



**HAL**  
open science

## Le cycle annuel des passereaux en Camargue

Jacques Blondel

► **To cite this version:**

Jacques Blondel. Le cycle annuel des passereaux en Camargue. Revue d'Écologie (La Terre et La Vie) , 1966, 3, pp.271-294. <hal-03531530>

**HAL Id: hal-03531530**

**<https://hal.science/hal-03531530v1>**

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.



HAL Authorization

## LE CYCLE ANNUEL DES PASSEREAUX EN CAMARGUE

par JACQUES BLONDEL,  
*Attaché de Recherche au C. N. R. S.*

Les résultats présentés dans ce travail ont été obtenus à partir des captures de Passereaux effectuées à la Station biologique de La Tour du Valat de 1956 à 1963. Nous avons établi ces diagrammes dans le but de dresser une classification « phénologique » des Passereaux de Camargue destinée à un travail d'ensemble actuellement en préparation. Mais l'absence de données d'ensemble sur les époques de passage et la durée du séjour des Passereaux dans le midi de la France et particulièrement en Camargue nous a incité à publier ici sous forme de diagrammes le statut de chaque espèce sur le cycle annuel.

Le nombre total des captures d'oiseaux ayant servi à établir ces diagrammes s'élève à 53 169, chiffre suffisamment important, pensons nous, pour amortir les variations dues au hasard et aux particularités de chaque année, au moins pour les espèces qui ont été capturées en grand nombre. Ainsi, nous admettons que le cycle présenté ici illustre pour chaque espèce ce qui doit se passer dans une année théorique « normale ». Disons d'ailleurs tout de suite que cette « normalité » est plus théorique que réelle, car chaque année possède sa physionomie particulière qui lui est généralement conférée par les accidents météorologiques ou les conséquences d'accidents météorologiques antérieurs. Du point de vue naturaliste, l'année « normale » serait plutôt la moyenne d'un grand nombre d'années « réelles ».

*Technique de capture et limitation dans l'exploitation des résultats obtenus par cette méthode de travail.*

D'une façon générale, nous n'avons retenu dans ce travail que les espèces dont le nombre de captures s'élevait au moins à 100. Néanmoins, nous y avons inclus 9 oiseaux capturés en petit nombre : *Oriolus oriolus*, *Turdus musicus*, *Phoenicurus ochruros*, *Saxicola torquata*, *Saxicola rubetra*, *Luscinia svecica*, *Hypolaïs*

*icterina*, *Sylvia conspicillata* et *Lanius collurio* parce que les histogrammes de fréquence de ces passereaux se sont révélés suffisamment représentatifs du déroulement de la migration tel qu'il est révélé par l'observation directe. Par contre, ont été exclus tous les oiseaux dont la capture au filet japonais n'est pas régulière ou nécessite la mise en œuvre de techniques particulières. Parmi les petites espèces, c'est notamment le cas des Martinets, Hironnelles et Alouettes, c'est-à-dire des oiseaux de la strate aérienne ou des milieux ouverts. Par ailleurs, les captures au filet japonais ne sont régulières que jusqu'à la taille des Grives. Au-delà (petits rapaces, Coraciiformes, Corvidés, etc...) elles ne sont qu'occasionnelles et ne sauraient être étudiées ici. Mises à part quelques Bergeronnettes printanières capturées en été dans les nassettes à Limicoles, l'immense majorité des captures de Passereaux a lieu dans les filets japonais à maille fine et dans deux trappes d'Héli-goland. Le gros avantage de la Station biologique de La Tour du Valat sur la plupart des autres stations de baguage est de fonctionner en permanence d'un bout à l'autre de l'année, et ce depuis longtemps, condition évidemment indispensable pour pouvoir, à partir des captures, dresser les diagrammes que nous présentons ici.

Les filets, au nombre de 15 à 25 suivant les époques, sont placés aux alentours du Laboratoire et du mas de la Tour du Valat et sont disposés de façon à opérer des barrages dans les haies et lignes de buissons (Peupliers, Ormes, Tamaris, Ronces, etc...) qui longent les « roubines » et « baisses » et qui constituent un milieu fort fréquenté par les oiseaux en migration.

L'idéal aurait été que la « pression de piégeage » restât la même tout au long de l'année et que les filets restent en permanence à place fixe. Le nombre total des captures aurait certainement été plus faible mais une analyse plus complète des données obtenues aurait été possible, quoique l'évolution de l'habitat sur une période aussi longue aurait probablement modifié quelque peu la physionomie qualitative et quantitative des captures. Quoi qu'il en soit, les filets ne restent jamais toute l'année au même endroit et pour de multiples raisons. Pour obtenir une meilleure « rentabilité » des opérations de baguage, leur nombre est plus élevé en période de migration. Par ailleurs, les filets sont souvent déplacés au fil des saisons ; c'est ainsi qu'en hiver, un grand nombre sont installés dans les roselières dans le but d'y prendre des Bruants des roseaux, hivernant très abondant dans ce milieu. De telles modifications se traduisent naturellement par de sérieuses répercussions sur la qualité et la quantité des captures.

En réalité, l'expérience du Directeur de la Station et de ses techniciens dans ce domaine a abouti au fil des ans à une connaissance suffisamment approfondie de l'avifaune au cours

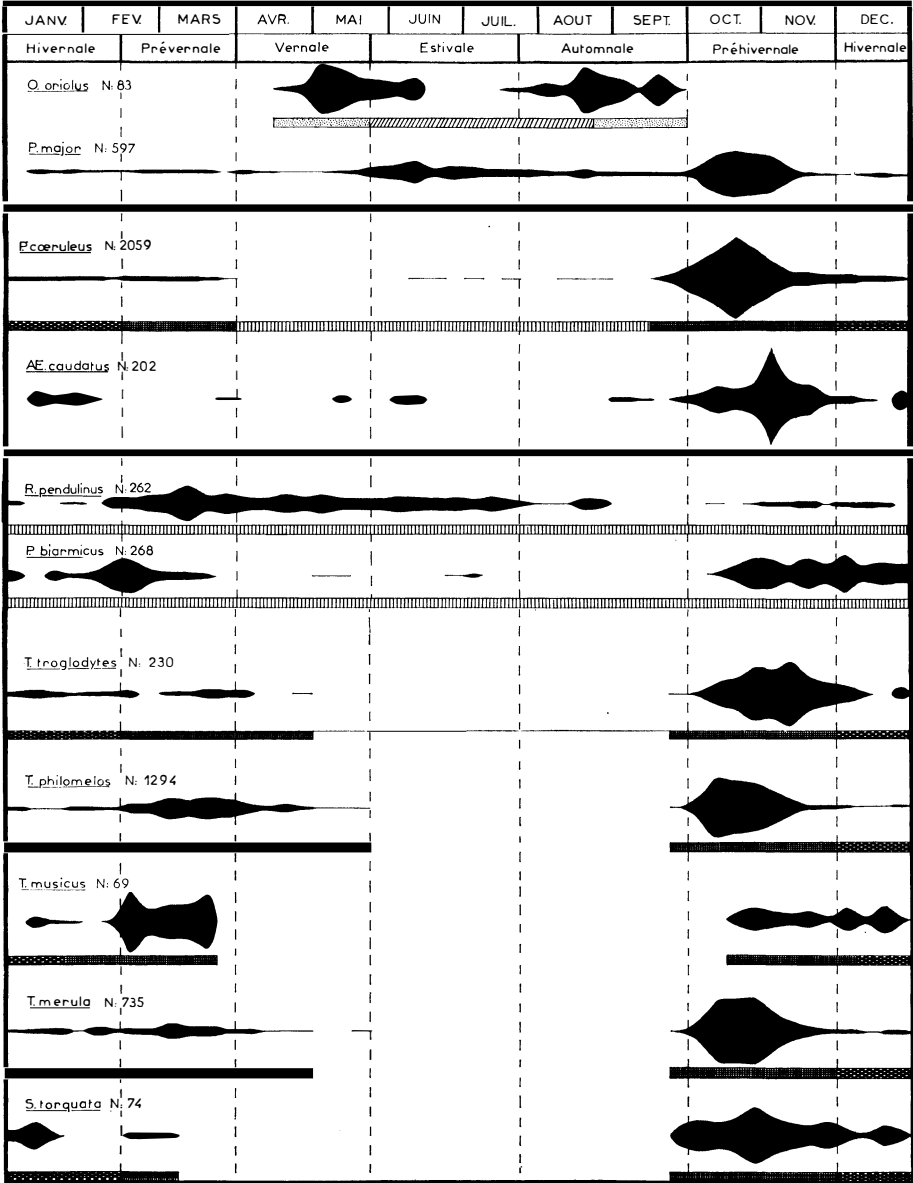


Fig. 1 (A). — Diagrammes illustrant l'abondance relative des principaux Passereaux de Camargue au cours du cycle annuel.

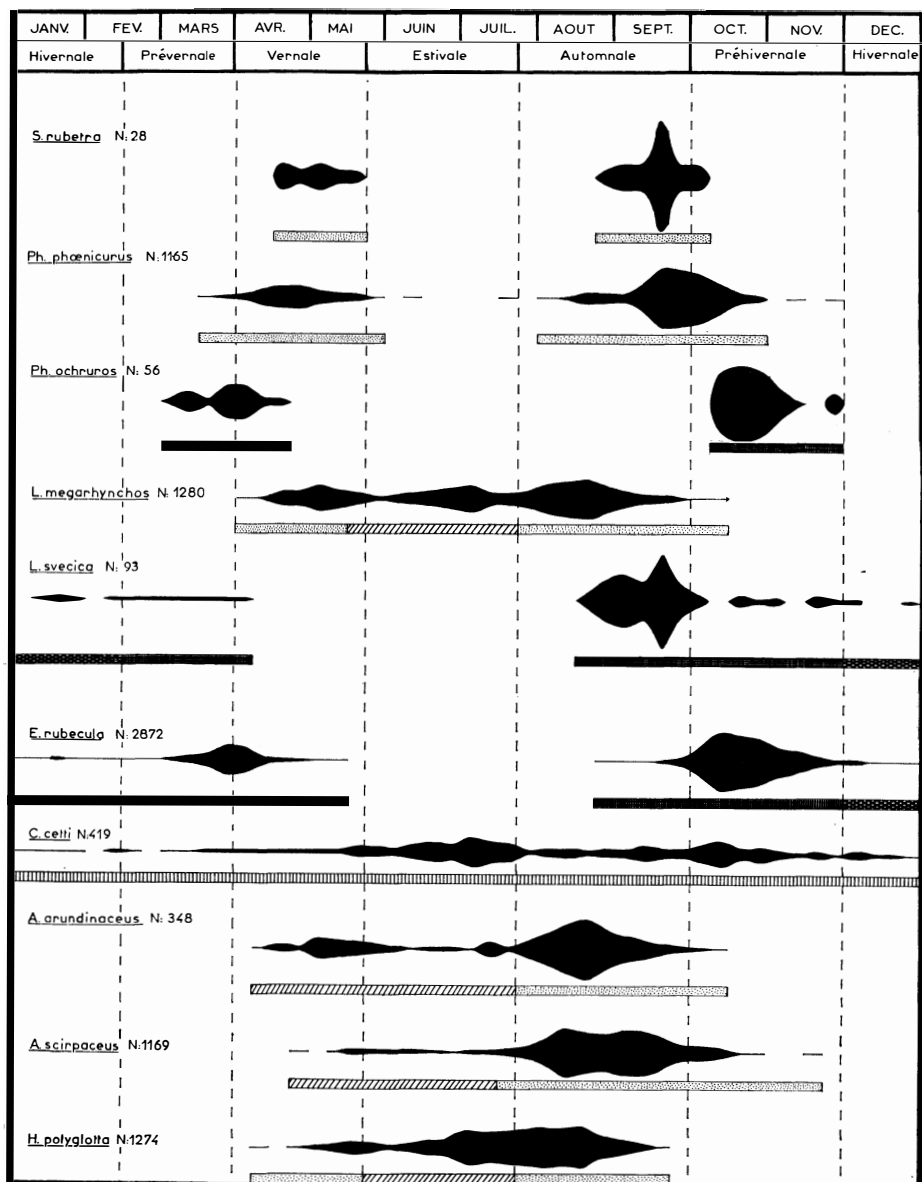


Fig. 1 (B). — Diagrammes illustrant l'abondance relative des principaux Passereaux de Camargue au cours du cycle annuel (suite).

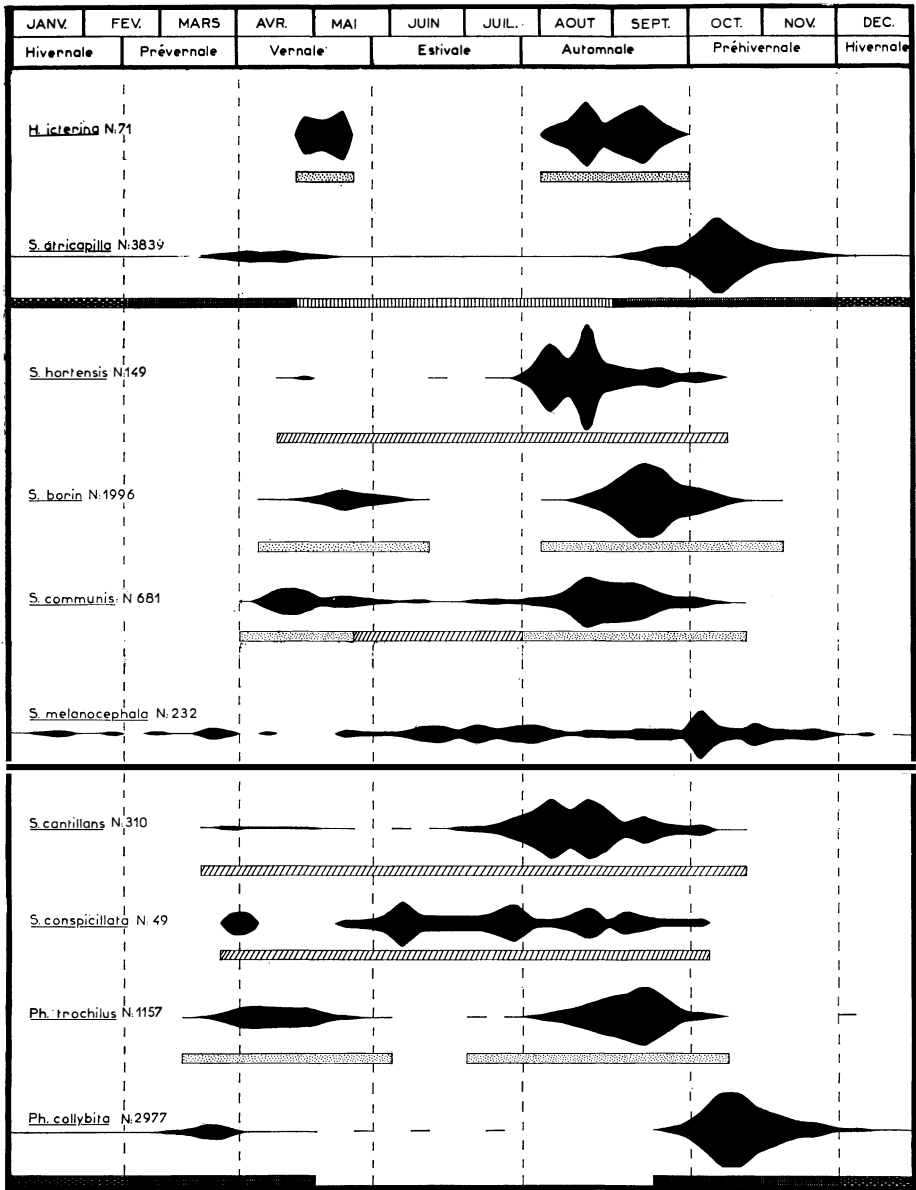


Fig. 1 (C). — Diagrammes illustrant l'abondance relative des principaux Passereaux de Camargue au cours du cycle annuel (suite).

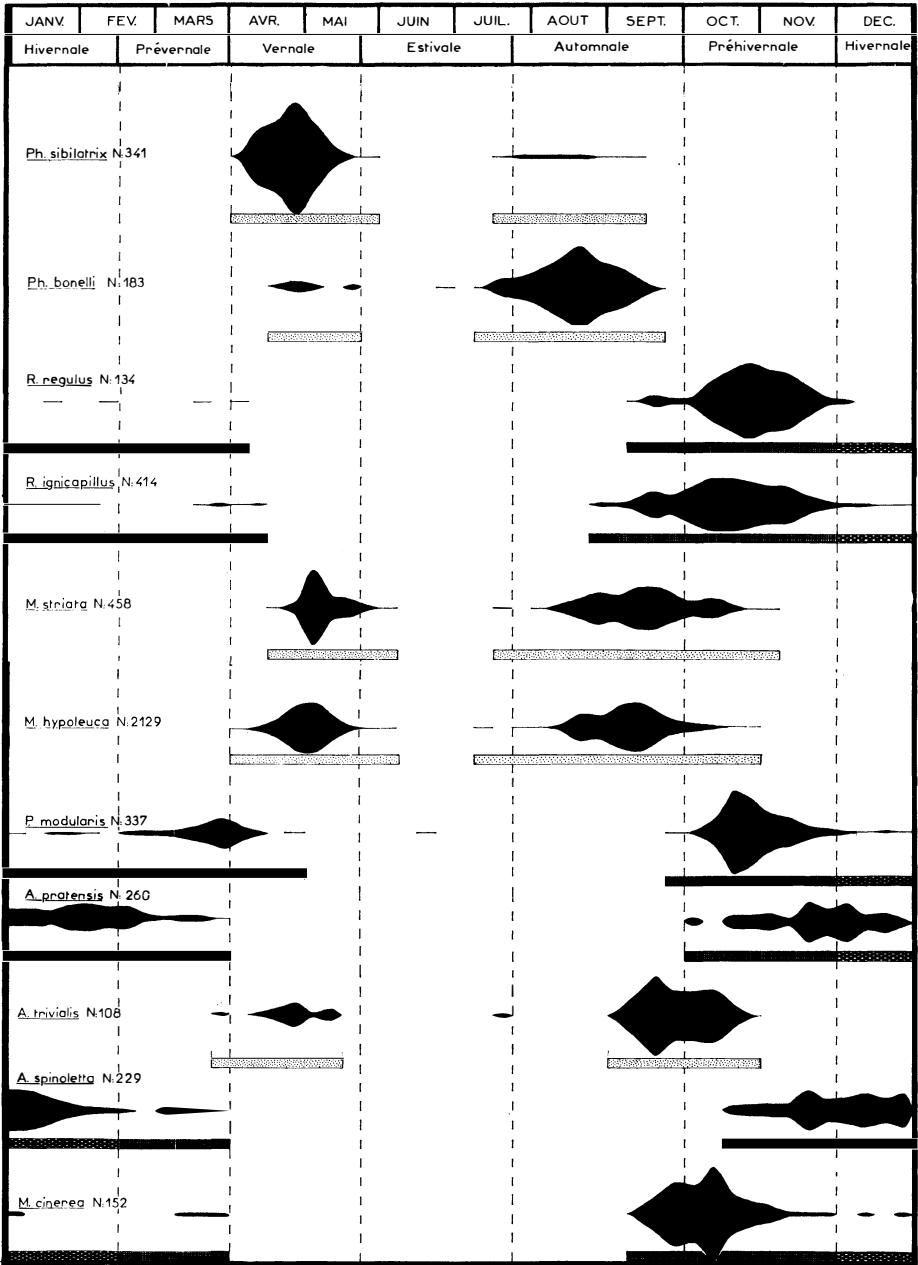


Fig. 1 (D). — Diagrammes illustrant l'abondance relative des principaux Passereaux de Camargue au cours du cycle annuel (suite).

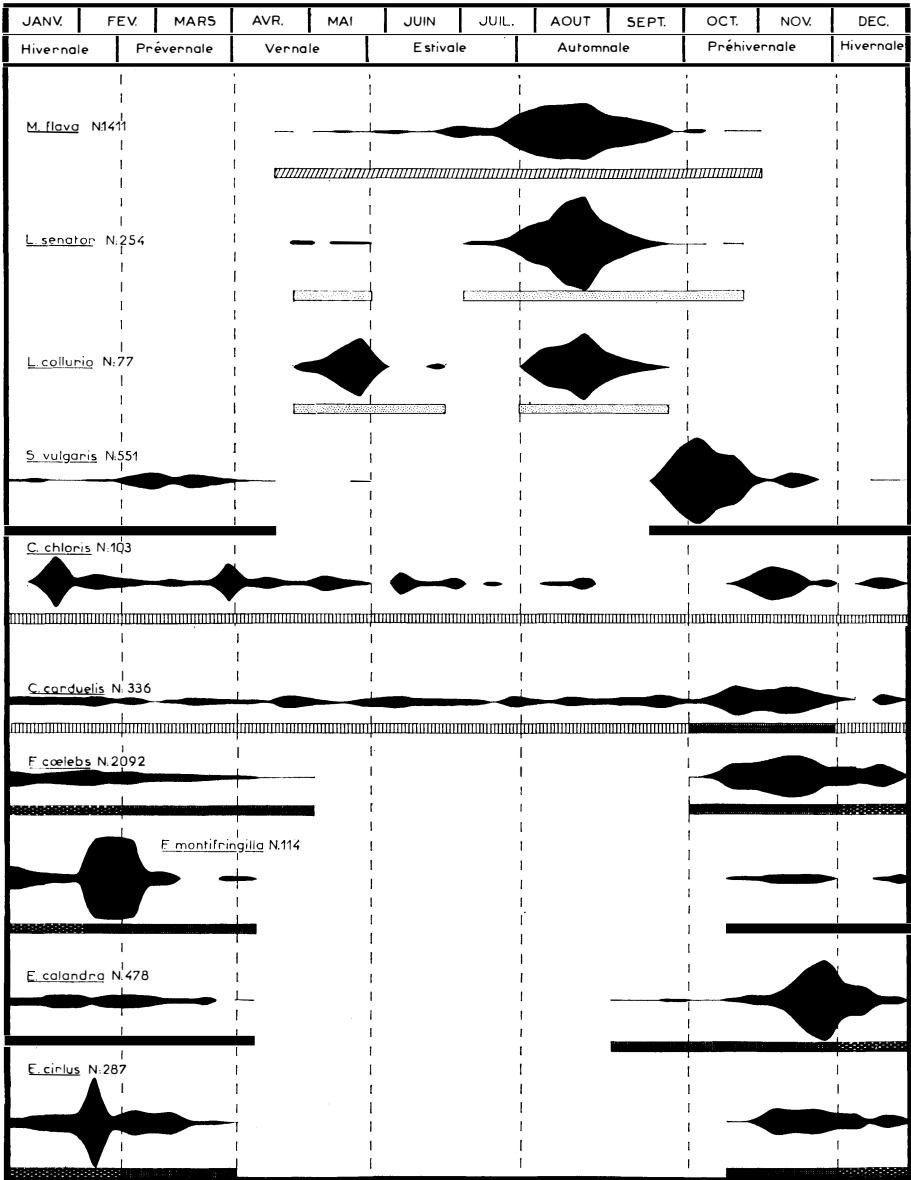


Fig. 1 (E). — Diagrammes illustrant l'abondance relative des principaux Passereaux de Camargue au cours du cycle annuel (suite).

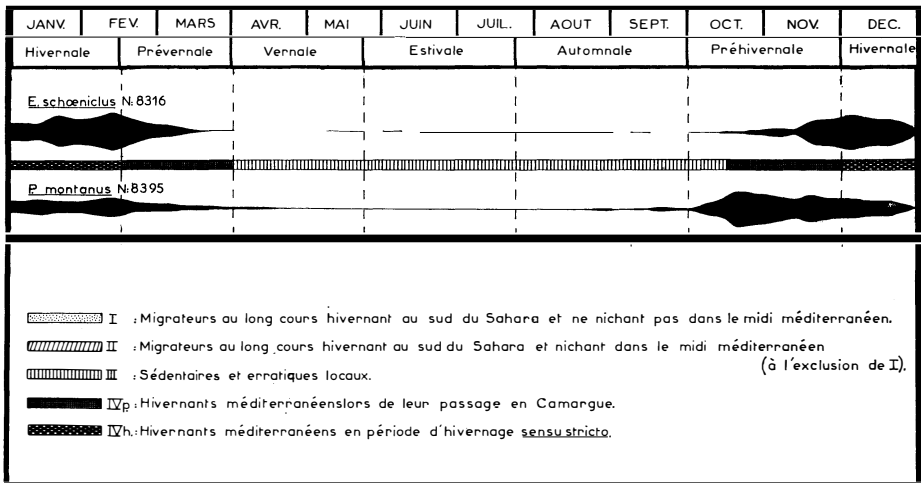


Fig. 1 (F). — Diagrammes illustrant l'abondance relative des principaux Passereaux de Camargue au cours du cycle annuel (fin).

des saisons pour que ces modifications dans l'implantation du réseau de filets se traduisent en définitive par une meilleure adaptation du système de piégeage au cas particulier de chaque espèce et cette considération seule nous intéresse ici.

En effet, si les données du baguage permettent d'étudier pour chaque oiseau ses dates de passage, le déroulement de ses migrations, la durée de son séjour en Camargue et éventuellement de déceler les différences dans l'intensité ou les modalités du passage d'une année sur l'autre, il est absolument impossible par contre de vouloir chercher à faire des comparaisons quantitatives d'une espèce à l'autre. Il est en effet évident que toutes les espèces ne se prennent pas de la même façon, de sorte que le rapport entre les individus *capturables* et les individus réellement *capturés* diffère avec chacune et tout facteur de correction est impossible à déterminer.

Les diagrammes de la figure 1 n'ont par conséquent pour but que de montrer les époques et intensités de passage ou de séjour de chaque espèce, mais ils n'apportent *aucune donnée d'ordre quantitatif* au moins quand on les considère chacun individuellement. Comme nous le verrons plus loin, l'ensemble des captures effectuées pour toutes les espèces sur le cycle annuel permet toutefois de dégager quelques traits fondamentaux *d'ordre relatif* que nous discuterons brièvement plus loin.

Un observateur aura donc d'autant plus de chances de noter la présence de tel ou tel oiseau à un moment donné de l'année que le secteur figuré en noir sur son diagramme sera plus épais à cette époque.

Nous avons vu que l'implantation de nos filets subissait quelques modifications d'une saison sur l'autre. Ces modifications portent essentiellement sur une augmentation du nombre de filets et l'utilisation maximum des trappes d'Héligoland de juillet à novembre et sur un déplacement de certains filets dans le but d'augmenter le nombre de captures de Bruants des roseaux. Il en résulte donc un biais qui, sur nos diagrammes, se traduit d'une façon malheureusement incontrôlable par un léger déficit des pourcentages de captures au printemps (février à mai, cf. Fig. 2) et par quelques altérations dans la composition qualitative des captures. Le meilleur exemple est celui de la Mésange à moustaches qui, d'après notre dessin, semble être un hôte essentiellement hivernal à la Tour du Valat, alors qu'en réalité l'espèce est sédentaire et niche couramment dans les roselières comme en atteste la courbe que nous obtenons par nos dénombrements hebdomadaires (Fig. 2). Le maximum de captures en hiver est dû, dans ce cas, au déplacement des filets dans les roselières. Quant au déficit général des captures au printemps, il ne fait qu'exagérer la tendance très sensible en Camargue (comme ailleurs) d'une pauvreté relative des passages pré-nuptiaux (raison pour laquelle d'ailleurs les filets sont moins nombreux !). Nous revenons plus en détail dans un autre travail sur cet aspect des migrations qui est dû à deux raisons essentielles :

1) la vitesse de la migration de printemps par rapport à celle d'automne et par conséquent la brièveté du séjour des migrants qui diminue leurs chances de se faire capturer dans les filets,

2) la pauvreté des effectifs de printemps par rapport à ceux d'automne, puisqu'à ces derniers s'ajoute la génération de l'année. La seule exception bien mise en évidence dans notre diagramme est celle du Pouillot siffleur *Phylloscopus sibilatrix*, espèce connue pour ses migrations « en boucle » qui nous valent un passage de printemps abondant, alors que le passage post-nuptial, beaucoup plus oriental pour la majorité des effectifs, est vestigial en Camargue.

#### *Explication des diagrammes.*

En abscisse figurent les mois et semaines et les calculs ont été effectués pour chacune d'entre elles. L'échelle de nos schémas permet difficilement d'apprécier les différences hebdomadaires dans le pourcentage des captures, mais nous possédons les chiffres dans nos archives et les mettons à la disposition du lecteur désireux d'en avoir connaissance. En abscisse également, sous les mois sont figurées six saisons : *prévernale*, *vernale*, *estivale*, *automnale*, *préhivernale* et *hivernale*. La délimitation de ces saisons n'a pu, bien entendu, être effectuée par l'analyse du matériel ayant servi à ce travail, les résultats auraient été imprécis et arbitraires. Nous

les avons délimitées à partir des observations que nous faisons chaque semaine sur le terrain au cours de dénombrements sur « Itinéraires-échantillons ». Nous achevons actuellement notre troisième cycle et pouvons de ce fait nous faire une idée précise de la physionomie du déroulement de la migration en Camargue et des principaux jalons permettant la délimitation de ces saisons. D'ailleurs, seule l'observation de l'oiseau vivant dans son milieu permet à l'observateur de se familiariser suffisamment avec lui pour sentir avec précision chaque stade de son cycle annuel.

Disons tout de suite que le parallélisme satisfaisant entre les résultats publiés ici et les données fournies par les dénombrements que nous effectuons chaque semaine dans le milieu où sont disposés les filets donne une justification raisonnable à l'exploitation que nous faisons ici de ces données du baguage (Fig. 2).

Nous reviendrons plus en détail dans un autre travail sur la succession de ces saisons et sur leur signification écologique, mais il nous a paru utile de les figurer ici car elles possèdent une originalité que le lecteur mettra facilement en évidence en mettant au regard de chacune les diagrammes correspondant à chaque espèce.

En ordonnée, figure de part et d'autre d'une ligne médiane le pourcentage hebdomadaire de captures calculé d'après le total qui figure derrière le nom de chaque espèce. La totalité des secteurs noircis pour chaque espèce représente donc dans tous les cas 100 % de part et d'autre de la ligne médiane, c'est-à-dire 200 % en tout.

Enfin, sous chaque diagramme est indiquée la « position phéno-logique » de l'espèce aux différentes périodes de l'année. Nous reviendrons plus loin sur cette notion à laquelle nous ne donnons ici qu'une valeur purement descriptive. D'une façon générale, l'expérience de terrain nous a montré que l'étendue et la forme des secteurs noircis de ces diagrammes étaient un reflet assez fidèle de la réalité. Bien entendu, cette représentation graphique est d'autant plus fidèle que le nombre d'oiseaux ayant servi à l'établir est plus grand. Parfaits pour les espèces dont le nombre de captures est au moins égal à 1 000 (*Turdus philomelos*, *Phœnicurus phœnicurus*, *Luscinia megarhynchos*, *Erithacus rubecula*, *Acrocephalus scirpaceus*, *Hypolaïs polyglotta*, *Sylvia atricapilla*, *Sylvia borin*, *Phylloscopus trochilus*, *Phylloscopus collybita*, *Muscicapa hypoleuca*, *Motacilla flava*, etc...), nos diagrammes deviennent beaucoup plus imprécis pour certaines espèces capturées en faible nombre mais que nous avons néanmoins représentées (*Turdus musicus*, *Saxicola torquata*, *Saxicola rubetra*, *Luscinia svecica*, *Hypolaïs icterina*, *Sylvia hortensis*, *Sylvia conspicillata*, etc...). C'est pourquoi, si les différents sommets que présentent nos dessins peuvent avoir une signification réelle pour les premières, il serait dangereux pour les secondes de vouloir chercher des explications à certains sommets qui ne traduisent pas obligatoi-

rement des modifications réelles dans la composition qualitative (passage différentiel des sexes et/ou âges) ou quantitative du flot migratoire.

Ces diagrammes pourraient évidemment servir de trame à d'instructives recherches sur l'interprétation des différents sommets que présente chacun d'entre eux, mais elles nous auraient entraîné trop loin dans le présent travail. Signalons enfin que si notre représentation graphique indique de façon absolue la présence possible d'une espèce à une époque donnée chaque fois que nos dessins l'indiquent, il est par contre fort possible de rencontrer occasionnellement, voire même fréquemment (cas de la Mésange à moustaches par exemple) certaines espèces alors que leur présence n'est pas indiquée sur les diagrammes. Cette dernière possibilité sera naturellement d'autant plus réelle que le nombre de captures de ces espèces a été plus faible.

Par ailleurs, l'observateur de terrain est toujours surpris de la régularité avec laquelle les migrateurs apparaissent chaque année à peu de chose près à la même date. Ce phénomène particulièrement net au printemps est illustré par le tableau I où ont été indiquées quelques dates de première observation en Camargue de deux migrateurs au long cours particulièrement visibles : le Rouge queue à front blanc et le Gobe mouches noir. On peut admettre que dans notre région, l'« effort d'observation » est tel que les espèces les plus visibles ont toutes chances de se faire détecter dans les 2 ou 3 jours qui suivent leur arrivée. Aussi pensons-nous que ce tableau donne avec précision les dates de retour réel chez ces deux espèces. On y constate que les premiers mâles de Rouge queue à front blanc arrivent en moyenne le 21 mars et les premiers mâles de Gobe mouches noir le 9 avril. On voit donc que les *premières captures* (cf. diagrammes de ces espèces) ne subissent pas de retard sensible par rapport aux *premières observations*. On peut donc raisonnablement admettre que l'époque d'apparition réelle de chaque espèce en Camargue est conforme, à une semaine près, à celle qu'indique nos dessins.

### *Catégories phénologiques.*

Précisons que, littéralement, la phénologie est l'étude des « phénomènes visibles ». Le mot est employé en ornithologie à propos des événements qui se reproduisent périodiquement : arrivées de migrateurs, premières pontes annuelles, époques de mue, etc..., c'est donc dans ce sens purement *descriptif* que nous envisagerons cette classification sans chercher ici à en pousser plus loin l'analyse.

L'étude détaillée des mouvements d'oiseaux en Camargue révèle vite que les différentes espèces qui se succèdent au cours du cycle annuel confèrent à chaque saison une physionomie parti-

Tableau 1. — Quelques dates de première observation, en Camargue, de deux migrateurs au long cours.

Dates	<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	<i>Muscicapa hypoleuca</i>
12 mars	1962	
14 »		
16 »		
18 »	1951-54-56-57	
20 »	1953-59	
22 »	1964-65	
24 »	1955-58-60-61	
26 »	1963	
28 »		
30 »		
1 <sup>er</sup> avril		1962
3 »		1953-55
5 »		
7 »		1959-63
9 »		1937-54-60-61-66
11 »		1952-56-64
13 »		1938-65
15 »		
17 »		1940
19 »		1951

culière. Ces espèces peuvent facilement entrer dans 4 catégories phénologiques principales qui constituent le point de départ de nombreuses études plus détaillées. Ces catégories figurées sous le diagramme de chaque espèce sont les suivantes :

*Catégorie 1* : ce sont ce que nous appellerons les *migrateurs au long cours* c'est-à-dire les espèces qui ne nichent pas en Camargue mais plus au nord et qui hivernent sous les tropiques au sud du Sahara. Elles ne font donc que passer en Camargue au printemps et à l'automne. Citons par exemple dans cette catégorie quelques Turdidés, la plupart des Sylviidés, les Muscicapidés, etc...

*Catégorie 2* : ce sont également des espèces qui hivernent au sud du Sahara mais dont les individus *considérés dans cette catégorie* nichent en Camargue, par exemple le Rossignol *Luscinia megarhynchos* ou la Bergeronnette printanière *Motacilla flava*. Bien entendu, la plupart de ces espèces appartiennent à la fois à la première et à la deuxième catégories car bien rares sont les espèces qui hivernent sous les tropiques et qui nichent exclusi-

vement dans le midi méditerranéen. Citons parmi les passereaux la Fauvette passerinette *Sylvia cantillans* et à la rigueur la Fauvette à lunettes *Sylvia conspicillata* encore que celle-là puisse hiverner en Camargue et atteint à peine les tropiques en période internuptiale.

*Catégorie 3* : cette catégorie comprend les sédentaires et erratiques locaux. Ils sont extrêmement peu nombreux, car le sédentarisme absolu est rarissime chez les oiseaux et n'est représenté en Camargue que par quelques espèces caractéristiques comme la Mésange à moustaches *Panurus biarmicus*, la Bouscarle *Cettia cetti* ou la Cisticole *Cisticola juncidis* (la sédentarité de la Mésange à moustaches apparaît mal sur notre dessin pour les raisons expliquées plus haut).

*Catégorie 4* : ce sont les hivernants méditerranéens c'est-à-dire la masse considérable d'oiseaux qui déferlent sur la région méditerranéenne en automne pour y passer l'hiver. L'analyse des captures et surtout l'observation sur le terrain permettent de se rendre compte que la stabilisation de l'avifaune réellement hivernante est tardive et soumise à de multiples fluctuations, même en pleine période hivernale. Ces fluctuations, très souvent liées aux conditions météorologiques, sont donc très variables d'une année à l'autre et d'une espèce à l'autre. Nous avons essayé, au début de nos travaux, de distinguer pour chaque espèce entrant dans cette catégorie une période de transit postnuptial puis la période d'hivernage proprement dit. En réalité, les observations de terrain nous ont bien vite dissuadé de continuer dans cette voie et nous avons dû délimiter quelque peu arbitrairement la période hivernale *sensu stricto* du 1<sup>er</sup> décembre au 15 février. Un simple coup d'œil sur les diagrammes permettra d'ailleurs de voir que, sur un grand nombre d'années, cette délimitation cadre assez bien avec la réalité. Les espèces qui entrent dans cette catégorie sont celles qui se répandent dans le bassin méditerranéen pour y passer la mauvaise saison, c'est-à-dire dans l'Europe méditerranéenne, les îles et l'Afrique paléarctique soit, en gros, jusqu'à l'Atlas saharien. Ce sont par exemple la plupart des Turdidés (genre *Turdus*, *Eri-thacus*), les Roitelets (*Regulus* ssp.), des Motacillidés (*Anthus pratensis*, *Anthus spinoletta*), *Prunella modularis*, etc...

D'une façon générale, la mise en place de chaque espèce dans cette classification n'a pas soulevé beaucoup de difficultés notamment pour celles qui appartiennent aux 3<sup>e</sup> et 4<sup>e</sup> catégories (sédentaires et hivernants) ainsi que pour la plupart des espèces de la première catégorie. Quelques difficultés sont apparues pour les espèces qui peuvent entrer à la fois dans les catégories 1 et 2, par exemple le Rossignol, la Bergeronnette printanière, les Rousseroles *Acrocephalus* ssp. l'Hippolais polyglotte *Hypolaïs polyglotta*, etc..., puisqu'il est bien difficile de savoir si les individus qui se trouvent

en Camargue en avril et début mai par exemple y nichent ou sont encore en mouvement. En fait, dans ces cas, la délimitation est arbitraire puisque pour ces espèces, il y a « chevauchement » entre la période de migration des individus qui remontent nicher plus au nord et le début de la période de reproduction pour ceux qui nichent sur place. Ces cas sont d'ailleurs peu nombreux et l'essentiel est de savoir qu'entre deux époques de migration massive d'oiseaux nichant en Europe moyenne et septentrionale s'intercale une époque de reproduction en Camargue intéressant des nombres importants d'individus.

Il est logique que les espèces classées dans les catégories migratrices (1 et 4) se retrouvent dans la même catégorie à l'automne et vice versa. C'est bien ce qui se passe dans la plupart des cas, mais on verra dans les diagrammes que plusieurs espèces classées migratrices à une saison ne le sont plus à l'autre (Mésange à longue queue *Aegithalos caudatus*, Chardonneret *Carduelis carduelis*). La plupart du temps, la saison « escamotée » correspond à la migration de printemps et cela est dû au fait bien connu et très net en Camargue que la migration prénuptiale rapide et concernant des nombres d'individus évidemment bien plus faibles qu'à l'automne passe facilement inaperçue. Ce phénomène peut être aussi dû en partie au fait que l'« effort de piégeage » est sensiblement moins fort au printemps qu'à l'automne, mais cette dernière cause nous semble secondaire par rapport à la première car nos dénombrements sur « Itinéraire-échantillon » nous révèlent également une forte disproportion entre les contingents migrateurs de printemps et ceux d'automne. On remarquera d'ailleurs que les espèces présentant une migration de printemps « escamotée » par rapport à la migration postnuptiale sont essentiellement des espèces à dispersion hivernale méditerranéenne qui s'attardent longtemps en chemin avant de se stabiliser dans leur *area* d'hivernage, cette stabilisation étant d'ailleurs toute relative. C'est en particulier le cas des Roitelets, des Turdidés, de l'Accenteur mouchet, de la Fauvette mélanocéphale *Sylvia melanocephala*, et surtout des Paridés qui peuvent littéralement envahir la Camargue à l'automne (notamment la Mésange bleue *Parus coeruleus*) mais dont le passage de printemps est la plupart du temps vestigial ; enfin les *Carduelis* surtout *Carduelis carduelis*, espèce aux mouvements complexes qui présente un passage très net en octobre novembre.

Parmi les migrateurs au long cours, la Rouserolle effarvate *Acrocephalus scirpaceus*, la Fauvette passerinette et la Gorge bleue *Luscinia svecica* présentent également un passage de printemps extrêmement faible par rapport à celui d'automne.

Enfin, quelques cas particulièrement délicats se sont présentés puisque la diversité des phénomènes biologiques s'accommode mal des cadres rigides dans lesquels le naturaliste s'évertue à les clas-

ser. C'est en particulier celui de la Mésange rémiz *Remiz pendulinus* que nous cataloguons comme sédentaire. Mais si elle s'observe toute l'année en Camargue, la Rémiz n'en est pas moins soumise à des mouvements migratoires importants. En février et mars, avant que les effectifs reproducteurs se stabilisent, la Camargue est traversée par un contingent non négligeable d'individus migrants qui regagnent leurs quartiers de reproduction d'Europe centrale, preuve en est des trois reprises de sujets bagués en mars en Camargue et contrôlés ou repris en juin (Pologne) et en octobre (Allemagne et Suisse). Le mouvement postnuptial, diffus, n'est par contre pas sensible, peut-être d'ailleurs parce que cet oiseau semble emprunter à l'automne d'autres itinéraires. Tout se passe pour la Rémiz comme si, à des effectifs stables présents toute l'année en Camargue, se surajoutait un afflux printanier non assez important pour justifier qu'on le fasse entrer dans une catégorie particulière.

*Comparaisons avec les résultats obtenus par les dénombrements sur « itinéraire-échantillon ».*

Comme nous l'avons déjà signalé, nous effectuons chaque semaine dans le milieu où sont capturés les passereaux un dénombrement du type « *line-transect* » des auteurs anglo-saxons. Nous parlerons dans une autre étude de cette méthode de travail, de ses avantages et de ses inconvénients. Qu'il nous suffise de dire que, schématiquement, la méthode consiste pour l'observateur, à noter tous les *contacts* visuels ou auditifs qu'il a avec les oiseaux au cours d'un itinéraire de longueur déterminée (ici 2 kilomètres) qu'il parcourt à une vitesse constante (1 km/heure dans notre cas). Les résultats sont ensuite exprimés en *nombre de contacts par unité de temps d'observation*, l'unité que nous avons choisie étant de 15 minutes. Cette méthode ne cherche pas à donner une densité absolue d'oiseaux par unité de surface, mais elle fournit des données satisfaisantes sur l'*abondance relative* des oiseaux que l'on peut comparer entre différents milieux ou, dans le cas présent, à différentes époques. Envisagés de cette façon, nos dénombrements sont donc directement comparables aux données obtenues par les captures.

Il est évidemment fort instructif de comparer ici pour quelques espèces les résultats obtenus par ces deux méthodes de travail fondamentalement différentes. La figure 2 où sont mis en parallèle les résultats obtenus par chaque méthode parle d'elle-même, car les courbes obtenues présentent une symétrie satisfaisante qui donne sa justification à chacune. Nous verrons que les quelques différences visibles sur cette figure ne traduisent en définitive que des biais dont nous connaissons la nature mais que nous ne pouvons mesurer. Nous allons discuter brièvement quelques exemples choisis dans chaque catégorie phénologique.

### 1°) Mésange à moustaches (catégorie 3).

L'espèce est sédentaire en Camargue (admettons tout au plus un erratisme local à l'échelle de la région côtière méditerranéenne française, mais aucun des 270 individus bagués à la Tour du Valat ne s'est fait reprendre à une distance supérieure à 50 km). Les diagrammes obtenus par l'analyse des captures indiquent une présence essentiellement hivernale, mais nous avons vu que l'installation des filets en hiver dans les roselières transformait la physionomie des captures, en particulier celle de cette espèce. Les dénombrements hebdomadaires prouvent la présence de cet oiseau tout au long de l'année, mais même par cette méthode de travail sur le terrain, il y a un fort déficit estival et automnal. Ce biais ne traduit pas la réalité mais est dû au fait que ces oiseaux deviennent très discrets dans la haute végétation palustre dès le mois d'avril, pendant toute la période de reproduction et de dispersion. Il faut pratiquement attendre le mois de septembre pour que l'espèce puisse être à nouveau facilement détectable par l'observateur. Nous touchons ici du doigt l'une des principales difficultés sur laquelle bute toujours l'écologiste faisant des dénombrements au cours du cycle annuel : les différences de « visibilité » de chaque espèce au cours des saisons. Cet écueil est impossible à contourner et si les comptes directs permettent dans ce cas de serrer de plus près la réalité, les valeurs obtenues restent néanmoins approchées, aucune des deux méthodes discutées ici n'étant capable de fournir des données exactes sur l'abondance relative de cette espèce au cours des différentes saisons.

### 2°) Grive musicienne *Turdus philomelos* (catégorie 4).

On remarquera pour cette espèce comme pour les suivantes le parallélisme des courbes obtenues par la méthode des captures et par celle des dénombrements. Il convient en particulier de noter l'apparition subite des Grives dans la première quinzaine d'octobre, phénomène très caractéristique et régulier chaque année. Les deux méthodes le mettent parfaitement en évidence. On notera également que 66 % des contacts ont lieu au printemps au cours des dénombrements, contre 35 % seulement des captures (ces pourcentages sont indiqués dans les cercles qui figurent sur nos dessins). Cette constatation est conforme, comme pour le cas du Pouillot chantre *Phylloscopus trochilus* discuté plus loin, à ce que nous disions plus haut, à savoir que l'effort de capture au filet est plus élevé à l'automne qu'au printemps, introduisant de ce fait un biais en faveur du nombre de captures automnales.

### 3°) Rossignol *Luscinia megarhynchos* (catégorie 2).

Là encore, le parallélisme des courbes est frappant et réconfortant ! Les trois sommets qui se retrouvent sur les deux courbes

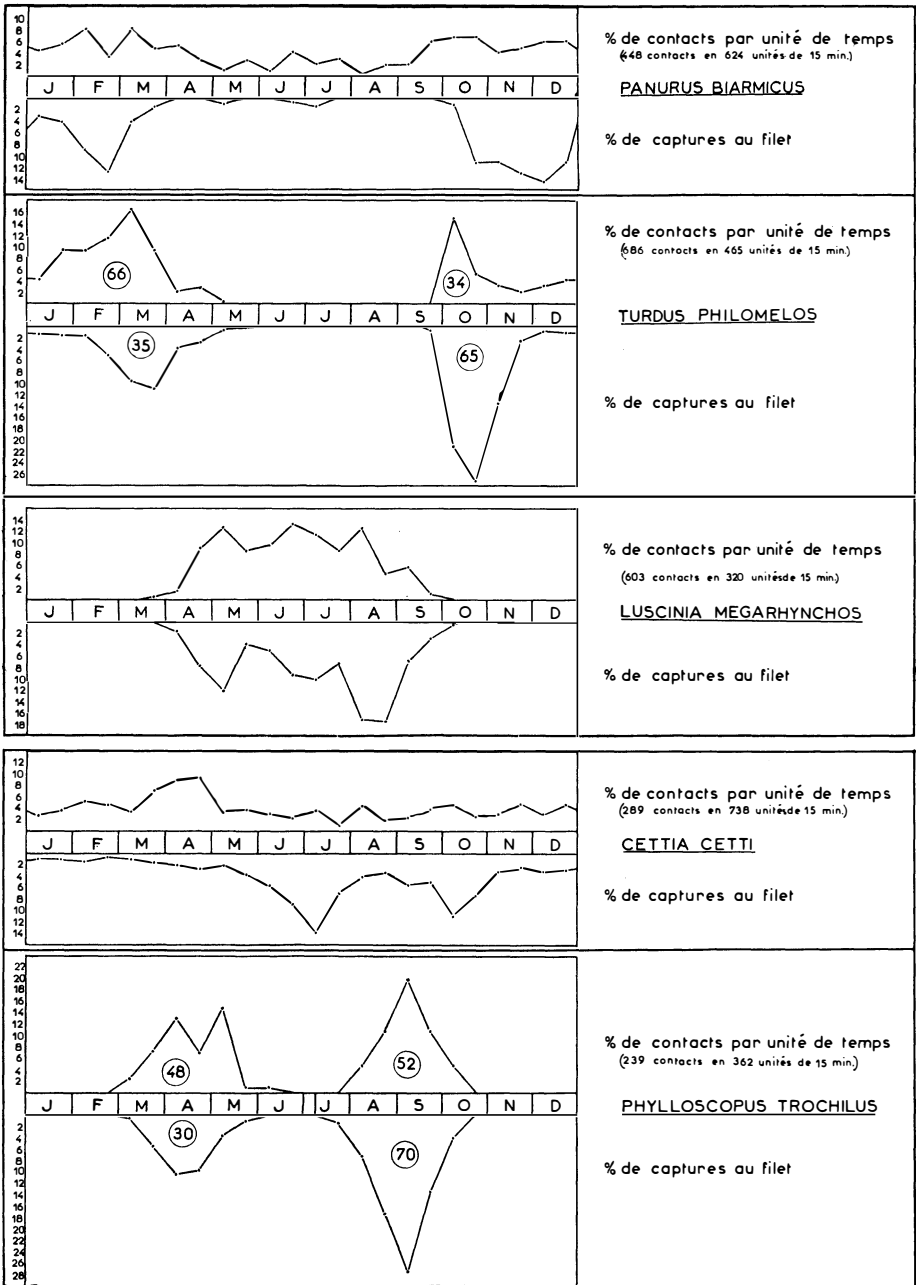


Fig. 2. — Comparaison des résultats obtenus par la méthode des captures au filet et celle des dénombrements sur « itinéraire-échantillon ».

semblent correspondre à trois étapes de la période de présence de cette espèce en Camargue : première quinzaine de mai = intensité maximum du passage pré-nuptial ; fin juin à fin juillet = émancipation de la génération de l'année ; août-septembre = passage post-nuptial. Cette explication des sommets constatés est délicate à démontrer mais paraît en tout cas logique.

#### 4°) Pouillot chanfre (catégorie 1).

Très semblables aux courbes de la Grive musicienne puisqu'il s'agit de deux espèces migratrices ne nichant pas en Camargue, ces courbes présentent une similitude satisfaisante. Là encore et pour les raisons que nous avons évoquées, le pourcentage des observations de printemps sur « itinéraire-échantillon » est plus élevé que le pourcentage de captures (48 % contre 30 %). Signalons néanmoins que le Pouillot chanfre chante volontiers en migration de printemps se rendant ainsi plus « visible » qu'à l'automne. Les dénombrements sur « itinéraire-échantillon » peuvent donc de ce fait souffrir d'un léger excès d'observations de printemps dont l'importance est malheureusement impossible à connaître. Rien ne nous autorise à penser que le déficit d'observations de la deuxième quinzaine d'avril correspond effectivement à une modification dans la composition du flot migratoire de cette espèce, rien de semblable ne se retrouvant dans la courbe d'abondance relative des captures.

#### 5°) Bouscarle de Cetti (catégorie 3).

En raison de la sédentarité virtuellement absolue de cette espèce, on devrait s'attendre à ce que son abondance relative demeure à peu près constante toute l'année. On voit sur ces courbes qu'il n'en est rien. Les dénombrements sur « itinéraire-échantillon » accusent un net sommet de la fin mars à la fin avril. Ce sommet correspond en partie à la période d'excitation sexuelle donc au maximum des émissions vocales par lesquelles notre oiseau est détecté, mais il est également dû au fait que la population de Bouscarles sur l'« itinéraire-échantillon » est beaucoup plus forte en 1966 qu'au cours des années précédentes, conséquence du redressement de la population à la suite de son effondrement lors de la vague de froid de janvier-février 1963. De fait, si nous éliminons les dénombrements de 1966 pour ne conserver que ceux de 1964 et 1965, nous obtenons une légère correction à notre courbe au printemps. Quant au pourcentage de captures, il accuse deux sommets très nets, l'un en juin-juillet correspondant à l'émancipation des jeunes — à peu près impossibles à détecter par l'observation — l'autre en octobre, plus difficile à interpréter mais traduisant probablement une activité que nous n'oserons pas baptiser de migratoire, mais qui doit néanmoins correspondre à des mouvements d'erratique post-nuptial.

Ces quelques exemples nous permettent de constater que,

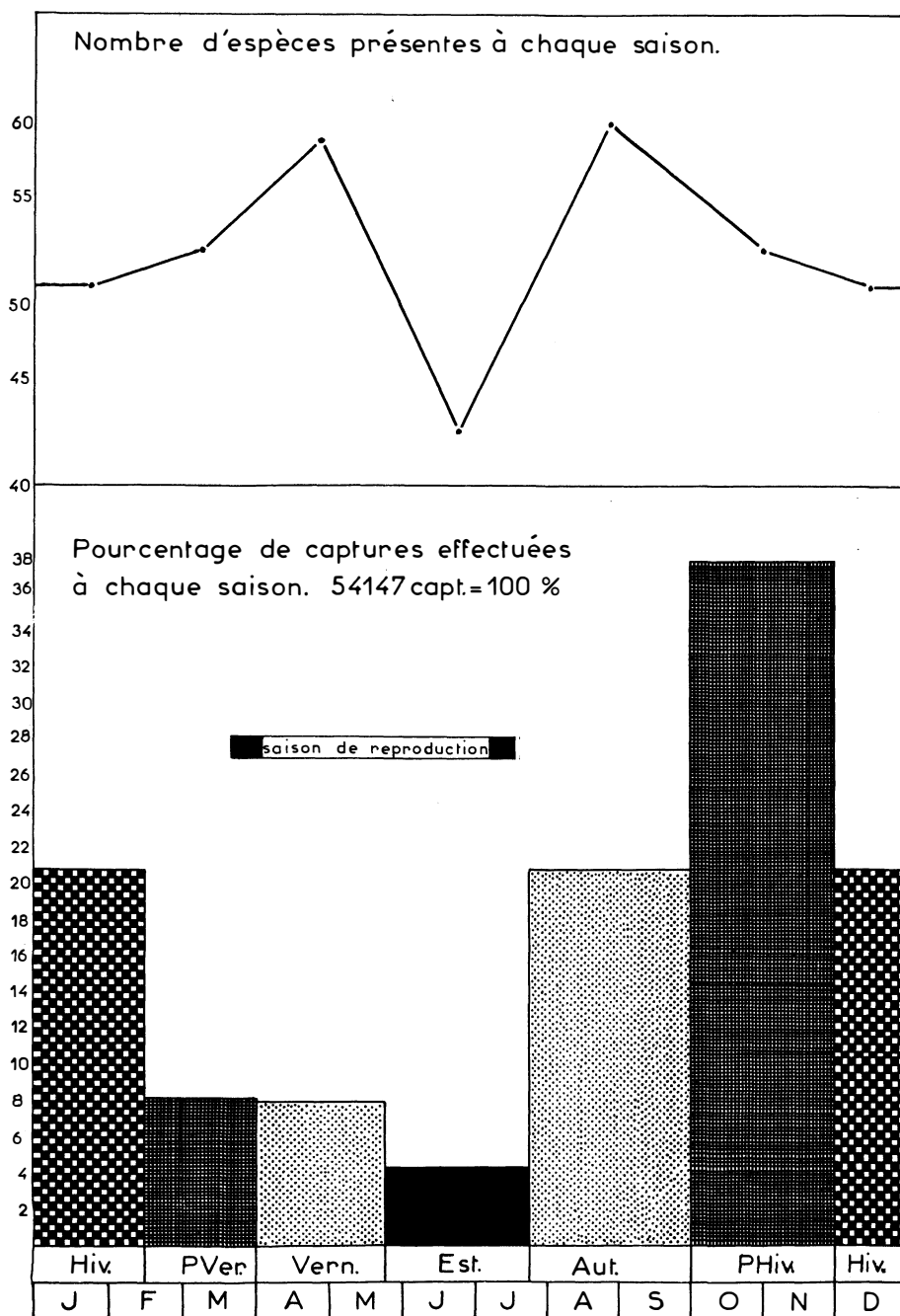


Fig. 3. — Caractéristiques essentielles de chaque saison (nombre d'espèces présentes et proportion des captures effectuées à chaque saison).

d'une façon générale, le parallélisme des courbes obtenues par ces deux méthodes est suffisant pour les justifier. Les divergences que nous avons constatées donnent un aperçu des difficultés que l'on rencontre quand on cherche à étudier les variations saisonnières des populations d'oiseaux. La plupart de ces difficultés sont dues aux modifications qui affectent le comportement aux différents stades du cycle annuel, ainsi qu'aux modifications cycliques qui affectent le milieu d'étude (apparition du feuillage au printemps par exemple). Ces modifications, jointes aux défauts inhérents à chaque méthode de travail, apportent donc de nombreuses causes d'erreur qu'un observateur expérimenté arrive à connaître, parfois même avec beaucoup d'exactitude, mais qu'il est incapable de mesurer et de corriger.

Aussi, ne faudra-t-il jamais perdre de vue que des résultats d'ordre quantitatif établis sur le cycle annuel n'ont qu'une valeur approchée infiniment moins précise que des dénombrements de nicheurs sur quadrat par exemple et que ces résultats ne peuvent prétendre être autre chose qu'une estimation de la *densité relative* de l'avifaune.

### *Caractéristiques générales du cycle annuel des Passereaux en Camargue*

Les 53 espèces dont le cycle est représenté ici ne sont qu'une partie de la totalité de celles qui fréquentent la Camargue à un moment ou à l'autre de l'année. Mises à part les espèces accidentelles, nous avons recensé sur notre « itinéraire-échantillon » 99 espèces régulières (y compris les Tourterelles *Streptopelia turtur*, Cuculidés, *Cuculus* et *Clamator*, Martinets *Apus* ssp., Coraciiiformes, *Coracias*, *Merops*, *Upupa* et Pucidés, *Picus* et *Dendrocopos*) mais les espèces représentées ici forment, et de loin, l'immense majorité des migrants, tant sur le plan numérique que pondéral. Elles totalisent en effet 53 169 individus sur un total général de 54 147 oiseaux capturés dans les filets et trappes. Ce sont donc elles qui impriment à chaque saison son originalité et qui permettent de dégager les caractéristiques du cycle annuel.

On remarquera en particulier sur la Figure 3 :

1°) L'importance de la saison hivernale tant pour le nombre d'espèces présentes que pour le nombre de captures effectuées. Cette importance est très caractéristique des régions méditerranéennes et sera discutée plus en détail dans un autre travail.

2°) La pauvreté de la saison estivale en nombre d'oiseaux capturés et en nombre d'espèces présentes. Ce phénomène est très général dans le biome méditerranéen. Précisons d'ailleurs que le cloisonnement de ce cycle annuel en saisons comporte une bonne part d'arbitraire, notamment en ce qui concerne la saison

de reproduction. En effet, cette dernière ne se déroule pas exclusivement dans les limites de notre saison « estivale » proprement dite mais s'étend *grosso modo* du 10 mars avec les Mésanges à moustaches et Lusciniolles *Lusciniola melanopogon* au 15 juillet avec les Rossignols, Rousserolles et Hippolaïs. C'est dire que certains de nos passereaux couvent déjà leurs œufs alors que les hivernants du bassin méditerranéen n'ont pas encore terminé leur passage et qu'aucun des migrateurs au long cours n'est encore apparu en Camargue. De même, de nombreux oiseaux nourrissent encore leurs jeunes au moment où s'amorce déjà le retour post-nuptial des premiers migrateurs. Ce chevauchement des saisons les unes sur les autres, particulièrement net au printemps traduit, une fois de plus, les difficultés que l'on éprouve à vouloir cloisonner des phénomènes qui, en réalité, s'interpénètrent graduellement les uns dans les autres.

3°) Le déficit des saisons de printemps (prévernale et vernale) par rapport aux saisons d'automne (automnale et préhivernale). Ce déficit affecte les pourcentages de captures mais non pas le nombre d'espèces présentes qui reste le même au printemps et à l'automne. La Camargue est parcourue par un contingent de migrateurs *qualitativement* égal à chaque saison. Nous avons déjà discuté les causes de ce déficit de printemps et n'y reviendrons pas.

Pour conclure, contentons-nous pour le moment de constater qu'à une époque hivernale où l'avifaune est abondante fait suite une période estivale où elle est pauvre (mais qualitativement très intéressante). Entre ces deux périodes s'intercalent de très longues époques de migration caractérisées par une avifaune très variée, extrêmement labile et très abondante. En Camargue, les oiseaux migrateurs sont virtuellement présents toute l'année...

## RESUME

L'étude du cycle annuel des Passereaux en Camargue a été effectuée grâce aux données du baguage accumulées de 1956 à 1963. Les oiseaux sont capturés à l'aide d'un réseau de filets japonais et de trappes d'Héligoland aménagé autour du Laboratoire de la Station Biologique de la Tour du Valat. Ce réseau fonctionne tout au long de l'année avec quelques modifications discutées dans le texte. 53 espèces totalisant 53 169 individus sont étudiées ici et le statut de chacune d'elles est illustré par un diagramme (Fig. 1) représentant pour chaque semaine le pourcentage des captures effectuées par rapport au total annuel réalisé au cours des 8 années étudiées.

On a indiqué le statut de chaque espèce (*Migrateurs non nicheurs, Nicheurs estivants, Sédentaires, Hivernants*) ainsi que les grandes divisions de l'année : 6 saisons (*Prévernale, Vernale, Estivale, Automnale, Préhivernale, Hivernale*) ont ainsi été délimitées par l'observation sur le terrain.

Les résultats obtenus ont été comparés aux données fournies par des dénombrements directs effectués sur « Itinéraires-échantillons ». Le parallélisme des courbes obtenues par ces deux méthodes de travail est satisfaisant (Fig. 2) et les quelques différences observées sont discutées en détail pour quelques espèces.

Enfin, on a brièvement indiqué quelques caractéristiques fondamentales de la succession des différentes populations d'oiseaux au cours de l'année (Fig. 3). Très schématiquement, on constate que la saison *hivernale* est beaucoup plus riche que la *saison estivale* tant en espèces qu'en individus, mais cette dernière est caractérisée par une avifaune qualitativement intéressante et adaptée aux conditions du milieu méditerranéen. Entre ces deux saisons s'intercalent de très longues périodes durant lesquelles se déroule la migration des oiseaux qui ne font que transiter par la Camargue. Le maximum d'oiseaux capturés et observés ainsi que la plus grande diversité spécifique ont lieu au cours de la migration d'automne.

#### ENGLISH SUMMARY

This study of the annual cycle of passerines in the Camargue has been based on ringing data accumulated from 1956 to 1963. The birds were caught in a complex of mist-nets and in Heligoland traps placed around the laboratory of the biological station at « La Tour du Valat ». Ringing is carried out during whole of the year with few modifications which are discussed in the text. 53,169 birds belonging to fifty-three species have been studied here and the status of each one is illustrated by a diagram (Fig. 1) representing for each week the percentage of birds caught in comparison with the annual total during the eight years of study.

The status of each species is indicated (*Migratory non breeders, Summer visitors breeding, Residents, Winter visitors*) as well as the six main seasons of the year, « early spring », « spring », « summer », « autumn », « late autumn », « winter », determined by field observations.

The results obtained were compared with the data given by the direct counts carried out on « line transects ». The parallelism of the curves obtained by these two methods is satisfactory

(Fig. 2) and the discrepancies are discussed in detail for some species.

Finally, several basic characteristics of the different populations succession throughout the year are briefly indicated (Fig. 3). Broadly speaking, one notices that the *winter season* is far richer than the *summer season* in species and in numbers as well, but the latter is characterised by a specialized avifauna adapted to mediterranean habitat conditions. The maximum number of birds observed and caught during the *autumn migration* coincides with the maximum species diversity.

## ZUSAMMENFASSUNG

Der Jahreszyklus des Auftretens der Sperlingsvögel in der Camargue wurde anhand der Fangdaten der Beringungsstation von 1956 bis 1963 analysiert. Die Vögel wurden mit Nylonnetzen und Helgolandreusen auf dem Gelände der Station Biologique de la Tour du Valat gefangen. Diese Einrichtungen waren während der ganzen Jahre in Betrieb, allerdings mit einigen Veränderungen, die im Text besprochen sind. Die Untersuchung erstreckt sich auf 53 Arten und 53.169 Individuen. Die Diagramme (Fig. 1) zeigen für jede Art den mittleren Jahreszyklus, wobei für jede Woche die Summe der Fänge über die 8 Jahre als Prozentanteil an der Totalsumme dargestellt wurde.

Bei jeder Art wird angegeben, zu welcher der folgenden 4 Kategorien sie gehört : 1. Nicht brütende Durchzügler ; 2. In der Camargue brütende Zugvögel ; 3. Stand- und Strichvögel ; 4. Wintergäste. Das Jahr wird in 6 Perioden eingeteilt : Vorfrühling, Frühling, Sommer, Herbst, Vorwinter, Winter.

Die so erhaltenen Angaben werden mit den Resultaten direkter Zählungen auf festen Zählstrecken verglichen. Die Parallelität der durch diese zwei Arbeitsmethoden erhaltenen Kurven ist befriedigend (Fig. 2). Einige der beobachteten Verschiedenheiten werden für die einzelnen Arten im Detail besprochen.

Zum Schluss werden kurz einige der wesentlichsten Grundzüge des sich im Ablauf eines Jahres vollziehenden Wechsels der Vogel-Populationen festgehalten (Fig. 3). Ganz allgemein kann festgestellt werden, dass, sowohl für die Arten- als auch für die Individuenzahl, der Winter viel reicher ist als der Sommer, der hingegen durch eine qualitativ interessante und den Bedingungen der mediterranen Umgebung angepasste Vogelwelt ausgezeichnet ist. Zwischen diesen beiden Hauptjahreszeiten schalten sich sehr lange Perioden ein, während welchen sich der Durchzug der Vogelarten vollzieht, die die Camargue nur durch-

queren. Die meisten Vögel wurden im Herbst gefangen und gesichtet und zu dieser Jahreszeit ist auch die beobachtete Artenzahl am grössten.

Pour terminer, nous tenons à exprimer toute notre reconnaissance au Dr. Luc Hoffmann qui nous a donné les moyens de faire cette étude et qui a bien voulu relire le manuscrit. Nous sommes heureux également de saisir cette occasion pour dire notre vive gratitude aux bagueurs et techniciens de la Station. Grâce au travail considérable, parfois ingrat et fastidieux, qu'ils accomplissent quotidiennement, la Station a pu accumuler un matériel énorme qu'il reste à étudier, le présent travail ne représentant qu'une infime partie de ce qui pourrait encore être fait. Qu'il nous soit permis de citer ici, le regretté M. Müller, MM. Biagetti, A. Galleron, H. Hafner, P. Hope-Jones, A.R. Johnson, H. Kowalski, R. Kunz, J. Lefebvre, P. Straw et bien d'autres que nous nous excusons de ne pouvoir tous nommer.

*Travail de la  
Station biologique de la Tour du Valat.*