les divers facteurs météorologiques. De plus, l'exploitation des données nécessite un temps considérable si l'on ne dispose pas d'un ordinateur.

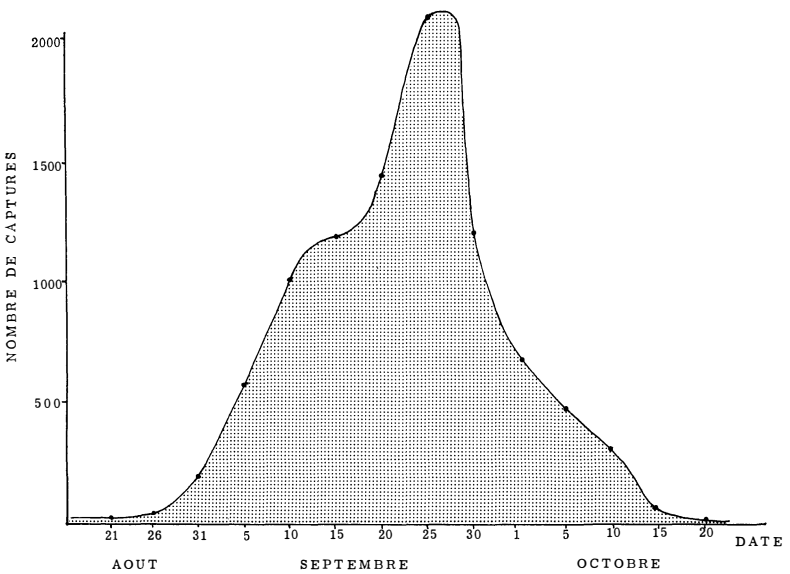


Figure 29. — Cette répartition journalière des captures, obtenue en cumulant les données des invasions de 1967 et 1969, présente un tracé si régulier qu'elle représente vraisemblablement et approximativement le déroulement normal du passage de ces deux invasions dans des conditions météorologiques moyennes.

Nous avons exploité deux sources de renseignements. D'une part, les relevés météorologiques horaires effectués au col de la Golèze et, d'autre part, le « Bulletin Quotidien de Renseignements », publié par la Météorologie Nationale, qui nous fournit la situation atmosphérique générale.

2. — *Influence de la nébulosité.*

En abordant l'étude de l'influence des facteurs météorologiques sur l'intensité du passage, on remarque rapidement l'importance capitale de la nébulosité sur la migration de cet oiseau. En effet, lors des invasions, les Mésanges apparaissent au col de la Golèze sitôt que le ciel se dégage et le passage se ralentit consi-

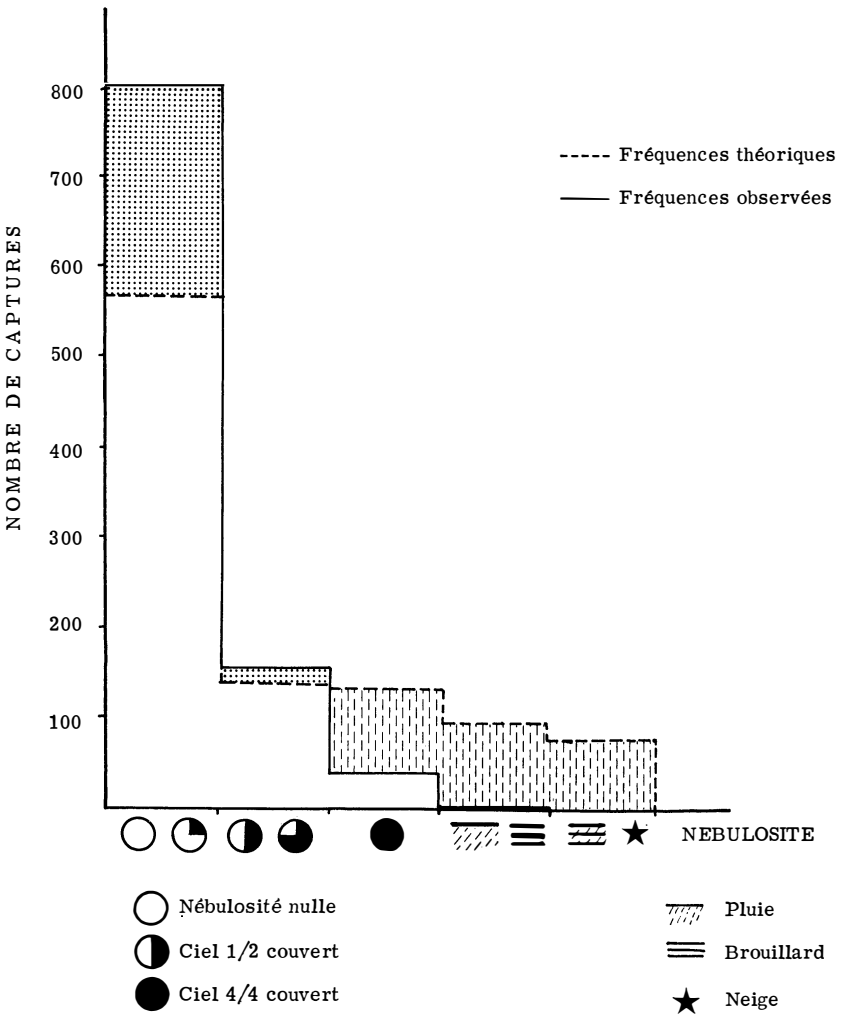


Figure 30. — Influence de la nébulosité sur le passage des Mésanges noires On observe un excès de captures réelles (surfaces pointillées) par faibles nébulosités et un déficit (surfaces tiretées) par ciels couverts, pluies, brouillards, etc. De plus, les Mésanges noires s'arrêtent dès l'apparition de la pluie et du brouillard.

dérablement ou s'arrête sitôt qu'il se couvre. Ainsi, les jours où la nébulosité est nulle, l'on voit passer 70 % des effectifs migrateurs et les *journées de nébulosité non totale réunissent 95,6 % des captures.*

Les Mésanges noires évitent donc de migrer lorsque le soleil n'apparaît pas et s'arrêtent totalement quand les conditions météorologiques deviennent plus défavorables, c'est-à-dire par pluie, brouillard et à plus forte raison pluie ou neige accompagnées de brouillard.

En comparant les nébulosités des heures auxquelles passent réellement les Mésanges noires aux nébulosités auxquelles elles passeraient si elles ne tenaient pas compte de ce facteur, on s'aperçoit qu'il existe un excédent de captures pour les ciels dégagés et un déficit pour les nébulosités les plus fortes (fig. 30).

La grande sensibilité de cet oiseau à la nébulosité provient vraisemblablement du fait que ce petit migrateur s'oriente assez mal et qu'il se repère en permanence sur le soleil (Kramer, 1952). De plus, les temps clairs correspondent souvent à des types de temps assez cléments qui facilitent le vol et peut-être la recherche de nourriture.

3. — *Influence de la température.*

Nombreux sont les auteurs qui ont trouvé une corrélation entre les isothermes au printemps et la progression du front de la migration prénuptiale (Middendorf, 1855, repris par Dorst, 1962 ; Sliwinski, 1938 ; Southern, 1938 et 1941). La température n'agit pas directement sur l'oiseau, dans ce cas, mais par l'intermédiaire de la quantité de nourriture disponible.

Les expériences de laboratoire ont également démontré que les basses températures ou les chutes de température sont suivies, en automne, d'une recrudescence de l'agitation migratoire de l'oiseau captif (Siivonen et Palmgren, 1936 ; Palmgren, 1937 ; Putzig, 1938 ; Merkel, 1940). Sur le terrain, en revanche, personne n'a pu mettre en évidence l'influence de la température sur l'intensité du passage automnal des oiseaux.

A la Golèze, on observe un excès de captures pour les températures élevées (fig. 31 A). Les journées chaudes sembleraient donc plus favorables à la migration que les froides. En fait, le passage des perturbations entraîne pratiquement toujours une baisse des températures estivales et diurnes. Aussi, nous faut-il étudier l'action de la température par ciel dégagé.

Par temps découvert ou mi-couvert (fig. 31 B), nous observons une alternance d'excès et de déficit de captures entre 0 et 23° C. Cette alternance traduit parfaitement le caractère aléatoire des écarts entre les deux courbes, et nous pouvons conclure que la *température locale n'agit certainement pas* sur l'intensité du passage des Mésanges.

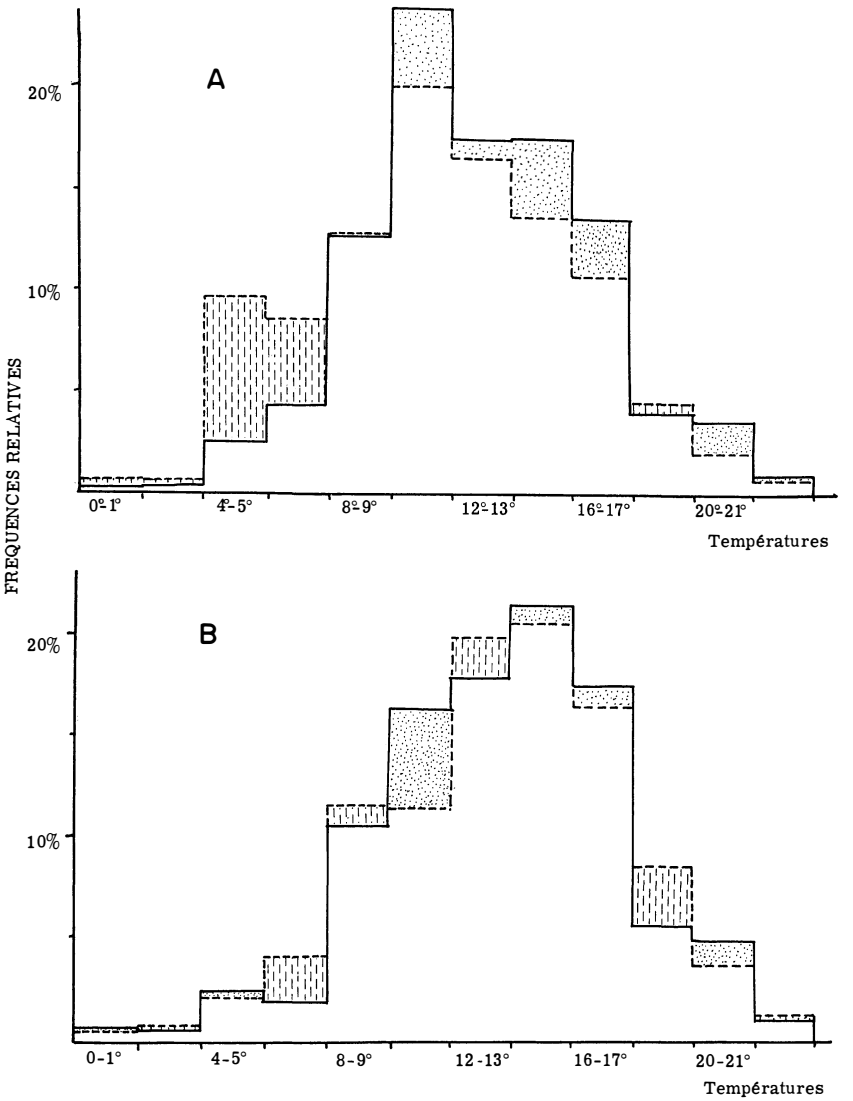


Figure 31. — Influence de la température sur le passage des Mésanges noires. Si l'on n'élimine pas l'influence de la nébulosité (A) on s'aperçoit que les Mésanges passent pendant les journées les plus chaudes.

En soustrayant l'action de la nébulosité (B), on observe (par ciel dégagé) une alternance de déficits (surfaces tiretées) et d'excès (surfaces pointillées) qui traduit le caractère aléatoire des différences.

Pour les symboles se rapporter à la figure 30.

4. — *Influence de l'hygrométrie.*

De prime abord, rien ne laisse supposer une action quelconque de l'humidité sur l'intensité du passage. Evidemment, par mauvais temps, l'air approche ou atteint la saturation et nous enregistrons

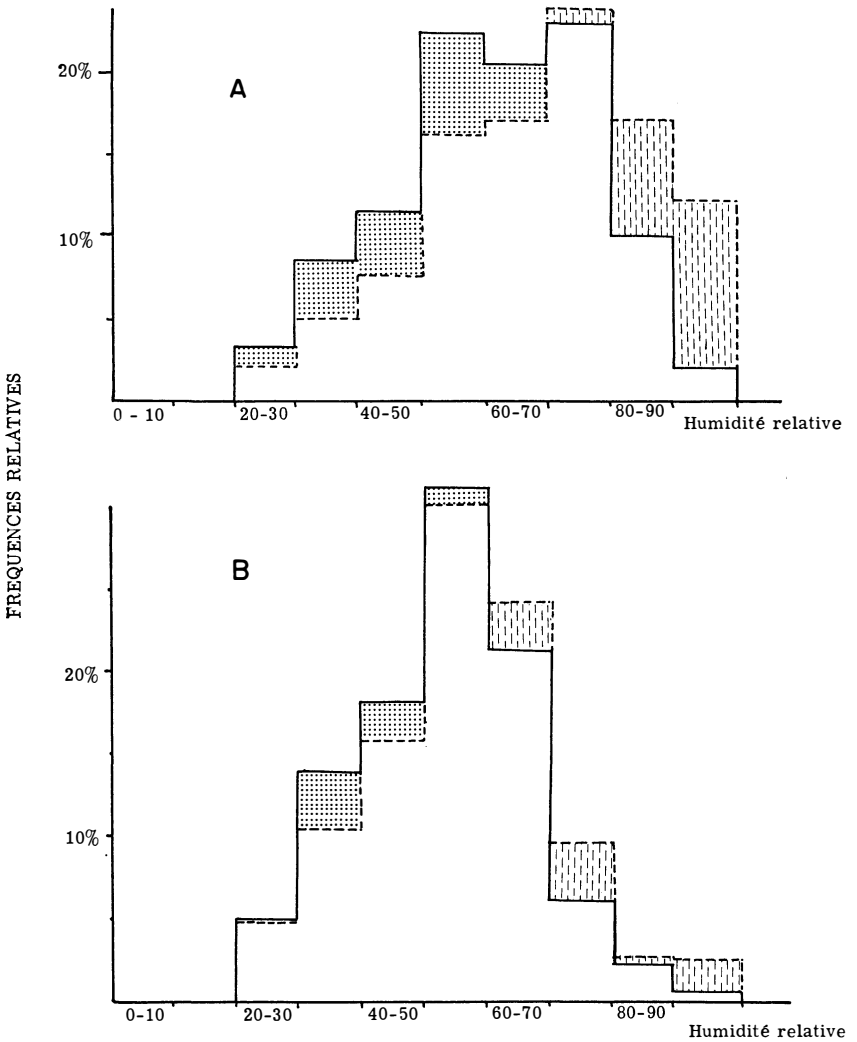


Figure 32. — Influence de l'hygrométrie sur le passage des Mésanges noires. Si l'on n'élimine pas l'influence de la nébulosité (A) on s'aperçoit que les Mésanges passent pendant les journées les plus sèches.
En soustrayant l'action de la nébulosité (B seulement par ciels dégagés), on observe *toujours* le décalage entre les deux courbes.
Les journées sèches semblent donc plus favorables aux passages des Mésanges. Pour les symboles, se rapporter à la figure 30.

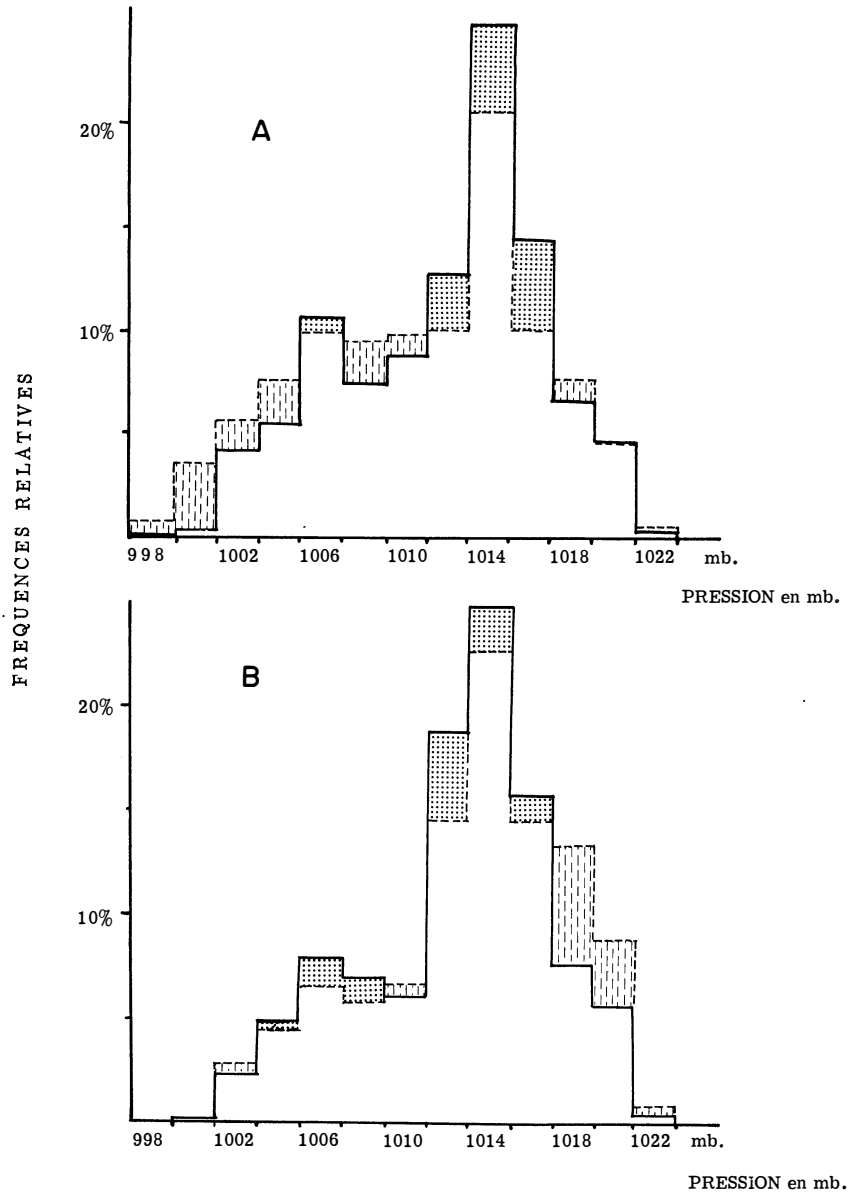


Figure 33. — Influence de la pression sur le passage des Mésanges noires.
Si l'on n'élimine pas l'influence de la nébulosité (A), on s'aperçoit que les Mésanges passent pendant les journées de hautes pressions.
En soustrayant l'action de la nébulosité (B), on observe (par ciel dégagé) une alternance de déficits et d'excès, qui traduit le caractère aléatoire des différences.
Pour les symboles, se rapporter à la figure 30.

une baisse des effectifs migrateurs (fig. 32 A). Mais en soustrayant l'action de la nébulosité (fig. 32 B), le décalage entre les deux courbes persiste. Les faibles humidités se révèlent donc plus favorables que les fortes.

Il est difficile d'expliquer une influence directe de l'humidité sur les migrateurs ; nous serons donc amenés à discuter par la suite si ce facteur peut s'intégrer dans un type de temps donné, c'est-à-dire s'il s'agit d'un phénomène de multicollinéarité.

5. — *Influence de la pression.*

Il est pratiquement impossible que les Mésanges soient directement sensibles à la pression atmosphérique (Wagner, 1958) ou à ses variations, car les fortes chutes ou hausses barométriques, qui dépassent rarement 20 millibars en une journée, sont nettement inférieures à celles existant entre les basses vallées et les cols (vallée du Rhône = 400 mètres, Bretolet = 1 900 mètres : soit une différence de 120 millibars). Le déficit de captures lors des basses pressions (fig. 33 A) est donc imputable aux fortes nébulosités, à la pluie et au brouillard qui accompagnent généralement les systèmes dépressionnaires. Ainsi, par ciel dégagé, l'intensité du passage se révèle indépendante de la valeur absolue de la pression (fig. 33 B).

Les augmentations ou diminutions de pression supérieures ou égales à 5 millibars par 24 heures semblent favorables au passage (fig. 34). En fait ce sont vraisemblablement les retours du beau temps ou les apparitions du mauvais temps qui entraînent une recrudescence des passages et non les variations de pression qui leurs sont liées.

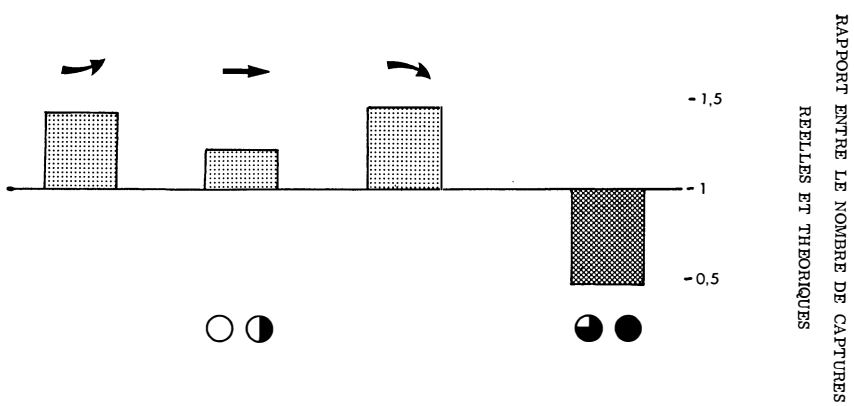


Figure 34. — Influence des variations de pression sur le passage des Mésanges noires. Par faibles nébulosités, les augmentations et les diminutions de pression supérieures ou égales à 5 mb peuvent, par leurs effets sur le changement de temps, être plus favorables que des pressions stables.

La plupart des auteurs arrivent à la conclusion que les fronts froids ont une influence stimulatrice considérable sur les migrateurs (Graber et Cochran, 1960 ; Hassler, Graber et Bellrose, 1963 ; Bruderer, 1966). A la Golèze, le passage d'un front froid ne semble pas agir sur la migration de la Mésange noire (fig. 35). En effet, par ciel couvert, avec ou sans passage de front froid la veille ou le jour même, le déficit de captures se révèle constant. Par ciel découvert, le passage du front froid entraîne un léger excès de captures par rapport aux autres journées.

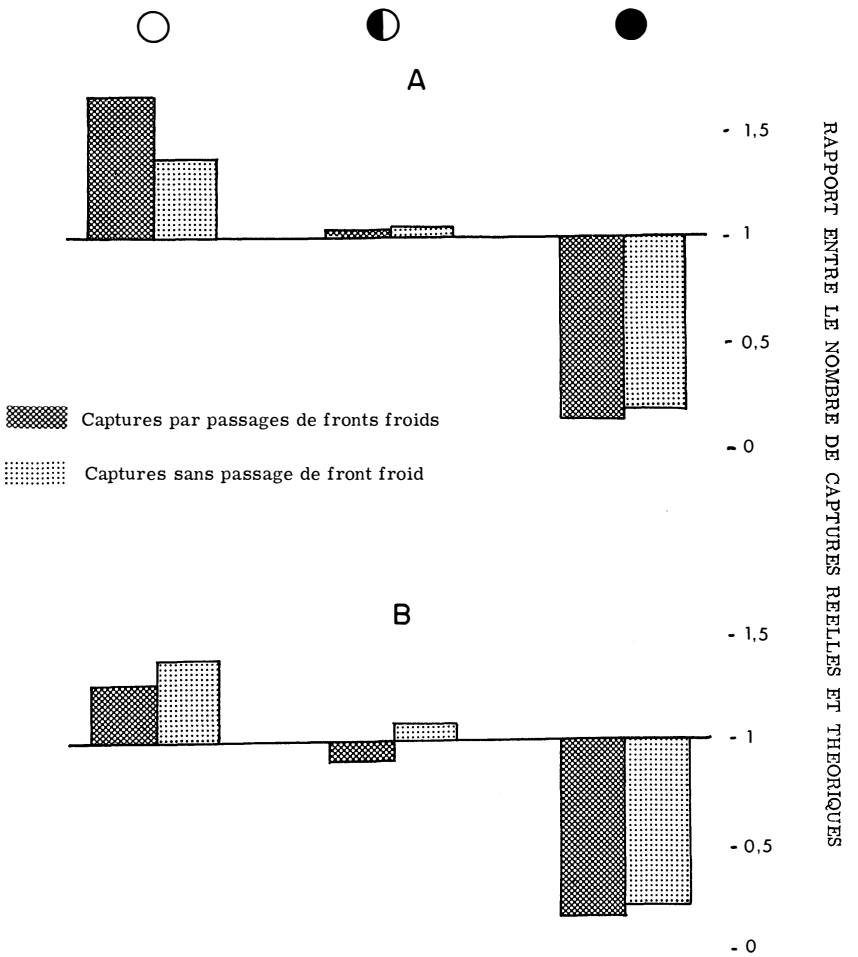


Figure 35. — Le passage d'un front froid la veille (A) ou le jour même (B) n'a aucune influence sur la migration des Mésanges noires car l'excès de captures réelles par faibles nébulosités ou le déficit par fortes nébulosités est aussi important avec ou sans passage d'un front froid la veille ou le jour même.

Ce résultat, en apparence contradictoire avec le précédent, est en fait très compatible, car les migrateurs nocturnes (étudiés par Hassler, Graber et Bellrose, 1963) profitent du vent arrière qui accompagne les fronts froids pour migrer sans fatigue et sans grande dépense d'énergie. La Mésange noire, se déplaçant au ras du sol, ne peut profiter longtemps des fronts froids, car les changements de direction du vent, au niveau du sol, ne durent pas et s'accompagnent le plus souvent de conditions météorologiques assez défavorables (forte nébulosité, pluie, neige, vent trop fort).

6. — *Influence du vent.*

Le rôle considérable du vent dans la migration des Passereaux a été reconnu depuis longtemps (Deelder et Tinbergen, 1947 ; Ulfstrand, 1960 ; Lack, 1960 ; Hassler, Graber et Bellrose, 1963 ; Bruderer, 1966). Les vents de très basse altitude agissent sur les déplacements de la Mésange noire par leur force et leur direction. Ainsi, pour toute nébulosité, un vent du sud, égal ou supérieur à 5 mètres/seconde, entraîne un déficit de captures et un vent du nord (bise) ralentit considérablement le passage. Le maximum d'intensité migratoire s'observe pour les vents de 0 à 2 mètres/seconde, correspondant généralement aux brises de vallées qui apparaissent vers 8 heures à la Golèze (fig. 36).

Finalement, on observe un surplus de captures par faible nébulosité, faible hygrométrie et par brise de vallée. Par temps sec, la forte instabilité verticale de l'air, favorisant les brises de vallées, explique peut-être l'influence apparente de l'humidité relative sur l'intensité du passage des Mésanges. Ces brises de vallées peuvent jouer un assez grand rôle puisqu'elles poussent généralement les Mésanges vers le sommet des cols et en facilitent l'ascension.

7. — *Influence du type de temps (passages de perturbations).*

Au cours des automnes 1967 et 1969, nombreuses ont été les perturbations qui traversèrent la France d'ouest en est. Parmi les plus typiques, nous avons choisi celles qui se succédèrent au début du mois d'octobre 1967, car leur influence sur le passage des Mésanges fut caractéristique.

La situation des 26, 27 et 28 septembre fut commandée par un anticyclone européen et une dépression atlantique qui restèrent stationnaires. Un courant du sud-ouest s'écoula de l'Espagne à l'Allemagne du nord entraînant de l'air chaud et relativement sec vers les Alpes. Le beau temps régna sur toutes les régions alpines (nébulosité faible et brise de vallée). Pendant cette période clémente, le passage des Mésanges s'avéra particulièrement intense (moyenne journalière supérieure à 450 captures).

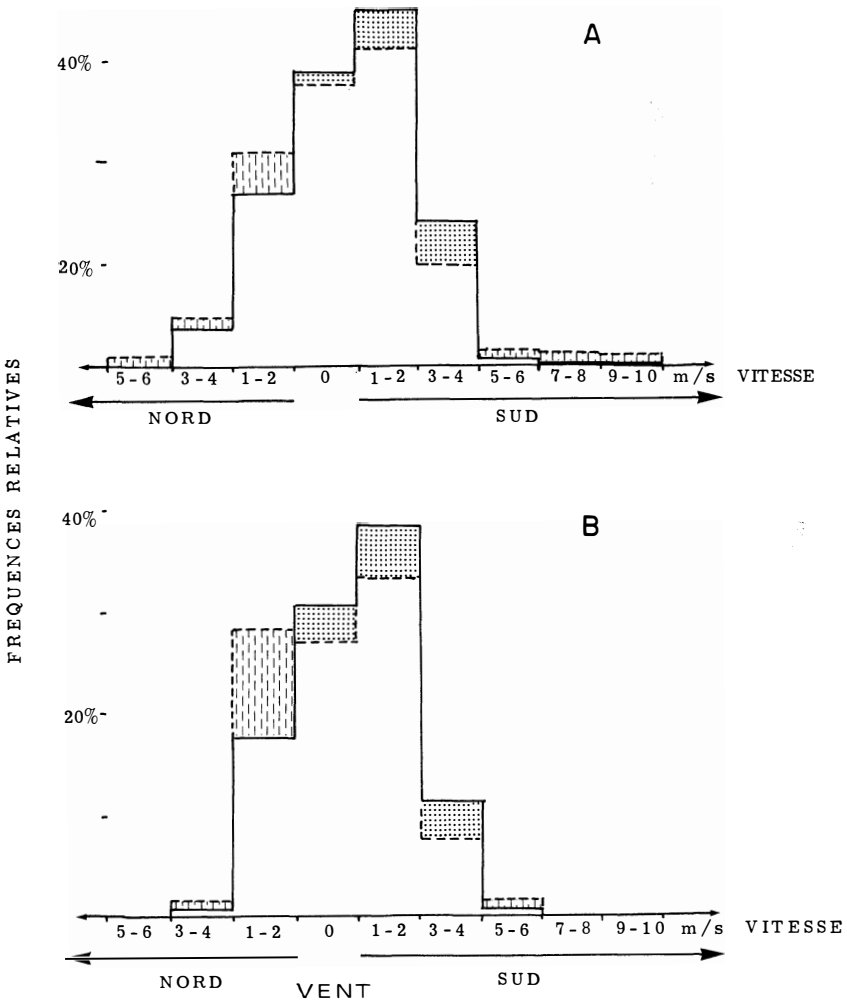


Figure 36. — Influence de la force (en mètres/seconde) et de la direction du vent sur le passage des Mésanges noires. Les vents supérieurs à 4 m/s et le vent du nord sont toujours défavorables au passage. Les brises de vallée se révèlent favorables. (A) Toutes nébulosités. (B) Ciel dégagé.

Le 29 septembre, le flux du secteur sud-ouest persista en altitude. La nébulosité devint beaucoup plus variable, la température s'abaissa quelque peu et l'humidité relative s'éleva. Le passage des Mésanges s'atténua fortement, le nombre de captures passant de 445 à 256, mais il resta toujours supérieur à la normale.

Le 30, l'anticyclone, stationné sur l'Europe, faiblit dans sa partie occidentale à l'approche rapide d'une perturbation atlantique. Cette perturbation liée à un front froid traversa la France et passa sur les Alpes en soirée. La nébulosité moyenne en matinée devint très forte, puis totale en soirée ; l'hygrométrie suivit la même évolution. La température assez élevée en matinée s'abaissa fortement. Enfin, la pression diminua quelque peu. La situation de la matinée n'étant guère différente de celle de la veille, le passage des Mésanges fut quasiment identique.

Le 1er octobre, à la suite de la perturbation qui traversa les Alpes, une dorsale mobile provoqua une amélioration passagère. La faible nébulosité du début de matinée permit de capturer 113 Mésanges noires (nombre égal à la moyenne).

Le 2 octobre, le courant perturbé de secteur ouest persista. La pluie s'arrêta de tomber dans la matinée, mais le ciel ne se découvrit pas à cause du déplacement d'une nouvelle perturbation qui atteignit les Alpes la nuit. La température continua à s'abaisser progressivement ; l'humidité relative resta élevée et le baromètre descendit. Cette journée fut défavorable et seulement 14 Mésanges furent prises.

Le 3 octobre, il *plut*. La température continua à baisser, le baromètre aussi, malgré le passage d'un front froid ; l'humidité relative resta élevée, la nébulosité fut totale. Ce très mauvais temps arrêta tout passage de Mésanges.

Le 4 octobre, après une petite éclaircie, une nouvelle perturbation arriva et le front froid, qui lui est lié, amena, dans la nuit, des chutes de neige. Cette journée maussade permit la capture de 3 Mésanges.

Le 5 octobre, le vent tourna *au nord*, la nébulosité diminua progressivement au cours de la journée et des éclaircies apparurent en fin de soirée : il n'y eut aucune capture.

Le lendemain matin, le retour au beau temps permit aux Mésanges de reprendre leur route malgré les faibles températures et les fortes humidités (142 captures au lieu de 67 théoriques).

En conclusion, le type de temps qui règne à la Golèze a une importance considérable puisqu'un anticyclone centré sur l'Europe, avec un beau temps sec, s'avère généralement favorable et le passage d'un système dépressionnaire se révèle le plus souvent défavorable. Mais, parmi tous les facteurs qui régissent le type de temps, deux semblent agir directement sur la migration des Mésanges : la *nébulosité* et le *vent*, au sens très large de ces termes.

4. ETATS PHYSIOLOGIQUES DES MESANGES NOIRES AVANT ET PENDANT LEUR MIGRATION

Les oiseaux ne quittent pas nos régions du jour au lendemain sous l'influence de tel ou tel facteur. Avant de partir, ils traversent une véritable crise physiologique qui les prépare à leur périple migratoire. Ainsi, en Russie, chez le Pinson des arbres, après la nidification, les adultes commencent leur mue peu de temps avant les jeunes. A cette époque, les individus vagabondent plus ou moins isolément et mangent presque exclusivement des insectes. Quand la mue se termine, à la fin août, les Pinsons se regroupent par bandes de 20 ou 30 individus, sortent des forêts pour gagner les milieux ouverts et mangent alors des graines. A ce moment, l'hyperphagie se développe. Le rapport entre le métabolisme des graisses et des glucides change ; le poids du foie diminue à cause des réductions des réserves glycogéniques. La lipogénèse devient alors une fonction importante du foie et la graisse déposée dans les tissus adipeux entraîne une prise de poids. Pendant ce temps, l'intensité du métabolisme protéique s'abaisse vraisemblablement et l'excitation migratoire augmente. Avant l'achèvement de cette *phase prémigratoire,* les Pinsons partent et la *phase migratoire* va commencer (Dolnik et Blyumental, 1967).

Nos recherches sur la Mésange noire n'ont évidemment pas l'ampleur du travail russe, mais elles essaieront d'analyser les trois phénomènes les plus marquants : la mue, l'accumulation de réserves et le départ, en insistant sur les corrélations entre ces phénomènes.

I. — La mue.

Sous la dépendance du système endocrinien, les mues et les migrations ont généralement lieu à dates fixes. Chez la Mésange noire, la date de migration variant considérablement suivant les années, il nous a semblé intéressant de chercher si l'époque et la durée de la mue étaient affectées par le type de déplacement.

1. — *Méthodes.*

La méthode utilisée pour enregistrer les stades de mue dérive des « moult cards » anglaises distribuées par la « British Trust for Ornithology ». Le système, largement décrit par Williamson (1962) et autres, a été simplifié pour recueillir le maximum de données en un minimum de temps. Sur un schéma représentant la topographie du plumage de l'oiseau (fig. 37, stade 1), nous indiquons, par différentes couleurs, l'état des plumes : neuves, en croissance (1/3, 1/2 et 2/3 de la taille normale), en fourreaux (ou tubes), absentes ou vieilles. Le numéro des rémiges et des rectrices en mue est porté sur la fiche (numérotation des rémiges primaires

ascendantes). Les individus examinés ont été choisis selon la « méthode » indiquée dans le paragraphe III, 3.

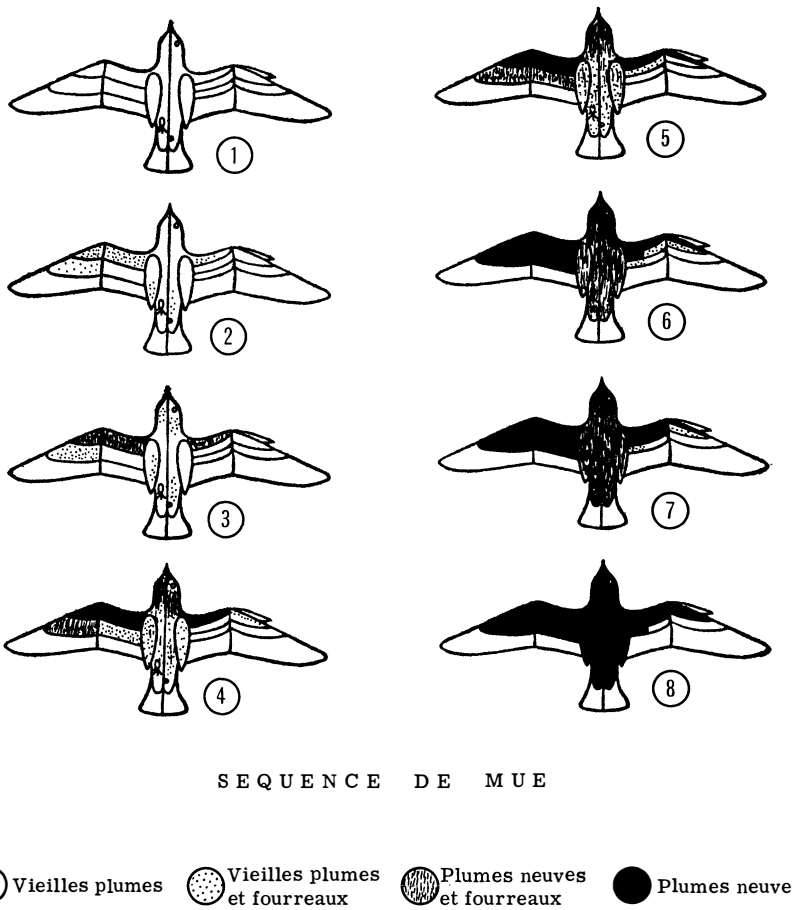


Figure 37. — Séquence de mue du juvénile de la Mésange noire. La mue étant pratiquement symétrique, la partie gauche du schéma de l'oiseau représente la face inférieure de l'animal et la partie droite la face supérieure. La mue incomplète du juvénile ne renouvelle pas les rectrices, les rémiges et certaines couvertures alaires.

Pour l'explication des huit stades voir le texte.

2. — *Séquences de mue.*

Dans un premier temps, nous avons exploité les fiches pour établir les séquences de mue. Certaines parties du corps (p. ex. les sous-alaires), aux vieilles plumes identiques aux neuves, n'ont pu être directement étudiées. Aussi les avons-nous teintées en

rouge lors du baguage pour déterminer, au moment des contrôles, l'ordre de remplacement. Dans un deuxième temps, nous avons vérifié les séquences sur cinq individus teintés à l'éosine et gardés captifs.

A. *Séquence de mue des adultes.* — La mue postnuptiale des adultes renouvelle toutes les plumes (Witherby et coll., 1944) en juillet-août, quelque peu avant l'ouverture de la station. Toutefois, en 1969, quelques individus, en fin de mue, ont été capturés tout au début de l'invasion. Ces oiseaux remplaçaient surtout leurs dernières et avant-dernières rémiges secondaires (RM II), car sur 151 individus en mue, 74 % en étaient à la sixième rémige secondaire (RM II), 22 % à la cinquième, 1 % à la quatrième, 1 % à la neuvième rémige primaire et 2 % aux rectrices. La plupart de ces Mésanges présentaient un grand nombre de tubes au niveau des plumes de contour. En outre, nous avons toujours observé des rémiges tertiaires neuves. En adoptant la notation anglaise (Newton, 1966 ; Snow, 1969) (vieilles plumes : 0 ; absence ou fourreau : 1 ; croissance 1/3 : 2 ; 1/2 : 3 ; 2/3 : 4 ; plumes neuves : 5) pour quantifier les stades de mue, nous obtenons, à la Golèze, en début septembre, pour les RM I, RM II et RM III, des scores s'étalant de 86 à 95 (le score 95 correspondant au renouvellement complet de toutes les rémiges).

Ces quelques données nous permettent de tirer les conclusions suivantes :

— les rémiges tertiaires finissent de muer avant les RM II et vraisemblablement avant les RM I ;

— les rémiges secondaires (RM II) terminent leur mue avant les primaires ;

— la séquence de mue des rémiges ne diffère pas dans les grandes lignes de celle de la Mésange charbonnière et de la Mésange bleue (Flegg et Cox, 1969).

B. *Séquence de mue des juvéniles* (fig. 38). — Chez les jeunes la mue est incomplète et beaucoup plus tardive. Elle ne renouvelle pas les rectrices, les rémiges, les couvertures primaires et les grandes couvertures externes.

A la mi-août, beaucoup de Mésanges noires, en plumage juvénile, présentent déjà des tubes au niveau du croupion et des flancs. Quelques jours plus tard, les couvertures sous-alaires et les petites couvertures (PC) de ces individus se parsèment de fourreaux (*stade 2*). Les premières plumes neuves apparaissent sur les sous-alaires puis sur les PC suivant une progression centrifuge. A ce stade (*3*), les fourreaux sortent des papilles de la nuque, du menton et de la gorge. Au stade suivant (*4*), les premières nouvelles plumes de contour de la calotte et de la bavette contrastent nettement avec les vieilles. Les PC et sous-alaires sont presque toutes neuves et les couvertures du pouce en tubes. Quelques temps après

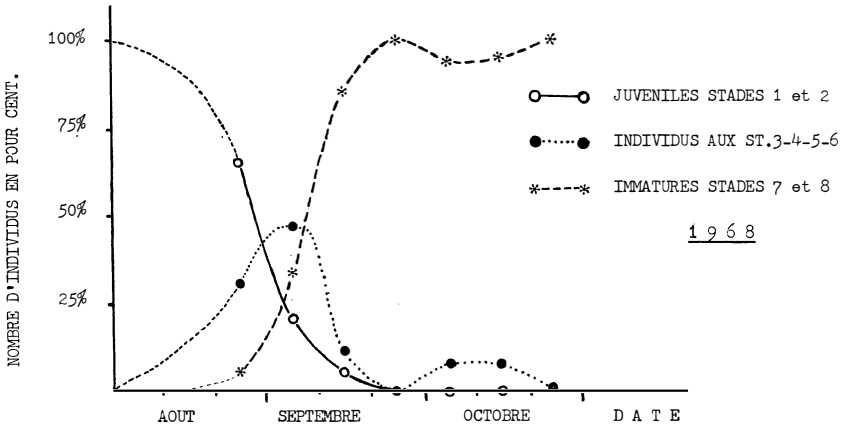


Figure 38. — Evolution du pourcentage de juvéniles, d'individus en pleine mue, et d'immatures au cours de l'automne 1968.
Quand certains individus terminent leur mue, d'autres la commencent.

les moyennes couvertures (MC) disparaissent et la plage de tectrices neuves s'agrandit sur la calotte et la bavette (*stade 5*). A l'antépénultième (*stade 6*), toutes les sous-alaires sont neuves, les plumes de contour ne conservent que quelques vieilles tectrices, les MC poussent, les grandes couvertures (GC) internes tombent et l'oiseau revêt un plumage franchement immature. A l'avant-dernier stade (7), les MC sont neuves, les GC internes et les couvertures inférieures du pouce sortent des fourreaux. Enfin, au *stade 8*, la mue s'arrête au niveau des GC internes qui contrastent alors avec les externes. Les rémiges batardes sont renouvelées dans environ 30 % des cas, les couvertures primaires, les rémiges et les rectrices appartiennent toujours au premier plumage.

Cette séquence de mue représente en fait la séquence idéale ou moyenne, car chaque individu montre de petites variantes qui s'écartent légèrement du schéma initial ; les MC externes peuvent, par exemple, disparaître avant les internes et les GC se renouveler avant les MC, mais les « grandes lignes » ne sont jamais modifiées. Ainsi le remplacement des couvertures alaires progresse du centre à la périphérie, d'avant en arrière et du bas vers le haut.

3. — *Epoques et durée de la mue.*

A. *Des juvéniles.* — En 1968, nous avons capturé un nombre suffisant d'oiseaux en mue (N = 152) pour calculer la proportion des Mésanges en tout début (stades 1 et 2), en pleine mue (stades 3, 4, 5, 6) et en fin de mue (stades 7 et 8). Les résultats portés sur le graphique de la figure 38 montrent que les individus en tout

début de mue disparaissent entre le 10 et le 15 septembre, que le nombre d'oiseaux en pleine mue atteint un maximum entre le 1er et le 10 septembre, quand les juvéniles sont aussi nombreux que les immatures, et que les Mésanges noires en fin de mue apparaissent entre le 20 et le 31 août. Pour une population donnée, *certains individus terminent donc leur mue quand les autres la commencent.*

Ce découpage en trois grands stades ne peut malheureusement être utilisé, faute de données, pour comparer la période de mue de différentes années. Aussi, distinguerons-nous seulement deux catégories : les juvéniles, allant du stade 1 au stade 5, et les immatures (stades 6, 7 et 8). En calculant le pourcentage de juvéniles par périodes de 5 à 10 jours, on peut tracer les courbes de disparition des juvéniles et d'apparition des immatures (symétrique à la précédente par rapport à l'axe horizontal passant à 50 %) pour les cinq dernières années (fig. 39). La comparaison de ces courbes nous montre que la période de mue semble varier considérablement en fonction du type de migration : en 1967 et 1969 (invasions), le nombre de juvéniles égale celui des immatures vers les 23-25 août, en 1966 et 1968 (« migrations partielles ») il faut attendre les 4-5 septembre et en 1970 (pas de migration) les 9-10 septembre. La mue serait donc d'autant plus précoce que la migration est elle-même précoce.

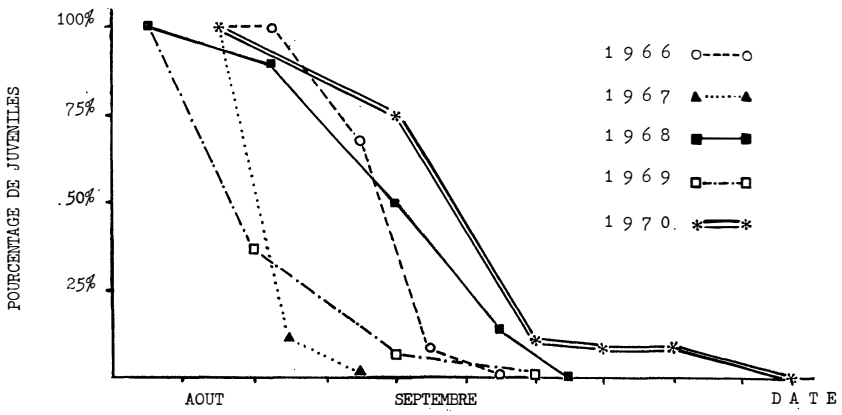


Figure 39. — Evolution du pourcentage de juvéniles (parmi les jeunes de l'année) au cours des automnes 1966, 1967, 1968, 1969 et 1970. La rapide décroissance du pourcentage de juvéniles lors des invasions de 1967 et 1969 est vraisemblablement due à un apport d'immatures en migration.

En fait, cette conclusion peut être erronée car, d'une part, la période de mue peut varier plus ou moins en fonction de l'avance ou du retard de la nidification (voir Evans, 1966), d'autre part, la méthode de détermination de la période de mue est loin d'être à

l'abri de toutes critiques (Evans, 1966 ; Newton, 1967). En effet, les données se révèlent numériquement faibles et l'*apport de migrateurs peut modifier l'interprétation des courbes.* Nous savons que dès la fin août certains jeunes ont terminé leur mue. Si, lors des invasions, ces Mésanges manifestent aussitôt un comportement migratoire, la diminution rapide du pourcentage de juvéniles sera alors principalement due au passage précoce d'immatures (cf. Dolnik et Blyumental, 1967, pour le Pinson des arbres).

Finalement, le *décalage entre les dates de migration* (jusqu'à un mois) *ne se répercute pas ou peu sur les dates de mue* dont l'écart maximum d'une quinzaine de jours correspond vraisemblablement à la migration d'individus en fin de mue, aux variations annuelles et aux fluctuations aléatoires.

B. *Des adultes.* — Les adultes, capturés seulement en invasions, terminent ou ont déjà terminé le renouvellement de leur plumage. Le pourcentage d'individus remplaçant leurs dernières rémiges diminue au fur et à mesure que la migration s'intensifie (tableau n° 12).

TABLEAU 12

Pourcentage d'adultes muant leurs dernières rémiges au cours des différentes périodes de l'automne 1969.

Dates	Mue des rémiges non finies Nombre d'individus	Mue des rémiges finies Nombre d'individus	% d'individus en mue des rémiges
15 au 31 août	27	37	42 %
1 au 10 septembre	80	137	37 %
10 au 20 septembre	36	130	22 %
20 au 30 septembre	6	81	10 %
1 au 10 octobre	0	25	0 %

La mue et la migration des adultes précèdent donc nettement celles des jeunes.

4. — *Conclusions.*

Si les espèces à migration précoce ont une mue précoce (Newton, 1968 ; Snow, 1969), si les individus migrateurs d'une espèce donnée muent avant les individus sédentaires (Bagott, 1970), si les populations nordiques à migration précoce finissent souvent leur mue avant les populations méridionales (Evans, 1966 ; Dolnik et Blyumental, 1967), si les catégories d'âge à mue précoce

peuvent migrer les premières, il ne faut pas en conclure que la date de mue dépend directement de la date de migration, car les jeunes Sizerins (*Carduelis flammea*) muent nettement avant les adultes et attendent ces derniers pour partir (Evans, 1966). De plus, chez la Mésange noire, les *variations de la date de migration n'affectent guère celles de la mue.*

II. — Accumulation des réserves, aspect énergétique.

1. — *Méthodes.*

A. *Estimation visuelle des dépôts adipeux.* — Immédiatement après la capture, les oiseaux sont pesés et les dépôts de graisses sous-cutanées sont estimés visuellement. La méthode d'évaluation des réserves adipeuses, basée sur les travaux de Wolfson (1940) et Weise (1956), distingue un minimum de sept classes. Chacune d'elles correspond à un dépôt caractéristique dans la fosse claviculaire et sur l'abdomen :

— 1° : Absence quasi-totale de réserves sous-cutanées.

— 1+ : Faible dépôt dans la fosse claviculaire et parfois des traces sur l'abdomen.

— 2— : Les dépôts modérés ne comblent pas totalement la fosse claviculaire et apparaissent nettement en petites plages sur l'abdomen.

— 2° : La fosse claviculaire est remplie, l'abdomen est partiellement recouvert.

— 2+ : Les importants dépôts de la fosse claviculaire forment un bulbe. L'abdomen est presque totalement recouvert d'une épaisse couche de graisse.

— 3— : Les très importants dépôts débordent de la fosse et s'étendent sur les pectoraux et le long du cou.

— 3° : Oiseau extrêmement gras : tous les muscles abdominaux, pectoraux et dorsaux sont cachés par les graisses sous-cutanées.

Chez la Mésange noire, nous atteignons très exceptionnellement l'indice 3— et peu fréquemment l'indice 2+. Aussi pour étendre l'éventail de nos mesures, nous avons ajouté les classes intermédiaires suivantes : 1° à 1+, 1+ à 2—, 2— à 2° et 2° à 2+, qui se distinguent aisément avec un peu d'expérience (voir aussi Brooks, 1968).

B. *Extraction des lipides.* — Les trente individus sacrifiés pour extraire leurs lipides furent choisis au hasard (sauf un particulièrement gras) en prenant la première Mésange noire capturée dans un filet donné, à partir de 11 heures.

Après la mensuration, la pesée de l'animal, la fixation des thyroïdes et l'appréciation du dépôt adipeux sous-cutané, l'oiseau

est plumé. Le poids des plumes et celui de l'animal frais, sans pattes ni bec, sont obtenus séparément. Après vérification du contenu stomacal, le corps est réduit en poudre dans du sable de Fontainebleau et les lipides sont extraits au méthylal-méthanol selon la méthode de Delsal (1942) modifiée.

Le broyat macère à deux reprises dans du méthylal-méthanol (4/1) (10 fois le volume à extraire), puis dans du méthylal pur. Entre chaque macération, le solvant est filtré, puis évaporé. Le résidu des trois évaporations successives est repris dans de l'alcool éthylique absolu pour une déshydratation (3 déshydratations). Afin d'éliminer les sels, les graisses sont dissoutes dans le chloroforme, puis passées sur filtre amiante-sable. La solution est à nouveau évaporée sous vide et le ballon est porté au dessicateur jusqu'à ce que l'on obtienne un poids constant.

Cette méthode intégrale extrait la totalité des lipides. Les résultats sont donc pondéralement supérieurs aux extractions à l'éther de pétrole (Odum, 1960 ; Odum, Connell et Stoddard, 1961 ; Brooks, 1968 ; McNeil, 1970, etc.) ou au mélange éthanol-éther diéthylique ou seulement éther diéthylique (King, Barber et Farner, 1963 ; King, Farner et Morton, 1965 ; Dolnik et Blyumental, 1967, etc.) beaucoup plus sélectives. En effet, outre les mono-, di- et triglycérides, les acides gras libres, etc., nous extrayons tout ou partie des lipoprotéines, glycoprotéines, glycolipides, phospholipides, etc., voire aussi des pigments. Une étude chromatographique permettrait de connaître l'importance de chacun de ces composants. Finalement, les valeurs obtenues représenteront non seulement les réserves énergétiques utilisables en vol par l'oiseau, mais aussi les constituants structuraux de certains tissus.

C. *Relation entre le taux de lipides et l'indice d'adiposité* (fig. 40). — L'indice d'adiposité n'est pas directement proportion-

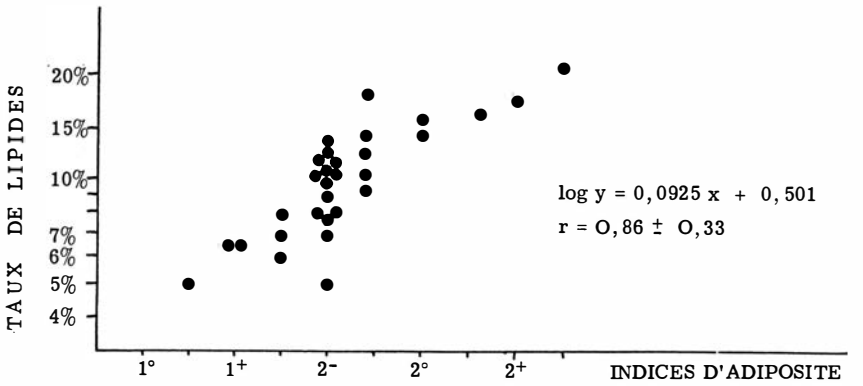


Figure 40. — Relation entre le taux de lipides (obtenu par l'extraction) en ordonnée et l'indice d'adiposité (apprécié dans la fosse claviculaire et sur l'abdomen), en abscisse.

nel au taux de lipides mais plutôt au logarithme du taux de lipides. La courbe curviligne, analogue à celle de Brooks (1968) et McNeil (1970), est ajustée par l'équation :

$\log y = 0{,}0925\ x + 0{,}501$: où x représente l'indice d'adiposité ($1^{\circ} = 1$, 1° à $1^{+} = 2$, $1^{+} = 3$, 1^{+} à $2^{-} = 4$, et ainsi de suite) et y le pourcentage de graisse (par rapport au poids frais de l'animal et non au poids sec comme on le fait souvent : Odum, 1960 ; McNeil, 1970, etc.). Cette relation logarithmique n'a rien de surprenant puisque les indices d'adiposité varient sensiblement comme la surface des dépôts et le poids ou taux de graisse comme le volume des dépôts. Il s'ensuit que les erreurs d'estimation seront d'autant moins graves que l'indice sera faible puisqu'entre 1° et 1^{+} le taux de lipides n'augmente que de 2 % alors qu'entre 2° et 2^{+} il augmente de 7 %.

La bonne corrélation entre les deux variables ($r = 0{,}86 \pm 0{,}33$) montre non seulement que l'évaluation visuelle fournit des données fiables, mais qu'il est possible de convertir les indices d'adiposité en taux de graisse pour comparer différents échantillons. Pour simplifier les calculs, nous adopterons donc les « équivalences » suivantes :

$1^{\circ} = 4$ %	1^{+} à $2^{-} = 7$ %	$2^{\circ} = 14$ %
1° à $1^{+} = 5$ %	$2^{-} = 9$ %	2° à $2^{+} = 17$ %
$1^{+} = 6$ %	2^{-} à $2^{\circ} = 11$ %	$2^{+} = 21$ %

Il est évident que ces changements de variables ne prennent une signification que pour des échantillons à grands effectifs.

D. *Relation entre la longueur d'aile et le poids dégraissé.* — D'après Rogers et Odum (1964), la corrélation entre la longueur d'aile et le poids sans graisse (« fat free weight ») se révèle si bonne qu'il est possible pour un individu d'une espèce donnée de déduire son poids sans graisse à partir de sa longueur d'aile et par la suite son poids de graisse à partir du poids total. Bien que chez la Mésange noire la corrélation entre l'aile et le poids dégraissé ($r = 0{,}59$; 0,30 — 0,78) s'avère meilleure qu'entre l'aile et le poids total ($r = 0{,}40 \pm 0{,}06$), il semble difficile d'utiliser cette relation pour en déduire le poids de graisse. En effet, nous obtenons, par ce procédé, chez des individus au poids de graisse connu, une moyenne de 9,58 % de lipides au lieu de 11,31 %. En revanche, la méthode des indices d'adiposité paraît très satisfaisante puisque la moyenne s'élève à 11,03 % au lieu de 11,31 %.

Les différences entre ces moyennes ne s'avèrent pas significatives (effectifs trop faibles), mais les χ_2, testant la conformité des distributions de fréquences observées par les méthodes indirectes à celle obtenue par les extractions lipidiques indiquent que l'histogramme du taux de lipides, calculé par l'estimation visuelle, se rapproche beaucoup plus de celui des extractions lipidiques

($\chi_2 = 2{,}79$) que celui calculé par l'intermédiaire de la longueur de l'aile ($\chi_2 = 17{,}5$ pour le même degré de liberté).

L'estimation visuelle des graisses reste donc la meilleure évaluation du taux de lipides.

E. *Relation entre le poids total de l'oiseau et le taux de graisse.* — Masquée par de nombreux autres facteurs agissant sur le poids de l'oiseau la corrélation entre l'adiposité et le poids reste toujours faible : r = 0,48 (0,15 — 0,70) (cf. chapitre 1 : Biométrie).

2. — *La mue : période « d'efforts physiologiques ».*

A. *Synthèse des plumes.* — On considère souvent la mue comme un cap difficile à franchir. En effet, les juvéniles doivent synthétiser en quelques semaines 0,94 gramme de plumes (N = 24) et les adultes 1,12 grammes (N = 27), soit 10 % et 11,9 % de leur poids total. Pour synthétiser les protéines entrant dans la constitution de la plume et pour minimiser les autres dépenses énergétiques (thermorégulation, vol plus difficile chez l'adulte, etc.) occasionnés par la mue, l'oiseau reste généralement au repos une bonne partie de la journée, surtout si la nourriture est facile à obtenir (Newton, 1966). Cette absence d'activité se traduit par une très nette diminution du nombre de Mésanges noires en pleine mue qui vagabondent à la Golèze (fig. 41). Bien que chaque stade de mue ait sensiblement la même longueur (Newton, 1966), les captures d'oiseaux aux stades 3, 4, 5, 6 se révèlent peu fréquentes par rapport aux tous premiers ou derniers stades (fig. 41).

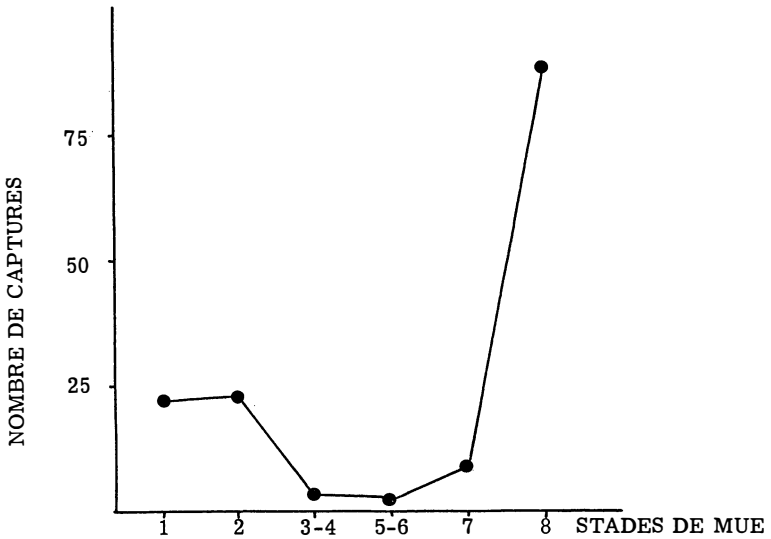


Figure 41. — Nombre de captures effectuées en 1968 en fonction du stade de mue. Le nombre de captures d'individus en pleine mue est nettement inférieur à celui des oiseaux en tout début (stades 1 et 2) ou en fin (stade 8) de mue.

B. *Réserves adipeuses.* — Comme le Pinson des arbres (Dolnik et Blyumental, 1967), la Mésange noire en mue ne possède pas de réserves adipeuses. Le pourcentage de graisse atteint chez les individus en plumage juvénile 5,6 % ± 0,36 du poids total, alors qu'il s'élève à 7 % ± 0,33 chez les immatures *en erratisme* capturés à la même époque (avant les 25 septembre 1968 et 1970). La différence entre les deux taux se révèle très hautement significative : P > 99,9 %. En fait, la constitution des réserves adipeuses ne se fait qu'en fin de mue. En effet, *les oiseaux aux stades 1, 2, 3, 4, 5 et 6 présentent des taux de graisse quasiment équivalents* (tableau n° 13) ; au stade 7 le taux est légèrement supérieur et nettement plus élevé au stade 8. *Les réserves lipidiques s'accumulent donc* surtout entre les stades 6 et 8 ou 7 et 8, voire au stade 8, soit pratiquement *à la fin de la mue.*

TABLEAU 13

Taux de graisse des Mésanges noires capturées en 1968 avant le 25 septembre, en fonction de leur stade de mue.

Stades de mue	Taux de lipides	Effectifs
1	5,7 %	18
2	6,0 %	18
3 - 4	5,8 %	7
5 - 6	6,0 %	5
7	6,25 %	8
8	6,53 %	45

L'adiposité s'avère indépendante de la date de capture du juvénile. Ainsi (cf. tableau n° 14) les juvéniles capturés avant le 15 août ou après le 15 septembre possèdent en moyenne 5,5 % de

TABLEAU 14

Taux d'adiposité des juvéniles, en fonction de la date de capture. Les différences entre les taux ne sont jamais significatives.

Dates	Taux de lipides	Effectifs (juvéniles)
10 - 20 août	6,2 %	8
20 - 30 août	5,5 %	22
1 - 10 septembre	5,5 %	15
10 - 20 septembre	5,0 %	5
20 - 30 septembre	5,7 %	4

graisse. Les individus, qui renouvellent leur plumage tardivement, ne rattrapent donc pas leur retard en commençant à s'engraisser avant de terminer de muer.

Enfin, il faut noter que les réserves lipidiques des juvéniles atteignent la même importance lors des invasions, des « migrations partielles » ou des erratismes locaux (aucune différence n'est significative). Les invasions ne précipitent donc pas les phénomènes d'engraissement avant la fin de la mue, du moins sous nos latitudes.

3. — *Variation de l'engraissement en fonction de la date et de l'année.*

En 1969, l'apparition des individus gras fut si rapide qu'en début septembre le taux de lipides s'éleva déjà à 9 % chez les adultes (fig. 42). Ces importantes réserves se maintinrent jusqu'au 15-20 septembre, et s'abaissèrent jusqu'à 7,2 % en fin de passage. Chez les jeunes, dont la migration accusa un retard d'une quinzaine de jours, on observa la même évolution du taux de graisse, mais avec un décalage vers des dates plus avancées (fig. 42). Finalement, l'écart entre les dates de migration des jeunes et des adultes se retrouva au niveau de la mue et de l'engraissement.

En 1968, les jeunes s'engraissèrent régulièrement et progressivement pour atteindre, entre le 10 et le 20 octobre, un taux de lipides approximativement égal à celui des immatures en invasion (fig. 42). Si, en 1969, la vitesse de mue fut égale, ou à peine supérieure, à celle de 1968, la vitesse d'engraissement fut, en revanche, plus rapide. En effet, en 1969, la migration des individus gras se termina à la mi-octobre alors qu'elle commença seulement à cette date en 1968 (cf. chapitre 4, I, 3, A : Vitesse de mue). Par conséquent, la phase prémigratoire, mue exclue, se révèle plus brève les années d'invasion.

En 1970, les variations de l'adiposité semblèrent principalement dépendre de la proportion de juvéniles. Ainsi, à la mi-septembre, quand la mue s'acheva, les dépôts modérés restèrent assez constants tout au cours de la saison (fig. 42).

En comparant nos données sur l'adiposité aux différents types de variations des réserves lipidiques proposées par Dolnik et Blyumental (1967), on s'aperçoit que l'augmentation graduelle du taux de lipides, en 1968, témoigne de la proximité des quartiers de nidification des individus passant à la Golèze cet automne-là. L'augmentation, le palier, puis la diminution du taux de lipides, en 1969, caractérisent la position proximale, médiane et distale de la Golèze par rapport aux quartiers de nidification et d'hivernage des populations migratrices (cf. infra).

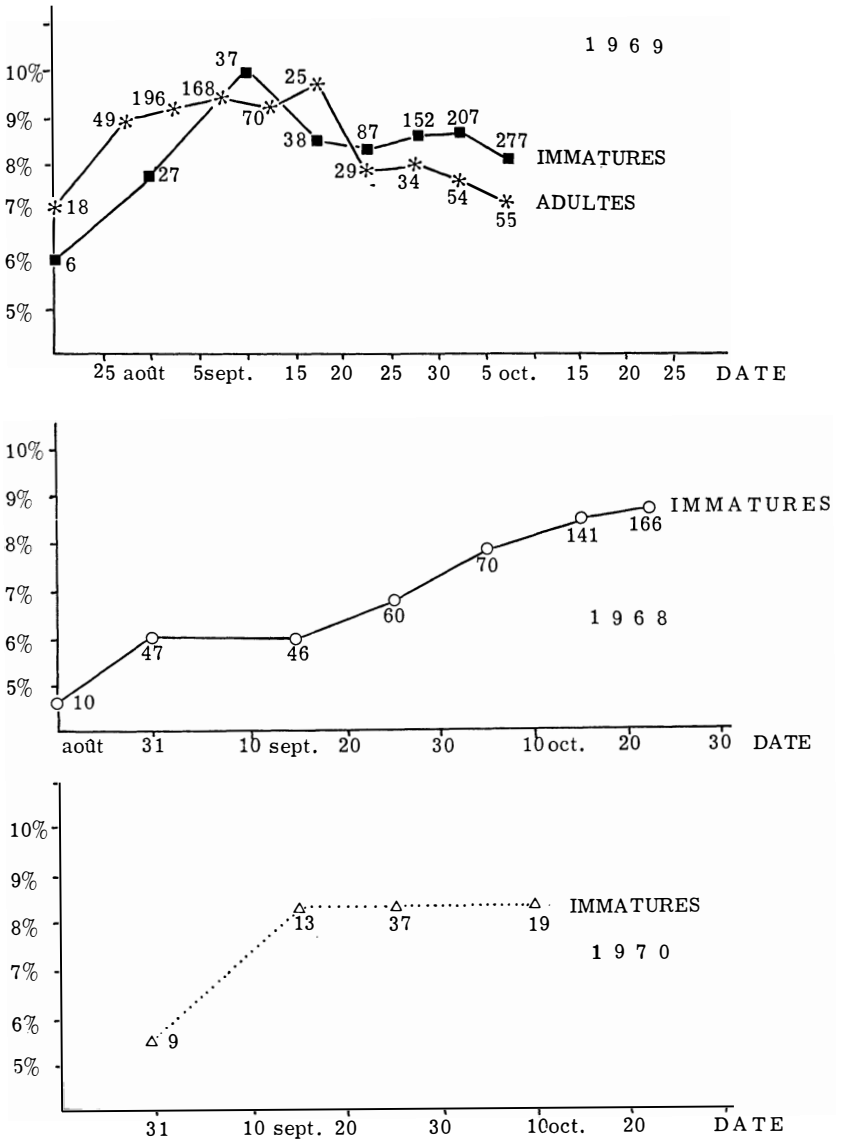


Figure 42. — Evolution des moyennes des taux de graisses au cours des automnes 1968, 1969 et 1970. Les chiffres portés à côté des moyennes donnent l'effectif sur lequel est fondé chaque moyenne. En ordonnées, les pourcentages de graisse calculés par les indices d'adiposité. La forme des courbes varie selon le type de déplacement.

4. — *Niveau des réserves adipeuses et capacité de vol.*

Le taux de lipides trouvé chez les Mésanges noires en invasion atteint 8,64 % ± 0,13 du poids total (moyenne calculée à partir du 1er septembre 1969, sur 1 479 individus). Les réserves énergétiques, accumulées pour la migration, qui sont inférieures à ce taux puisque nous extrayons les lipides de structure et quelques autres constituants solubles, se révèlent dérisoires par rapport aux 25 ou 50 % des grands migrateurs qui traversent les mers et les déserts (Odum, 1960 ; Moreau et Dolp, 1970), mais « respectables » par rapport à celles des Pinsons des arbres, des Tarins des aulnes ou des Rouges-gorges capturés à la « Kurishe Nehrung » au bord de la Baltique (Dolnik et Blyumental, 1967). En fait, elles sont vraisemblablement inférieures à ces dernières espèces car, après McNeil (1970), il est très surprenant de constater que le mélange alcool-éther (utilisé par les Russes) extrait 1,6 fois moins de graisse que l'éther de pétrole.

Finalement, les Mésanges accumulent un peu plus de graisse que les oiseaux sédentaires (4-6 %) (Odum, 1960), mais nettement moins que les migrateurs à long et moyen cours.

Les estimations de l'énergie nécessaire au vol migratoire, publiées ces dernières années (Brody, 1945 ; Pearson, 1950, 1954 ; Odum, 1960 ; Odum, Connell et Stoddard, 1961 ; King et Farner, 1961 ; Lord, 1962 ; Lasiewski, 1962, 1963 ; Nisbet, Drury et Baird, 1963 ; Dolnik et Blyumental, 1964 ; Lefebvre, 1967 ; Lasiewski et Dawson, 1967), indiquent que l'énergie dépensée dans un travail musculaire modéré (vol) est 2 à 4 fois supérieure à l'énergie d'existence, 4 à 8 fois supérieure au métabolisme de repos et 6 à 12 fois supérieure au métabolisme de base.

Sachant que l'énergie d'existence d'un oiseau de 10 à 30 grammes est égale à 0,05 Kcal/g/H (Odum, 1960), nous obtenons pour la Mésange noire une consommation maximum de 0,5 Kcal/H.

D'après l'équation de King et Farner (1961), et surtout d'après les estimations de Terroine et Trautmann (1927), Kendeigh (1939), Steen (1958) et les nôtres (5 mesures par la méthode de Haldane, 1892 : calorimétrie indirecte), nous pouvons admettre que le métabolisme de base s'élève approximativement à 0,20 Kcal/H. Le vol de la Mésange noire n'étant pas soutenu et se déroulant toujours dans les meilleures conditions météorologiques, l'énergie demandée par heure de migration serait d'environ 1,50 Kcal (voir Dolnik et Blyumental, 1967 ; McNeil, 1970, pour d'autres espèces). Connaissant la vitesse maximale de croisière : V = 20-25 km/H, les réserves lipidiques de l'oiseau : G = 0,5 gramme en moyenne (poids total de lipides moins le poids de graisse à 1° d'adiposité) et la valeur calorique d'un gramme de graisse : 9,5 Kcal (King et Farner, 1961), on peut calculer la capacité de vol des Mésanges noires au moyen de la formule : $\frac{G \times V \times 9{,}5,}{MV}$ ou MV : métabolisme de vol.

Ce calcul approché montre que les Mésanges en invasion peuvent parcourir 70-80 kilomètres, sans s'arrêter pour se nourrir. Les erreurs dues aux estimations peuvent modifier cette distance, mais en se plaçant dans les conditions les plus optimistes, nous arrivons à 140 kilomètres, et dans le cas le plus pessimiste à 25 kilomètres en moyenne. Quant à l'individu le plus gras, dont nous avons extrait les lipides et qui a été choisi pour son obésité, il pouvait parcourir 250 kilomètres dans l'hypothèse la plus optimiste. Nous sommes donc très loin des 1 000 à 1 500 kilomètres que peuvent franchir les grands migrateurs, et cette estimation (70-80 kilomètres) nous permet de mieux comprendre pourquoi les Mésanges parcourent seulement en moyenne une vingtaine de kilomètres par jour, pourquoi elles ne partent pas quand les conditions météorologiques se gâtent et pourquoi elles contournent les obstacles en restant dans les milieux qui leur sont les plus propices. On pourrait presque dire, à la suite de ce calcul, que la Mésange noire, en invasion, est un oiseau sédentaire un peu « amélioré ».

5. — *Variation de l'adiposité et du poids au cours de la journée.*

Du 1er au 5 septembre et du 3 au 9 octobre 1969, les tournées aux filets furent effectuées toutes les demi-heures pour obtenir une meilleure précision dans les mesures du poids et de l'adiposité.

Ces mesures (fig. 43) nous ont montré que la forte adiposité des individus capturés au petit matin (6-7 heures) décroît jusqu'à 10 heures puis augmente progressivement jusqu'à 16 heures, pour

TABLEAU 15

Variation pondérale des captures de Mésanges noires au cours d'une journée d'invasion.

Les différences entre les moyennes ne sont jamais significatives.

Heures	Poids	Effectifs
7	9,25	49
8	9,33	48
9	9,27	64
10	9,30	101
11	9,30	112
12	9,22	55
13	9,23	23
14	9,45	19
15	9,33	6
16	9,5	2

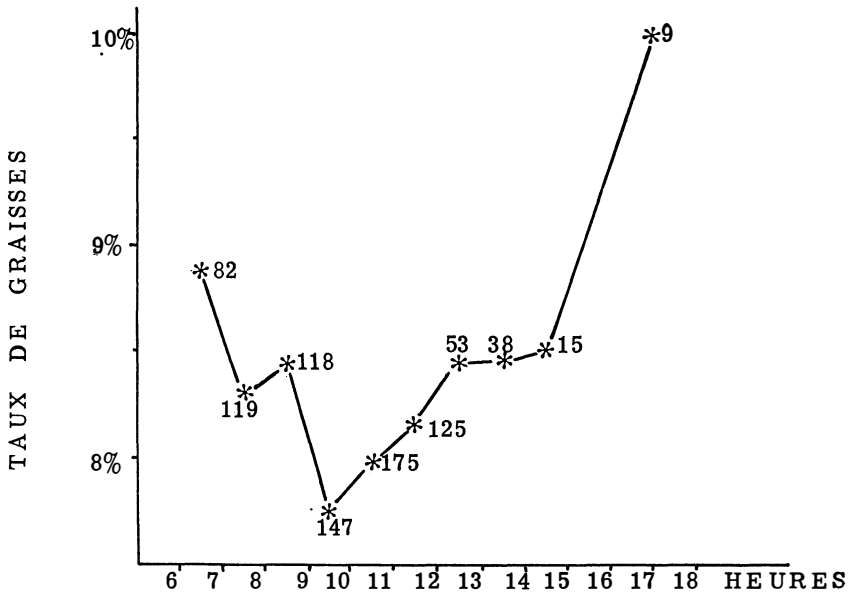


Figure 43. — Adiposité moyenne (en pourcentage) des Mésanges noires en fonction de leur heure de capture. A côté de chaque moyenne (astérique) figure l'effectif. L'adiposité des Mésanges en invasion passe par un minimum à 10 heures du matin. Ce minimum correspond vraisemblablement à l'amaigrissement des individus partis tôt le matin et au départ d'individus assez maigres (voir texte).

atteindre un niveau supérieur à celui du matin (permettant de faire face aux pertes nocturnes). Ces mesures indiquent, en outre, que le poids (tableau n° 15) ne subit pratiquement aucune variation importante (cf. chapitre I : Biométrie et chapitre IV : Méthodes).

L'évolution de l'adiposité, au cours de la journée, peut s'expliquer de deux façons :

1. — Les individus, partis tôt le matin, ont d'autant plus maigri qu'ils sont capturés tard dans la matinée. La fatigue ralentit vraisemblablement leur vitesse de croisière (à 10-11 heures) et les oblige peut-être à intensifier la recherche de nourriture (cf. chapitres II et III). Les dépenses lipidiques pourraient alors se stabiliser et le niveau des réserves augmenter quand ils arrêteront leur route.

2. — Chez le Pinson des arbres, les individus les plus gras sont en général les plus excités ; ils partent plus tôt et franchissent les plus grandes étapes (Dolnik et Blyumental, 1967). En étudiant l'adiposité des Mésanges noires, en fonction de l'heure de départ en migration (d'après les contrôles, cf. fig. 44 et chapitre 3), on

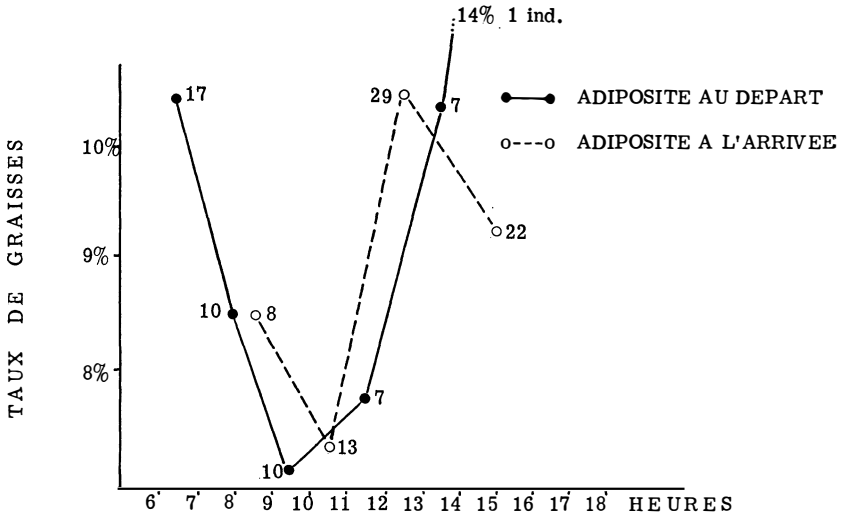


Figure 44. — Adiposité moyenne (en pourcentage) des Mésanges noires en fonction de leur heure de départ (heure de contrôle) ou d'arrivée (heures de baguage des individus qui seront contrôlés).

s'aperçoit que les oiseaux les plus gras partent à 6-7 heures, et les plus maigres à 9, 10 ou 11 heures (les Mésanges, contrôlées l'après-midi, doivent en fait visiter l'aulnaie, pour se nourrir, et continuer à accumuler des réserves (voir plus loin). De plus, en étudiant l'adiposité des Mésanges noires en fonction de l'heure d'arrêt (fig. 44), on s'aperçoit que les individus maigres s'arrêtent vers 11-12 heures, que les individus bien gras le font vers 13-14 heures et que les derniers sont moyennement adipeux.

Finalement, une étape migratoire de Mésanges noires peut s'imaginer ainsi : en début de journée, les plus grasses s'envolent, elles perdent peu à peu leur adiposité ; vers 10-11 heures, partent à leur tour d'autres individus moins gras (d'où deux raisons pour que le taux moyen d'adiposité s'abaisse au milieu de la journée).

Vers 11-12 heures, les individus plus maigres s'arrêtent déjà ; ensuite les plus gras le feront vers 13-14 heures.

En tenant compte de l'accumulation des réserves des Mésanges qui s'arrêtent dès 11 heures, il est normal de constater, à partir de cette heure, une augmentation progressive du taux d'adiposité moyen.

6. — *Variation de l'adiposité en fonction du repos.*

Nous avons constaté, au chapitre 3, qu'une bonne partie des migrateurs s'arrête un ou plusieurs jours avant de poursuivre sa

route. Si nous observons l'adiposité des mêmes Mésanges le jour du baguage et le jour du contrôle (fig. 45), nous remarquons, d'une part, que les oiseaux sont d'autant plus gras que leur séjour a été plus long (le stationnement correspond donc à une accumulation de réserves énergétiques) et, d'autre part, que les individus qui ne partent que le lendemain du baguage sont plus maigres que les autres. Des résultats analogues ont été obtenus en Russie (Dolnik et Blyumental, 1967).

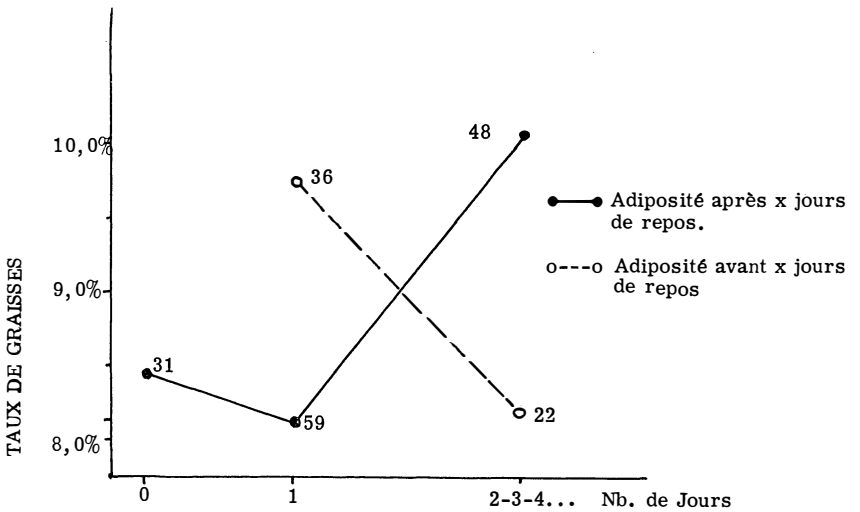


Figure 45. — Adiposité moyenne (en pourcentage) des Mésanges noires au moment du contrôle (●——●) après x jours de stationnement et au moment du baguage avant x jours d'arrêt (o - - -o). Les individus qui s'arrêtent plus d'une journée s'engraissent. Seuls les individus gras font au moins deux étapes consécutives.

7. — *Durée de l'étape en fonction de l'adiposité.*

Nous savons, d'après les contrôles (chapitre 3), que les Mésanges noires « fatiguées » peuvent être celles qui ont migré la veille et qui se reposent plusieurs jours et que les « non fatiguées » peuvent être celles qui se sont reposées plusieurs jours et qui sont alors capables de migrer deux jours de suite au moins. Dans ce cas, les oiseaux « fatigués » volent pendant 2 h à 2 h 30 et possèdent peu de réserves (8,1 % de graisse, N = 45, au départ et 8,2 %, N = 52, à l'arrivée ; ces deux moyennes correspondent à deux lots d'individus différents), et les oiseaux « non fatigués » migrent en moyenne 5 h 30 et possèdent beaucoup de réserves (10,1 % de graisse, N = 47, au départ et 9,7 %, N = 38, à l'arrivée). Le taux de graisse, au départ comme à l'arrivée, des Mésanges noires effectuant une courte étape est significativement plus faible que celui des Mésanges parcourant une longue étape.

Le raisonnement inverse conduit au même résultat. Les individus peu adipeux partent à 10 heures et s'arrêtent à 11-12 heures (fig. 44) (donc petite étape), et les Mésanges très adipeuses partent à 7 ou 8 heures et ne s'arrêtent pas avant 13 heures (à moins qu'elles n'aient perdu une grande quantité de réserves).

8. — *Vitesse de migration en fonction de l'adiposité.*

Les reprises de bagues nous montrent que les individus les plus rapides (vitesse supérieure à 25 km/jour) passent à la Golèze avec beaucoup de réserves (10,7 %, N = 22), tandis que les individus apparemment lents (vitesse inférieure à 25 km/jour, cette vitesse peut être sous-estimée, car la date de reprise ne correspond pas toujours à la date d'arrivée sur les quartiers d'hivernage) possèdent peu de réserves (8,5 % en moyenne, N = 38).

Des résultats analogues ont été trouvés chez cette espèce, en Russie (Dolnik et Blyumental, 1967).

9. — *Conclusion.*

Finalement, grâce aux chapitres 3 et 4, nous pouvons proposer le schéma suivant (fig. 46) :

Les individus les plus gras vont le plus vite, se reposent le moins longtemps, parcourent les plus grandes étapes, partent le plus tôt et composent le premier flot de migrateurs de la journée. Les heures suivantes, des Mésanges moins grasses augmentent

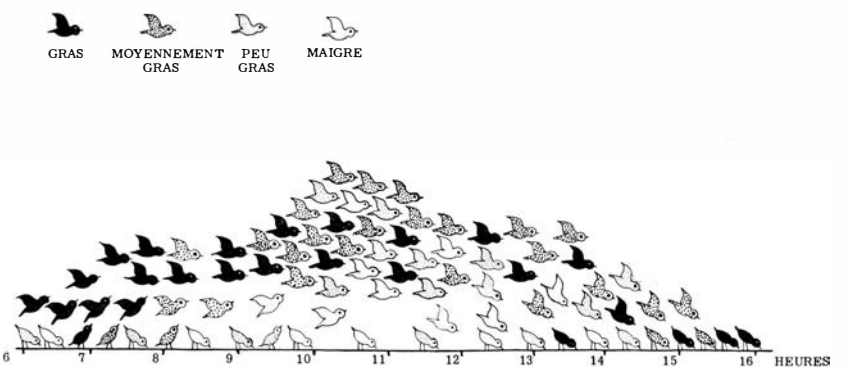


Figure 46. — Déroulement de la migration au cours d'une journée d'invasion : *interprétation la plus probable.* Les individus les plus gras partent le plus tôt et composent le premier flot de migrateurs de la journée. Les heures suivantes, ils entraînent des Mésanges moins grasses qui augmentent l'effectif des troupes mais ralentissent leur progression. Ces individus maigres s'arrêtent les premiers, peuvent stationner plusieurs jours et incitent vraisemblablement les oiseaux gras à s'arrêter aussi. L'après-midi est réservé à la recherche de nourriture. Le lendemain matin, les individus les plus gras repartent et les moins gras se reposent pour accumuler des réserves (cf. Dolnik et Blyumental, 1967).
Contrairement au schéma, les Mésanges noires se nourrissent rarement au sol.

l'effectif de la troupe mais ralentissent la progression de l'ensemble (vers 11-12 heures). Ces individus maigres s'arrêtent les premiers et peuvent stationner plusieurs jours. L'après-midi est réservé à la recherche de nourriture. Le lendemain matin, les individus les plus forts repartent et les plus faibles se reposent. Si les conditions météorologiques deviennent défavorables, tous les migrateurs s'arrêtent et reconstituent très certainement leurs réserves, de telle sorte qu'au retour du beau temps un plus grand effectif de Mésanges reprend la route. En fin de saison, la vitesse de croisière s'accélère quelque peu, les repos sont moins prolongés, la reconstitution des réserves s'abrège et le taux de graisse est en moyenne moins élevé.

La relation entre l'adiposité et la migration s'avère donc très complexe, car *l'obésité dépend d'un grand nombre de facteurs.* Nous pouvons toutefois affirmer que les Mésanges s'engraissent quelque peu pour migrer et que cet engraissement ne débute pas avant, ou guère avant, la fin de la mue.

5. DISCUSSION, HYPOTHESES ET CONCLUSIONS

La comparaison des résultats des années 1968, 1969 et 1970 nous conduit à distinguer trois types de déplacements bien caractéristiques : l'erratisme, la migration partielle et l'invasion. Ces trois types possèdent apparemment des caractéristiques assez différentes, résumées dans les tableaux 16 et 17. Mais il est difficile, en fait, d'établir des limites tranchées entre chaque catégorie, car il existe une multitude d'intermédiaires entre l'erratisme très local et l'invasion qui ébranle toutes les populations européennes.

Ainsi, en 1970, les Mésanges noires en erratisme ne se sont vraisemblablement pas beaucoup éloignées de leur point de nidification.

En 1965, l'erratisme, plus important, a déjà pris l'allure d'une petite migration. Toutefois, les captures s'étalent sur toute la saison et restent numériquement faibles.

En 1966, les passages du début octobre s'observent sur la crête du col. Les individus capturés, surtout des jeunes, commencent à être nombreux, mais présentent toujours peu de réserves adipeuses.

En 1968, les déplacements de la deuxième quinzaine d'octobre prennent de l'envergure, on signale des passages dans les Alpes, le Jura et l'Alsace. Les migrateurs s'engraissent et seuls les jeunes et surtout les femelles participent à la migration.

En 1964, on assiste déjà à une petite invasion qui se déroule en fin septembre, début octobre. La proportion d'adultes augmente et les Mésanges assez grasses descendent jusque dans le Midi de la France et en Italie.

En 1967, l'envergure de l'invasion devient considérable. Les adultes participent à l'exode et les premiers migrateurs apparaissent à la Golèze dès la fin août avec une forte adiposité.

Enfin, en 1969, tout s'amplifie, le nombre de captures double et le pourcentage d'adultes croît énormément.

Sans entrer dans les nombreuses discussions que soulèvent les causes ultimes et proximales des invasions (Lack, 1954 ; Svardson, 1957 ; Ulfstrand, 1963 ; Berdnt et Henss, 1967), on peut dire que les irruptions résultent du déséquilibre existant entre l'effectif de la population (surpopulation) et la « capacité limite » du milieu (principalement les ressources alimentaires). Son déclenchement n'obéit pas à la loi du tout ou rien (Svardson, 1957) et chez la Mésange noire *il semble* qu'à la gradation du déséquilibre corresponde toute une gamme de réponses :

— si le milieu peut faire face aux besoins de la population, les Mésanges restent plus ou moins erratiques ;
— si un léger déséquilibre se crée entre les effectifs et la capacité limite du milieu, une partie seulement de la population part et les déplacements prennent la forme d'une migration partielle ;
— si le déséquilibre devient considérable, la majeure partie de la population prend part à l'invasion.

Nos résultats, et surtout cette interprétation, diffèrent quelque peu de ceux de Svardson qui pense que « invasions start annually, like ordinary migration and that they are realised by the same proximate factors ». En effet, les Mésanges noires seraient d'ordinaire erratiques et non migratrices (du moins sous nos latitudes) et si Svardson est amené à penser que les migrateurs « invasionnels » partent chaque année comme les migrateurs typiques, c'est vraisemblablement parce que les populations nordiques (Scandinavie, dans son cas), d'une espèce donnée, sont toujours plus migratrices que celles du sud.

Si nos Mésanges ne partent pas annuellement, comme les migrateurs typiques, elles tendent, en invasion, à être migratrices. En effet, les quartiers d'hivernage ne varient pas d'une invasion à l'autre, comme c'est le cas pour certaines espèces. Pendant les passages, elles ne s'arrêtent jamais longuement dans notre région pour exploiter toutes les ressources du milieu. Elles n'y accumulent que des réserves pour reprendre leur route. Ce comportement migratoire confirme donc plus ou moins l'idée de Lack (1954) mais infirme celle de Svardson (1957) qui n'impute le survol d'une région riche en nourriture qu'à des facteurs météorologiques qui poussent les oiseaux à continuer leur vol.

La théorie du « pendule » (Svardson, 1957), avec une migration à l'ouest une année et à l'est la suivante, n'a pas non plus été vérifiée chez la Mésange noire ; la tendance à migrer plein ouest et non

Tableau 16

Principales caractéristiques des différents types de déplacements de la Mésange noire.

	Erratisme	Migration partielle	Invasion
	1970	1968	1967 - 1969
Nombre d'individus ..	Très peu	Moyen	Enorme
Origine	Locale	Proche : Alpes - pied nord des Alpes	Plus lointaine : Europe centrale
Destination	Locale, peut-être migration altitudinale	Assez proche de la Golèze	Midi de la France et Italie
Voies de migration et direction ..	Toutes directions	Vallées et cols sud-ouest	Vallées et cols sud-ouest puis variable
Distance	Quasiment nulle	Moyenne	Assez grande
Date de passage	Répartie sur toute la saison	Tardive et variable	Précoce, un peu moins variable
% d'adultes ...	Peu d'adultes, % constant au cours de la saison	Pas d'adultes	Adultes en grand nombre, migrant avant les jeunes en 1969
Sexe	Autant de ♂ que de ♀. Les deux sexes passent en même temps.	Surtout des ♀	Autant de ♂ que de ♀. Les ♀ passent un peu avant les ♂.
Répartition horaire	Toute la journée	Matin surtout	Matin surtout
Comportement .	Erratique	Migrateur	Migrateur
Date de mue des juvéniles .	Fin août début septembre	Fin août début septembre	Fin août début septembre
Engraissement .	Lent	Lent	Rapide
Taux de graisse	Moyen	Moyen	Un peu plus élevé

sud-ouest, comme tous les autres migrateurs (Svardson, 1957 et Ulfstrand, 1963) ne semble pas caractéristique des invasions. En fait, c'est *la tendance à rester dans le milieu le plus proche de celui de l'espèce* (Landsborough-Thomson, 1964) qui oblige certainement les populations nordiques à se déplacer d'est en ouest. Dans les Alpes, la physionomie du milieu dépendant de l'étage, les Mésanges prendront plus ou moins la direction générale du massif.

Ulfstrand (1963), critiquant la théorie du « pendule », suppose que les populations de la taïga, par exemple, partent vers l'ouest comme les autres oiseaux paléarctiques à la fin de la nidification Quand elles atteignent une région riche en nourriture, par exemple la zone Fenno-scandinave, le mouvement s'arrête. Les oiseaux stationnent tout l'hiver et commencent un nouveau cycle de reproduction au printemps suivant. Au prochain automne, si la nourriture se fait rare, un deuxième mouvement repart à l'ouest ou au sud-ouest à cause des grandes « lignes guidantes » de l'Europe du nord-ouest. Les quartiers d'hivernage sont alors situés en Europe de l'ouest. Au printemps suivant, les oiseaux se trouvent loin de leur aire de nidification et retournent vers l'est.

Dans l'hypothèse où les Mésanges effectuent une migration en deux temps, nous pourrions capturer des individus du grand nord. Ceci n'est pas impossible, car d'une part, il semble exister un décalage d'un an entre les forts passages dans le nord et les forts passages à la Golèze (cf. fig. 1) et, d'autre part, les individus, capturés à la Golèze en 1969, paraissent morphologiquement très différents de ceux de 1968 qui proviennent de quartiers de nidification assez proches. Toutefois, aucune reprise de bague n'a confirmé un aussi long voyage ; de plus, d'après Cramp et collab. (1960 et 1963), les montagnes constituent, pour les Mésanges de plaine, une barrière difficile à franchir.

Si les migrations correspondent à une adaptation aux variasions saisonnières de la nourriture, les invasions correspondent à une adaptation aux fluctuations annuelles de cette même nourriture (Svardson, 1957). Cette adaptation, et surtout la gamme de réponses aux déséquilibres densité-milieu se révèlent excellentes du point de vue évolutif pour assurer la survie de l'espèce. L'étude des mécanismes et des modalités de chaque type de déplacements montre combien les Mésanges ont adapté leur comportement pour tirer profit des circonstances et éviter le maximum de pertes et surtout les catastrophes.

A la Golèze, les invasions sont constituées par des individus qui proviennent d'Europe centrale. Ces oiseaux se rendent dans le midi de la France et en Italie par des voies multiples et très sinueuses pour contourner les obstacles et *pour rester dans les milieux qui ne leur sont pas trop étrangers.*

TABLEAU 17

Principales caractéristiques des différents déplacements de la Mésange noire avec tous les intermédiaires entre l'erratisme et l'invasion.

		Date du début de la migration	Nombre	Distance	% d'adultes	Adiposité
Erratisme	1970	Toute saison	Très faible	Nulle	5	Moyenne
	1965	Toute saison	Faible	?	14,5	Faible
	1966	Début octobre	Très moyen	Moyenne	2	Faible
Migration partielle	1968	Mi- et fin octobre	Moyen	Moyenne	2,8	Moyenne puis assez forte
	1964	Fin septembre début octobre	Assez fort	Grande	14,6	Assez forte
Invasion	1967	Mi-septembre	Fort	Grande	23,3	Forte
	1969	Début septembre	Très fort	Grande	42,5	Forte

La précocité des dates de passages, assez caractéristique des invasions, permet un étalement de la migration sur près de deux mois, pendant une période où les conditions atmosphériques restent encore clémentes, et avant que le manque de nourriture ne se fasse trop sentir. La présence de mâles, de femelles, d'adultes et d'immatures donne le maximum de chances de survie à l'espèce, car les pertes inévitables, pendant les invasions, pourraient avoir des conséquences catastrophiques si les femelles et les jeunes partaient seuls (comme c'est le cas dans les migrations partielles). L'engraissement toujours limité, mais très rapide, permet aux Mésanges de partir peu après la fin de la mue. Malgré leurs maigres réserves énergétiques, leurs mauvaises facultés de vol et leur sens de l'orientation peu développé, elles parcourent en moyenne 1 500 kilomètres. Les Mésanges noires progressent toujours avec une grande « prudence » : elles évitent les milieux trop étrangers, elles voyagent par petites étapes et seulement par beau temps, elles modifient leur vitesse en fonction du milieu traversé : elles sont rapides dans les milieux ouverts et lentes dans la végétation boisée où elles peuvent se nourrir et se protéger des prédateurs.

La migration partielle qui n'éloigne jamais considérablement les Mésanges de leurs quartiers de nidification n'engage que les jeunes et surtout les femelles. Partant tardivement avec une adi-

posité très moyenne (pour l'espèce) elles ne migrent que peu de temps.

Enfin l'erratisme, qui ne demande aucune faculté migratoire, nécessite peut-être la constitution de réserves de nourriture (Haftorn, 1956).

Finalement, les Mésanges noires semblent résoudre le problème des pénuries alimentaires et de la surpopulation en s'engageant, non pas dans des « courses à la mort », mais, au contraire, dans de « prudents déplacements ».

RESUME

L'étude du comportement et des activités migratoires de la Mésange noire est fondée sur l'observation au niveau du col et sur l'analyse des contrôles Bretolet-Golèze et Golèze-Golèze.

1) La majorité des Mésanges noires commence leur étape de migration entre 7 et 9 heures (maximum à 8 heures) et la termine entre 12 et 15 heures.

2) Les Mésanges noires qui se sont reposées plusieurs jours partent plus tôt le matin et les individus « fatigués » qui se reposeront plusieurs jours s'arrêtent avant les autres (en moyenne).

3) La durée d'une étape journalière est assez variable selon les individus ; elle est de l'ordre de 4 ou 5 heures.

4) Les Mésanges noires ne migrent pas tous les jours. Certaines journées sont consacrées au repos. Les pauses qui durent en moyenne 3 jours et demi, s'abrègent en fin de saison.

5) Les Mésanges noires se nourrissent surtout l'après-midi et le soir, mais elles s'alimentent aussi au cours de leurs déplacements migratoires.

6) La vitesse de migration des Mésanges noires varie selon le milieu traversé : elle est lente en milieu boisé (5-10 km/h) et rapide en milieu ouvert (20-30 km/h). Les moyennes journalières calculées par les reprises de bagues s'élèvent à 25 km/jour (maximum 85 km/jour). La vitesse moyenne augmente en fin de saison.

7) Les Mésanges noires sont très sensibles aux conditions météorologiques. Elles passent en très grand nombre par beau temps et s'arrêtent totalement par pluie ou brouillard. Deux facteurs météorologiques semblent agir directement sur leur migration : la nébulosité et le vent (les faibles nébulosités et les petites brises de vallée s'avèrent très favorables aux passages). La température, la pression (en valeur absolue) et le passage d'un front froid n'ont aucune influence directe. Les augmentations et diminutions de pression agissent vraisemblablement par l'intermédiaire

de la nébulosité et du vent. Enfin, les faibles hygrométries, apparemment propices aux passages de Mésanges, favorisent en fait les brises de vallées qui poussent les individus vers le sommet des cols.

8) La séquence de mue a été déterminée par la méthode des « moults cards » anglaises.

9) Les estimations visuelles des dépôts adipeux sont fiables, car elles sont en forte corrélation ($r = 0,86$) avec le taux de lipides obtenu par extraction au méthylal-méthanol.

10) Certains juvéniles terminent leur mue quand d'autres la commencent.

11) Les dates et les durées de mue varient peu ou pas selon le type de déplacement.

12) Les Mésanges noires en mue ne possèdent pas, ou peu, de réserves adipeuses. L'engraissement commence à la fin de la mue. Les réserves des juvéniles se révèlent indépendantes de la date de capture et du type de déplacement.

13) En 1969, année d'invasion, l'engraissement fut plus rapide qu'en 1968 (migration partielle) et légèrement supérieur.

14) En 1969, le taux de graisse moyen s'éleva à 8,6 % du poids total. La capacité de vol atteignit 25 à 140 km selon les approximations, 70-90 km plus probablement).

15) L'heure de départ en migration serait plus précoce et l'heure d'arrêt plus tardive chez les individus gras.

16) Les individus maigres se reposent plus longtemps que les gras. Le taux de graisse augmente avec la durée du repos.

17) Les vitesses de migration les plus élevées sont enregistrées chez les Mésanges les plus grasses.

En conclusion :

a) Tous les intermédiaires existent entre les trois types de déplacements : erratisme, migration partielle et invasion (tableau 17).

b) A la gradation du déséquilibre existant entre les effectifs de la population et les ressources alimentaires correspond vraisemblablement la gamme de réponses qui passe par les trois types de déplacements précédents.

c) Du point de vue évolutif, la gamme de réponses est parfaitement adaptée pour assurer le maximum de survie à l'espèce.

d) Bien que présentant peu d'aptitudes à la migration (très peu de réserves adipeuses et sens de l'orientation peu développé) la Mésange noire parcourt 1 500 kilomètres en se livrant à de prudents déplacements. Elle entreprend de petites étapes journalières, elle reste dans des milieux qui ne lui sont pas trop étrangers, elle migre par beau temps et elle se nourrit en se déplaçant.

SUMMARY

This study of the activity and migratory behaviour of the Coal tit *(Parus ater)* is based on observations made at the Golèze pass.

1) The migratory movement of a high percentage of Coal tits starts between 07.00 and 09.00 hours (maxima 08.00 hours). No migratory movement was recorded between 12.00 and 15.00 hours.

2) Birds which have rested several days move earlier in the morning, but « tired » birds which will remain in the area for a number of days are the first to cease movements during the day.

3) The daily movement is variable in duration but averages 4 to 5 hours.

4) Coal tits do not continue their migration every day. Certain days are devoted to rest. The average pause is 3.5 days, but this becomes shorter near the end of the season.

5) Birds feed particularly during the afternoon and evening, but they may also feed during migratory movements.

6) The migratory speed varies according to habitat type. In forests, the speed of movement is relatively slow (5-10 km/hour), but in open areas speed is increased and reaches 20-30 km/hour. From consideration of band recoveries, an average daily movement of 25 km, with maximum of 85 km/day, was estimated. The average daily movement increases at the end of the season.

7) Coal tits are very sensitive to meteorological conditions. High numbers cross the pass in clear weather, but movement is almost completely disrupted during rain or fog. Two meteorological factors, cloudiness and wind, appear to have a direct influence on the passage of Coal tits : clear sky and a small valley breeze are propitious for movement. Temperature, pressure (absolute values) and the passage of a cold front do not have any direct influence. Increasing and decreasing pressure probably act through their effect on cloudiness and wind. Low humidity which would appear favourable for the passage of Coal tits, in fact augments the valley breeze which drives the birds to the top of the pass.

8) Moulting sequences were determined using the english « moult cards » methods.

9) Visual estimation of adiposity proved acceptable. Visual estimations correlated well ($r = 0.86$) with the percentages of lipids obtained by extraction.

10) Some juveniles finish their moulting at the time when other individuals start to moult.

11) Moulting Coal tits have little or no fat reserve. Fattening starts at the end of the moult. No relation was recorded between

the fat reserves of juveniles and the date of capture or the type of movement being undertaken.

12) The timing and duration of the moulting period do not vary according to the type of movement.

13) In 1969, an invasion year, the rate and extent at which fat was stored was greater than in 1968, a year of partial migration.

14) The average fat level in 1969 comprised 8.6 % of the total fresh weight. According to rough estimates, the flight capacity reached 25 to 140 Km/day. A more probable estimate would be 70 to 80 Km/per day.

15) Migration of birds with good fat reserves starts an hour earlier and finishes an hour later than for other individuals.

16) Lean birds rest longer than the « fat » ones. Fat levels increase with the duration of the rest period.

17) The highest migration speeds were registered for individuals with good fat reserves.

To conclude :

a) All intermediates exist between erratism, partial migration and invasion.

b) The different responses observed during these three types of movement relates closely to the balance between population level and food resources.

c) From the evolutionary viewpoint, this scale of responses appears well adapted to ensuring a maximum survival of the species.

d) Coal tits do not have a great facility for migration ; fat reserves are low, the sense of orientation is poorly developed. Journeys of 1500 kilometers are undertaken in a way to minimise risk. Daily flight is short, major obstacles are avoided, the birds remain in favourable habitats, they migrate during fine weather and feed during migration.

BIBLIOGRAPHIE

BAGGOTT, G.K. (1970). — The timing of the moults of the Pied Wagtail. *Bird Study,* 17 : 45-46.

BALDWIN, S.P. et KENDEIGH, Ch. (1938). — Variation on the weight of birds. *Auk,* 55 : 416-467.

BALEN, J.H. van (1967). — The signification of variations in body weight and wing length in the Great tit *(Parus major). Ardea,* 55 : 1-59.

BARRE, A. ; GUERMEUR, Y. ; LE DEMEZET, M. ; THERY, J. et THOMAS, A. (1970). — Actualités ornithologiques du 6 juillet au 5 novembre 1969. *Ar Vran,* 3 : 1-41.

BERDNT, R. et HENSS, M. (1967). — Die Kohlmeise *(Parus major)* als Invasionvogel. *Vogelwarte,* 24 : 17-37.

BLONDEL, J. (1966). — Le cycle annuel des Passereaux en Camargue. *Terre et Vie,* 20 : 271-294.

BLONDEL, J. (1967). — Etude d'un cline chez le Rouge queue à front blanc *(Phoenicurus phoenicurus),* variation de la longueur d'aile. Son utilisation dans l'étude de la migration. *Alauda,* 35 : 83-105 et 163-193.

BRODY, S. (1945). — *Bioenergetics and growth.* Reinhold, New York.

BROOKS, W.S. (1968). — Comparative adaptations of the Alaskan redpolls to the arctic environment. *Wilson Bulletin,* 80 : 253-280.

BRUDERER, B. (1967). — Zur Witterungsabhängigkeit des Herbstzuges im Jura, Grundlagen zu einer Arbeithypothese. *Orn. Beob.,* 64 : 57-90.

BUSSE, P. et GROMADZKI (1966). — Operation Baltic 1960-1964. Bird ringing report. *Acta Ornithologica,* 10 : 241-283.

BUSSE, P. et GROMADZKI, M. (1967). — Operation Baltic 1965. Bird ringing report. *Acta Ornithologica,* 10 : 291-315.

BUSSE, P. et GROMADZKI, M. (1967). — Operation Baltic 1966. Bird ringing report. *Acta Ornithologica,* 10 : 317-339.

BUSSE, P. et GROMADZKI, M. (1969). — Operation Baltic 1967. Bird ringing report. *Acta Ornithologica,* 11 : 329-354.

BUSSE, P. et GROMADZKI, M. (1970). — Operation Baltic 1968. Bird ringing report. *Acta Ornithologica,* 12 : 1-24.

CRAMP, S. (1963). — Movements of Tits in Europe in 1959 and after. *British Birds,* 53 : 49-77.

CRAMP, S. ; PETTET, A. et SHARROCK, J.T.R. (1960). — The irruption of Tits in autumn 1957. *British Birds,* 53 : 49-77 et 176-192.

CROUSAZ, G. de (1954). — La migration d'automne 1953 au col de Cou. *Nos Oiseaux,* 22 : 196-204.

CROUSAZ, G. de (1960). — Activités de l'observatoire ornithologique alpin du col de Bretolet en 1959. *Nos Oiseaux,* 25 : 169-194.

CROUSAZ, Ph. de (1961). — Activités de l'observatoire ornithologique alpin du col de Bretolet en 1960. *Nos Oiseaux,* 26 : 66-78.

CROUSAZ, G. de (1961). — Migration des Motacillidés aux cols de Cou - Bretolet. *Nos Oiseaux,* 26 : 78-104.

CROUSAZ, G. de (1966). — A propos des mouvements saisonniers de la population alpine du Pipit spioncelle. *Nos Oiseaux,* 28 : 161-168.

DEELDER, C.L. (1952). — Some historical data on the relation between wind direction and migration of Chaffinches *(Fringilla coelebs). Ardea,* 40 : 63-66.

DELSAL, J. (1942). — *Bull. Soc. Chim. Biol.,* 24 : 297.

DESFAYES, N. (1952). — Migration d'automne au col de Cou. *Nos Oiseaux,* 21 : 210-213.

DOLNIK, V.R. et BLYUMENTAL, T.I. (1964). — Bioenergetics of bird .migrations *Uspekhi Sovremennoi Biologii,* 58 : 280-301.

DOLNIK, V.R. et BLYUMENTAL, T.I. (1967). — Automnal premigratory and migratory periods in the Chaffinch *(Fringilla coelebs coelebs)* and some other temperate zone passerine birds. *Condor,* 69 : 435-468.

DORKA, V. (1966). — Das jahres- und tageszeitliche Zugmuster von Kurz- und Langstreckenziehern nach Beobachtungen auf den Alpenpässen Cou/Bretolet. *Orn. Beob.,* 63 : 165-223.

DORST, J. (1967). — *Les Migrations des Oiseaux.* Paris, Payot.

DROST, R. et SCHUTZ, E. (1940). — Uber den Zug der europaïschen Bachstelze. *Vogelzug,* 11 : 145-161.

EVANS, P.R. (1966). — Autumn movements, moult and measurements of the Lesser Redpoll. *Carduelis flammea cabaret. Ibis,* 108 : 183-216.

FAVARGER, C. (1966). — *Flore et végétation des Alpes.* Delachaux-Niestlé, Neuchâtel-Paris.

FLEGG, J.J.M. et COX, C.J. (1969). — The moult of British Blue Tit and Great Tit populations. *Bird Study,* 16 : 147-157.

FORMON, A. ; LEBRETON, Ph. et BOURNAUD, M. (1964). — Compte rendu du camp ornithologique du col de la Golèze en 1963. *O.R.F.O.,* 34 : 136-150.

FOUARGE, J. (1968). — Le Pouillot siffleur *(Phylloscopus sibilatrix). Gerfaut,* 58 : 179-368.

FRELIN, Ch. (1972). — Caractères phénologiques de la migration des Mésanges bleues au col de la Golèze. *O.R.F.O. :* sous presse.

FROCHOT, B. ((1971). — *Ecologie des oiseaux forestiers de Bourgogne et du Jura.* Thèse, Faculté des Sciences, Dijon.

FUCHS, E. (1970). — La migration d'automne au col du Hahnenmoos en 1965 et 1966. *Nos Oiseaux,* 30 : 293-314.

GÉROUDET, P. (1953). — *Les Passereaux,* II. Delachaux & Niestlé. Neuchâtel.

GODEL, M. (1957). — Nouvelles observations sur la migration d'automne aux cols de Cou et de Bretolet. *Nos Oiseaux,* 24 : 59-75.

GODEL, M. et CROUSAZ, G. DE (1958). — Stüdien über den Herbstzug auf dem col de Cou/Bretolet. Beobachtungs und Beringungsergebnisse, 1951-57. *Orn. Beob.,* 55 : 96-123.

GRABER, R. et COCHRAN, W. (1959). — An audiotechnique for the study of nocturnal migration of birds. *Wilson Bulletin,* 71 : 220-236.

GRABER, R. et COCHRAN, W. (1960). — Evaluation of an aural record of nocturnal migration. *Wilson Bulletin,* 72 : 253-273.

HAFTORN, S. (1956). — Contribution to the food biology of tits especially about storing of surplus food. Part II, The Coal Tit *(Parus a. ater). D.K.N.V.S. Skrifter,* N° 2 : 1-50.

HALDANE, J.S. (1892). — *J. Physiol.,* 13 : 419.

HARTERT, E. (1908). — *Die Vögel paläarktischen Fauna.* Berlin . Friedländer und Söhn.

HASSLER, S.S. ; GRABER, R.R. et BELLROSE, F.C. (1963). — Fall migration and weather, a radar study. *Wilson Bulletin,* 75 : 57-77.

JOUARD, H. (1928). — De la variabilité géographique de *Parus ater* dans l'Europe occidentale. *Rev. Franç. Ornith.,* 11 : 355-374.

KENDEIGH, S.C. (1969). — Energy responses of birds to their thermal environments. *Wilson Bulletin,* 81 : 441-449.

KERAUTRET, L. (1970). — Centrale Ornithologique régionale. *Le Héron,* 1970 : 16-19.

KING, J.R. (1961). — On the regulation of vernal premigratory fattening in the White crowned Sparrow. *Physiol. Zool.,* 34 : 145-157.

KING, J.R. ; BARKER, S. et FARNER, D.S. (1963). — A comparison of energy reserves during the autumnal and vernal migratory periods in the White-crowned Sparrow *Zonotrichia leucophrys gambelli. Ecology,* 44 : 513-521.

KING, J.R. et FARNER, D.S. (1961). — Energy metabolism, thermoregulation and body temperature. In : *Biology and Comparative Physiology of Birds,* édité par A.J. Marshall, Vol. II. Academic Press, New York.

KING, J.R., FARNER, D.S. et MORTON, M.L. (1965). — The lipid reserves of White-crowned Sparrows on the breeding grounds in central Alaska. *Auk,* 82 : 236-252.

KLUIJVER, N.H. (1939). — Uber die Variabilität der Flugellänge in einer beringten *Parus major* Population. *Limosa,* 12 : 80-86.

KOSKIMIES, J. (1947). — Uber den Herbstzug der Bachstelze *Motacilla alba alba* L in der Gegend von Helsinki. *Ornis Fennica,* 21 : 61-79.

KRAMER, G. (1952). — Experiments on bird orientation. *Ibis,* 94 : 265-285.

LACK, D. (1954). — *The natural regulation of animal numbers.* Oxford. Clarendon Press.

LACK, D. (1960). — The influence of weather on passerine migration. A review. *Auk,* 77 : 171-209.

LAMOTTE, M. (1948). — *Introduction à la Biologie quantitative.* Paris. Masson.

LANDSBOROUGH-THOMSON, A. (1964). — *A new dictionary of birds.* Nelson. Londres.

LASIEWSKI, R.C. (1962). — The energetics of migrating hummingbirds. *Condor,* 64 : 324.

LASIEWSKI, R.C. (1963). — Oxygen consumption of torpid, resting, active and flying hummingbirds. *Physiol. Zool.,* 36 : 122-140.

LASIEWSKI, R.C. et DAWSON, W.R. (1967). — A re-examination of the relation between standard metabolic rate and body weight in birds. *Condor,* 69 : 13-23.

LE BERRE, J.R. et ROTH, M. (1969). — Les pièges à eau. In *Problèmes d'écologie : l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres.* Publié par M. Lamotte et F. Bourlière, Masson. Paris.

LEBRETON, P. ; FORMON, A. et TACHET, H. (1962). — Etude préliminaire de l'avifaune migratrice et locale du col de la Golèze (Haute-Savoie). *O.R.F.O.,* 32 : 163-173.

LEFEBVRE, E.A. (1964). — The use od D^2O^{18} for measuring energy metabolism in *Columbia livia* at rest and in flight. *Auk,* 81 : 403-416.

LINKOLA, P. (1961). — Zur Kenntnis der Wanderungen finnischer Meisenvögel. *Ornis fennica,* 38 : 127-145.

LOMONT, H. (1949). — Passage de *Parus ater* L. en Camargue. *Alauda,* 17/18 : 251.

LORD, R.D. Jr. ; BELLROSE, F.C. et COCHRAN, W.W. (1962). — Radiotelemetry of the respiration of a flying duck. *Science,* 137 : 39-40.

MAYR, E. (1963). — *Animal Species and Evolution.* Cambridge, Harvard University Press.

MCNEIL, R. (1970). — Hivernage et estivage d'oiseaux aquatiques nord-américains dans le nord-est du Venezuela (mue, accumulation de graisse, capacité de vol et routes de migration). *O.R.F.O.,* 40 : 185-302.

MERKEL, F.W. (1940). — Neuere Untersuchungen über die Ursachen des Vogelzugtriebes. *Natur und Volk,* 70 : 167-178.

MESTER, H. (1959). — Bemerkung zum Zug des Scheftstelze *(Motacilla flava). Ornitologische Mitteilungen,* 11 : 153-156.

MIDDENDORF, A. von (1855). — Die Isopiptesen Russlands. Grundlagen zur Erfoschung der Zugzeiten und Zugrichtungen der Vögel Russlands. *Mém. Acad. Sci. St-Pétersbourg,* VI, Sér. Sci. Nat. VIII, 1-143.

MOREAU, R.E. (1953). — Migration in the Mediterranean area. *Ibis,* 95 : 329-364.

NERO, R.W 1951). — Pattern and rate of cranial ossification in the House sparrow. *Wilson Bulletin,* 63 : 84-88.

NEWTON, I. (1966). — Fluctuations in weights of Bullfinches. *British Birds,* 59 : 89-100.

NEWTON, I. (1967). — Feather growth and moult in some captive finches. *Bird Study,* 14 : 10-24.

NEWTON, I. (1968). — The moulting seasons of some finches and buntings. *Bird Study,* 15 : 84-92.

NISBET, I.C.T. ; DRURY, W.H. Jr, and BAIRD, J. (1963). — Weight-loss during migration. Part I : Deposition and consumption of fat by the Blackpoll Warbler *(Dendroica striata). Bird Banding,* 34 : 107-138.

ODUM, E.P. (1960). — Lipid deposition in nocturnal migrant birds. *Proc. XII Intern. Ornith. Congress,* pp. 563-576.

ODUM, E.P. ; CONNELL, C.E. and STODDARD, H.L. (1961). — Flight energy and estimated flight range of some migratory birds. *Auk,* 78 : 515-527.

PALMGREN, P. (1937). — Auslösung der Frühlingszugunruhe durch Wärme bei gekäfigten Rotkehlchen *(Erithacus rubecula). Orn. Fenn.,* 14 : 71-73.

PEARSON, O.P. (1950). — The metabolism of Hummingbirds. *Condor,* 52 : 145-152.

PEARSON, O.P. (1954). — The daily energy requirements of a wild Anna Hummingbird. *Condor,* 56 : 317-332.

PETITMERMET, P. (1963). — Einige Gedanken zum Einfluss der geomorphologischen Verhältnisse am Passgebiet des Hahnenmooses auf den bodennahen Vogelzug. *Vogel der Heimat,* 33 : 85-93.

RIBAUT, J.-P. (1953). — La migration d'automne 1952 au col de Cou. *Nos Oiseaux,* 22 : 82-90.

ROGERS, D.T.J. et ODUM, E.P. (1966). — A study of autumnal postmigrant weights and vernal fattening of north american migrants in the tropics. *Wilson Bulletin,* 78 : 415-433.

SCHERRER, B. (1965). — Activités du camp ornithologique du col de la Golèze. *Jean le Blanc,* 4 : 88-100.

SCHERRER, B. (1967). — Activités ornithologiques au col de la Golèze en 1966. *Jean le Blanc,* 6 : 29-58.

SCHIFFERLI, A. (1957). — Schweizerische Ringfundmeldung für 1955 und 1956. *Orn. Beob.,* 54 : 155-173.

SCHIFFERLI, A. (1959). — Schweizerische Ringfundmeldung für 1957 und 1958. *Orn. Beob.,* 56 : 157-177.

SCHIFFERLI, A. (1961). — Schweizerische Ringfundmeldung für 1959 and 1960. *Orn. Beob.,* 58 : 166-196.

SCHIFFERLI, A. (1963). — Schweizerische Ringfundmeldung für 1961 und 1962. *Orn. Beob.,* 60 : 166-203.

SCHIFFERLI, A. (1965). — Schweizerische Ringfundmeldung für 1963 und 1964. *Orn. Beob.,* 62 : 141-169.

SCHIFFERLI, A. (1967). — Schweizerische Ringfundmeldung für 1965 und 1966. *Orn. Beob.,* 64 : 171-197.

SCHIFFERLI, A. (1969). — Schweizerische Ringfundmeldung für 1967 und 1968. *Orn. Beob.,* 66 : 187-227.

SCHIFFERLI, A. (1963). — Vom Zug der Buchfinken *(Fringilla coelebs)* in der Schweiz. *Proc. XIII Intern. Ornith. Congr. :* 468-474.

SCHWARTZ, D. (1963). — *Méthodes statistiques à l'usage des Médecins et des Biologistes.* Paris : Editions médicales Flammarion.

SERVENTY, D.L. ; NICCHOLS, C.A. et FARNER, D. (1967). — Pneumatisation of the Zebra Finch *Taeniopygia castanotis. Ibis,* 109 : 570-578.

SIIVONEN, L. et PALMGREN, P. (1936). — Uber die Einwirkung der Temperatursenkung auf die Zugstimmung bei einer gekäfigten Singdrossel *(Turdus philomelos). Orn. Fenn.,* 13 : 64-67.

SLIWINSKY, U. (1938). — Isopiptesen einiger Vogelarten in Europea. *Zoologica Poloniae,* 2 : 249-287.

SNOW, D.W. (1955). — Geographical variation of the Coal tit *(Parus ater). Ardea,* 43 : 195-226.

SNOW, D.W. (1969). — The moult of British thrushes and chats. *Bird Study,* 16 : 115-130.

SOUTHERN, H.N. (1938). — The spring migration of the Willow warbler over Europe. *British Birds,* 32 : 202-206.

SOUTHERN, N.H. (1941). — The spring migration of the Red backed shrike over Europe. *British Birds,* 35 : 114-119.

STEEN, J. (1958). — Climatic adaptation in some small northern birds. *Ecology,* 39 : 625-629.

STEINFATT, O. (1941). — Brutbeobachtungen bein Baumpieper in der Rominter Heide. *J. f. Ornith.,* 89 : 393.

STEWART, I.F. (1963). — Variation of wing length with age. *Bird study,* 10 : 1-9.

SUTTER, E. (1950). — Ein Ringfund zur Tannenmeisen - Invasion 1949. *Orn. Beob.,* 47 : 174-177.

SVARDSON, G. (1957). — The « Invasion » type of bird migration. *British Birds,* 50 : 314-343.

TERROINE, E.F. et TRAUTMANN (1927). — Influence de la température extérieure sur la production calorique des homéothermes et la loi des surfaces. *Ann. Physio. Physicochim. Biol.*, 3 : 422-457.

TINBERGEN, L. (1950). — Der Geheime Finkenzug. *Orn. Beob.*, 47 : 164-170.

TOPINSKA, G. (1969). — Migration dynamics and changes in fat deposition in the Great tit. *Acta Ornithologica,* XI : 357-378.

ULFSTRAND, S. (1963). — Ecological Aspect of Irruptive Bird Migration in Northwestern Europe. *Proc. XIII Intern. Ornithol. Congr.,* 780-794.

VAURIE, C. (1959). — *The Birds of the Palearctic Fauna.* London : Witherby.

VERHEYEN, R. (1953). — Contribution à l'étude de la structure pneumatique du crâne chez les oiseaux. *Bull. Inst. Roy. Sc. Nat. Belg.,* 29 : 1-24.

VERHEYEN, R. (1956). — La longueur de l'aileron et de la queue en relation avec l'âge des oiseaux. *Gerfaut,* 46 : 65-73.

VOOUS, K.H. (1960). — *Atlas of European Birds.* Nelson.

WAGNER, H.O. (1958). — Vogelzug. Umweltreise und Hormone. *Verh. Deutsch. Zool. Ges. Graz.,* 57 : 289-298.

WEIGOLD, H. (1930). — *Der Vogelzug auf Helgoland.* Berlin.

WEISE, G.C. (1956). — Nightly unrest of caged migratory sparrows under outdoor conditions. *Ecology,* 37 : 274-287.

WILLIAMSON, K. (1962). — Movements as an indicator of Population Changes. *Bird Migration,* 207-223.

WITHERBY, H.F. ; JOURDAIN, F.C.R. ; TICEHURST, N.F. et TUCKER, B.W. (1944). — *The Handbook of British Birds.* London, Witherby.

WOLFSON, A. (1940). — A preliminary report on some experiments on bird migration. *Condor,* 42 : 93-99.

YEATMAN, L. (1969). — Seasonal fluctuations of bird population on the coast of the Var, France. *Bird Study,* 16 : 75-82.