



La coloration du plumage du Gobemouche noir mâle *Ficedula hypoleuca* dans une population de l'ouest de la Suisse

Pierre-Alain RAVUSSIN

Chez le Gobemouche noir mâle *Ficedula hypoleuca*, la coloration du plumage varie du noir pur au brun-gris analogue à celui de la femelle. DROST (1936) a proposé de classier cette coloration en distinguant 7 types différents allant du type I (noir pur) au type VII (brun ou gris uniforme). Une analyse de cette coloration du plumage a été réalisée dans une population de l'ouest de la Suisse suivie durant 19 années. Basée sur l'examen de 217 cas, la coloration moyenne est de 3,9. Les oiseaux observés appartiennent aux types de coloration II à VII. Cette coloration ne diffère pas significativement de celles des populations de Suisse centrale et orientale, mais est nettement plus foncée que celle que l'on trouve dans les populations du bassin du Rhin, au sud-ouest de l'Allemagne, pourtant géographiquement plus proches. Les mâles d'un an sont significativement plus clairs que ceux des classes d'âge 2 à 4. Ces données sont comparées à celles d'autres populations en Europe.

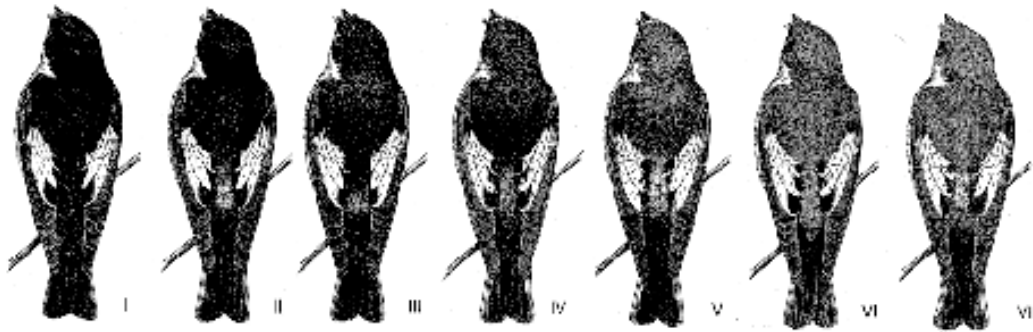
Le Gobemouche noir mâle présente une coloration du plumage d'un polymorphisme remarquable. Celle-ci peut en effet varier du noir pur au brun ou gris-brun similaire à celui de la femelle. La présence de mâles au plumage brun ou gris-brun est connue de longue date. Ces oiseaux avaient même été attribués à une espèce distincte par le zoologiste allemand J.M. Bechstein à la fin du XVIII^e siècle (LUNDBERG & ALATALO 1992). Depuis les observations de HARTERT (1910), on sait que les Gobemouches noirs mâles d'Europe centrale présentent un plumage plus clair que ceux des populations nordiques. Mais c'est au travail de DROST (1936), réalisé d'abord à partir de migrants capturés à Heligoland au nord-ouest de l'Allemagne, puis à partir de peaux déposées dans des muséums, que l'on doit une standardisation du typage de la coloration. Drost distingue sept types de coloration reconnaissables aux critères suivants :

- I Dessus noir brillant.
- II Dessus noir brillant à l'exception du croupion qui peut être plus ou moins gris-blanc, gris ou brun.
- III Dessus en grande partie noir avec des taches ou des parties plus claires.
- IV Dessus à peu près à moitié noir et à moi-

tié gris-brun ou brun, sans tenir compte de la répartition.

- V Dessus en grande partie gris-brun ou brun, mais avec encore des taches noires bien distinctes.
- VI Dessus presque uniformément brun ou gris-brun avec de petites taches plus foncées.
- VII Dessus uniformément gris ou brun

La détermination précise du type de coloration ne peut se réaliser que l'oiseau dans la main. Observés aux jumelles ou même au télescope, les oiseaux des types I à IV paraissent noir brillant. Depuis le travail de DROST (1936), nombre d'investigations ont été entreprises dans la plupart des régions occupées par l'espèce, afin d'observer la variabilité de la coloration des mâles dans les différentes régions de son aire de répartition et de l'associer à divers autres paramètres observables ou mesurables. En Suisse, EGGENBERGER (1964) et STERNBERG (1964) ont présenté des résultats à partir d'observations réalisées respectivement dans le Moyen-Pays zurichois et argovien ainsi que dans le canton de Thurgovie, à l'extrême nord-est du pays. Ces recherches ont montré que les oiseaux étudiés sont rela-



Distinction des 7 types de coloration du plumage nuptial du Gobemouche noir *Ficedula hypoleuca* mâle. D'après W. D. Daunsicht, in GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER (1993).

tivement foncés avec des types de coloration variant généralement de II à V (en moyenne respectivement 3,6 et 3,5). Les populations du sud de l'Allemagne, dans la région de Bâle ont un type de coloration assez semblable à celui qu'on trouve en Suisse, mais à l'ouest, dans la partie supérieure du Rhin entre Heidelberg et Fribourg-en-Brisgau, les types plus clairs dominent (LÖHRL 1965). Cette coloration moyenne relativement claire (on y trouve les degrés de coloration II à VII, mais les types VI et VII sont les plus abondants) caractérise les populations de la sous-espèce d'Europe centrale *F. h. muscipeta*, dont la répartition s'étend de l'ouest et du sud de l'Allemagne à la Russie et à la Sibérie, alors que la sous-espèce nominale *F. h. hypoleuca* est présente en Suisse, en France, en Grande-Bretagne et en Scandinavie (Winkel in GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1993). La présence d'une petite population s'installant dans l'ouest de la Suisse dès les années septante en marge de son aire de répartition et à moyenne altitude (600 m environ) m'a incité à en déterminer la coloration, afin de trouver d'éventuelles analogies avec ces autres populations qui *a priori* pourraient être considérées comme sources. Ces mesures ont été réalisées dans le cadre d'une étude plus générale portant sur la dynamique de cette population pionnière (RAVUS-SIN & NEET 1995 et *in prep.*).

Cadre géographique de l'étude

La région d'étude est située à l'ouest de la Suisse, au pied du Jura, dans le nord du canton de Vaud (46°47 N, 6°32 E). Elle couvre une surface d'environ 100 ha autour du village de Baulmes à une altitude comprise entre 600 et 700 mètres environ. Le nombre de nichoirs installés sur cette surface a varié de 20 jusqu'en 1979 à plus d'une centaine dès 1986. Ils sont placés pour la plupart en lisière de forêt, le long de haies, dans des bosquets ou sur des arbres isolés bordant des prairies permanentes, ou encore dans des vergers à haute tige. Une vingtaine de nichoirs supplémentaires sont installés depuis 1984 aux alentours du village de Vuitebœuf, à 3 km au nord-est de Baulmes à une altitude à peine inférieure (590 m).

Méthodes d'étude

Les Gobemouches noirs mâles sont capturés dans le nichoir lors du nourrissage des jeunes. Le nichoir est muni d'une petite plaque en bois qui, actionnée à l'aide d'un fil de pêche par l'observateur placé à l'affût à quelques mètres, pivote en bouchant le trou de vol. Le nichoir est alors entouré d'un sac en tissu de rideau dans lequel l'oiseau plonge lorsqu'on libère le trou de vol ou

lorsque l'on ouvre la porte latérale. Le type de coloration est déterminé sur place par inspection détaillée du plumage du dos et de la tête sans tenir compte de la coloration des ailes. De 1980 à 1990, tous les mâles capturés ont été photographiés. Les photos réalisées en 1980 ont été soumises à H. Eggenberger, afin de vérifier la détermination correcte du type de coloration. Ces photos, prises dans des conditions d'éclairage fort variées, ne rendent toutefois pas forcément compte précisément de la coloration exacte et la détermination *in situ* est très nettement préférable.

Résultats

Coloration moyenne de la population

De 1980 à 1998, 133 mâles ont été capturés lors du nourrissage. Quarante-huit d'entre eux avaient été bagués comme poussins au nid, leur âge étant donc connu avec précision. Les 85 autres, capturés non bagués, ont été considérés comme d'âge indéterminé au moment du baguage. Certains oiseaux n'ont été capturés qu'une seule fois, mais d'autres l'ont été plusieurs années de suite, quelques-

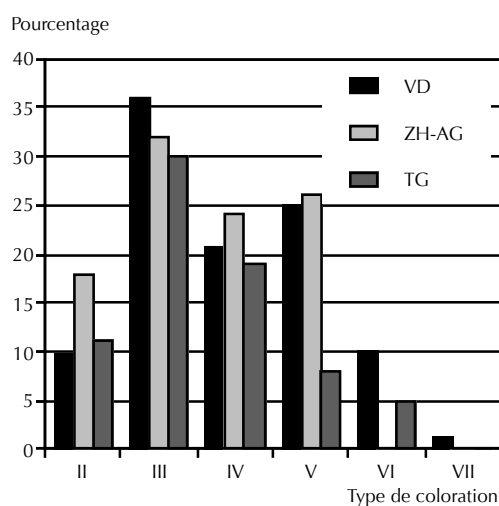


Fig. 1 – Proportion des différents types de coloration à Baulmes (VD) comparés à ceux trouvés dans le Moyen-Pays zurichois et argovien (ZH – AG) et en Thurgovie (TG).

Tabl. 1 – Variation des différents degrés de coloration au cours des 19 années de suivi.

Année	II	III	IV	V	VI	VII	Total	moy.
1980	1	1	2	2	0	1	7	4,29
1981	0	3	3	3	1	0	10	4,20
1982	3	5	0	2	1	0	11	3,36
1983	2	5	3	5	0	0	15	3,73
1984	1	8	2	5	0	0	16	3,69
1985	0	7	3	3	1	0	14	3,86
1986	2	3	1	7	2	1	16	4,44
1987	4	4	2	5	2	0	17	3,82
1988	1	6	1	3	3	0	14	4,07
1989	0	5	2	2	2	0	11	4,09
1990	1	5	5	3	1	0	15	3,87
1991	0	6	4	2	0	0	12	3,67
1992	0	4	3	0	0	0	7	3,43
1993	0	5	1	3	0	1	10	4,10
1994	0	3	3	2	0	0	8	3,88
1995	1	1	5	4	1	0	12	4,25
1996	0	5	2	1	0	0	8	3,50
1997	3	1	1	2	1	0	8	3,63
1998	2	1	2	0	1	0	6	3,50
Total	21	78	45	54	16	3	217	3,88

uns jusqu'à 6 fois. Le nombre total de déterminations de la coloration est de 217 (81 pour les oiseaux bagués poussins et 136 pour ceux qui ont été bagués adultes).

La coloration moyenne de la population est de 3,9 ($n=217$) avec des degrés de coloration variant entre II et VII. La répartition des différents types de coloration est représentée dans la figure 1.

Evolution annuelle

En analysant les données obtenues durant les 19 ans d'étude, il apparaît que la coloration annuelle, basée sur l'observation de 6 à 17 oiseaux par année (les mâles polygynes, capturés deux fois, n'étant comptabilisés qu'une seule fois) varie de 3,4 en 1982 ($n=11$) à 4,4 en 1986 ($n=16$) (tabl. 1). Ces variations annuelles sont relativement importantes, mais elles sont liées à l'effectif réduit de l'échantillon. Aucune tendance de modification significative de cette coloration ne se manifeste toutefois sur l'ensemble des 19 années d'étude ($r^2 = 0,0846$).

Relation entre âge et coloration

La plupart des oiseaux adultes capturés lors du nourrissage (63,9%) ne sont pas nés dans notre secteur d'étude. Ils sont donc non bagués lors de leur première capture et les critères de détermination de l'âge sont peu fiables en période de reproduction. Une relation précise entre la coloration et l'âge ne peut être envisagée qu'avec les 48 oiseaux ayant été bagués comme poussins au nid et capturés les années suivantes. Certains de ces oiseaux ont été recapturés cinq années consécutives et l'ensemble des déterminations du type de coloration est 81. Un seul mâle a été contrôlé à l'âge de six ans et cinq à cinq ans. Ces deux classes d'âges ont des effectifs trop restreints pour l'analyse statistique. La coloration moyenne est de $4,9 \pm 0,9$ ($n=19$) à 1 an, de $3,8 \pm 1,3$ ($n=26$) à 2 ans, de $3,8 \pm 0,9$ ($n=17$) à 3 ans et de $3,6 \pm 1,3$ ($n=13$) à 4 ans. La comparaison de ces chiffres montre que la coloration est significativement différente chez les oiseaux âgés d'un an (test de Kruskal-Wallis, $H=15,831$, $p=0,0033$). A partir de deux ans, aucune différence significative n'est décelable. Ainsi, les Gobe-mouches noirs mâles sont nettement plus clairs à un an que par la suite où leur coloration ne varie que dans une faible mesure (fig. 2).

On peut se demander si la différence de coloration est liée à une modification réelle de la pigmentation intervenant entre 1 et 2 ans ou si cette différence est le reflet d'une mortalité ou d'une tendance à l'émigration plus marquée chez les mâles clairs qui domineraient dans la classe d'âge 1 an. Pour répondre à cette question, il est possible de suivre les variations individuelles de coloration. Ainsi, entre 1 et 2 ans, pour 4 mâles contrôlés ces deux années, la perte moyenne est d'un degré de coloration, la moitié des oiseaux devenant plus foncés, les autres conservant leur couleur originelle. De 2 à 3 ans, la perte n'est plus que de 0,38 degré ($n=13$) avec seulement 4 oiseaux devenant plus foncés (30,8%). De 3 à 4 ans, le changement est encore plus faible avec en moyenne 0,11 degré de coloration en moins ($n=9$) et seulement 2 oiseaux qui deviennent plus foncés

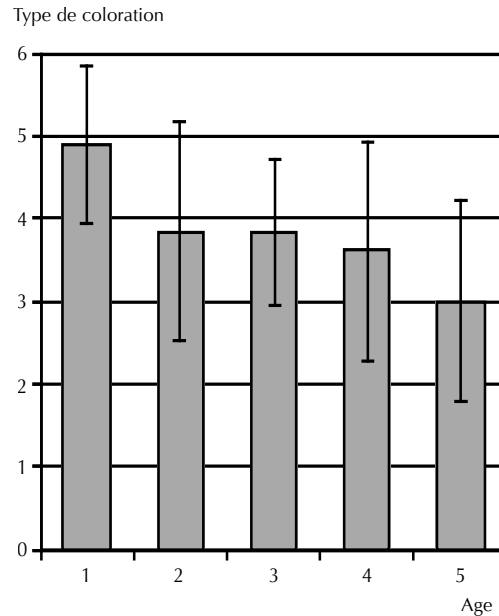


Fig. 2 – Relation entre coloration (moyenne \pm écart-type) et âge établie à partir des oiseaux bagués au nid et contrôlés par la suite ($n=47$). La classe d'âge 6 ans, ne comptant qu'un individu, n'a pas été représentée.

(22,2%). Entre 4 et 5 ans, les 4 oiseaux considérés gardent exactement le même type de coloration.

De plus, l'analyse détaillée du taux de retour en fonction de la coloration montre qu'en moyenne il est de 39,2% (85 retours sur 217 constats). Ce pourcentage est de 31,25% pour 16 oiseaux de coloration 6, de 46,3% pour 54 oiseaux de coloration 5, de 40% pour 45 oiseaux de coloration 4, de 42,3% pour 78 oiseaux de coloration 3, mais seulement de 9,5% pour 21 oiseaux de coloration 2. A l'évidence, les oiseaux clairs ne montrent pas de différence significative dans le taux de retour, mais ce sont au contraire les oiseaux très foncés qui ont tendance à disparaître de la zone d'étude l'année suivante ($\chi^2 = 9,675$; $p = 0,046$).

La différence de coloration semble bien être une modification affectant les mâles entre 1 et 2 ans en les rendant plus foncés.



P.-A. Ravussin

Exemples de quelques types de coloration du plumage du Gobemouche noir *Ficedula hypoleuca* (de gauche à droite et de haut en bas): Type VII : nichoir 21, 16 juin 1980; type VI: nichoir 58, 5 juin 1993; type V: nichoir 72, 11 juin 1990; type IV: nichoir 61, 10 juin 1989; type III: nichoir 6, 10 juin 1981; type II: nichoir 7, 15 juin 1983.

Discussion

Les études entreprises par STERNBERG (1964) et EGGENBERGER (1964) avaient établi que la coloration moyenne des nicheurs était de 3,6 (n=34) dans le Moyen-Pays zurichois et argovien et 3,5 (n=73) en Thurgovie. En y adjoignant 7 peaux conservées en musée, la coloration moyenne pour 114 oiseaux de l'est de

la Suisse était de 3,6 avec des types de coloration variant entre II et VI. La population de Baulmes paraît plus claire, avec une moyenne de 3,9 et des types de coloration variant de II à VII (fig. 1). L'analyse statistique de ces données montre toutefois que ces différences ne sont pas significatives ($p=0,09$, test de χ^2).

La coloration des populations de Suisse orientale tranche nettement avec celles que

l'on trouve dans le sud-ouest de l'Allemagne où coexistent deux types de coloration régionale et écologiquement séparés. Dans le sud de l'Allemagne, les types de coloration sont similaires à ceux qui prévalent en Suisse orientale. Le bassin du Rhin, entre Heidelberg et Fribourg-en-Brigau se caractérise par contre par des formes nettement plus claires (moyenne 6,4), ainsi qu'on en trouve communément dans d'autres régions allemandes comme la Hesse et le Braunschweig (LÖHRL 1965). Quoique cette population du Haut-Rhin soit géographiquement la plus proche de la nôtre, sa coloration s'en distingue nettement. Bien que légèrement plus claire, la population de Baulmes montre de grandes affinités avec celles du pied nord des Alpes de Suisse orientale et du sud de l'Allemagne: le type de coloration est relativement foncé et ces oiseaux arrivent dans leurs sites de nidification tardivement ce qui implique des pontes tardives et des grandeurs de ponte réduites (LÖHRL 1965; RAVUSSIN & NEET 1995).

La relation observée entre le type de coloration et l'âge confirme un résultat relevé dans la plupart des populations étudiées en Europe: les mâles d'un an sont sensiblement plus clairs que les oiseaux plus âgés, les différences entre les classes d'âge 2 à 6 ans étant toujours faibles. Ce fait est relevé quel que soit le type de coloration moyenne de la population, à l'exception de la sous-espèce *F. h. iberiae*, chez qui la coloration ne montre pas de variation particulière entre les mâles d'un et deux ans qui sont noirs, alors qu'ils deviennent bruns par la suite (POTTI & MONTALVO 1991).

L'origine génétique de ce polymorphisme du plumage a fait l'objet d'investigations portant sur l'héritabilité de ce facteur (LUNDBERG & ALATALO 1992). Il ressort de ces travaux consacrés à la comparaison de la coloration entre pères et fils, que la moitié environ de cette variation phénotypique serait d'origine génétique, le reste étant lié à des facteurs environnementaux. La synthèse de mélanine, le pigment intervenant dans la coloration brune ou noire des plumes est certes connue dans ses grandes lignes, mais bien des mécanismes de régulation restent à ... éclaircir!

Les populations de Gobemouche noir dont

la coloration des mâles est plutôt foncée, sont présentes en Grande-Bretagne, en Scandinavie et en Suisse, alors que des formes plus claires occupent l'Allemagne, la Pologne et la Russie, en limite de l'aire de répartition du Gobemouche à collier *Ficedula albicollis*. Comment expliquer cette distribution? Plusieurs hypothèses ont été proposées par RØSKAFT *et al.* (1986). Elles prennent en compte:

1. la pression de prédation variable suivant les régions et favorisant les morphes clairs, moins visibles pour les prédateurs;
2. le fait que, chez les populations de Gobemouche noir en contact avec celles de Gobemouche à collier, le risque de couple interspécifique est réduit pour les mâles clairs, ceux de Gobemouche à collier étant toujours noir brillant et
3. à cause de la compétition avec le Gobemouche à collier, les mâles de Gobemouche noir dont le degré de coloration est clair subiraient moins de harcèlement de la part des mâles de Gobemouche à collier, car ils seraient confondus avec des femelles.

Ces différentes hypothèses ont fait l'objet de tests (résumés *in* VON HAARTMANN 1985 et LUNDBERG & ALATALO 1992) et aucune, à l'heure actuelle, ne peut expliquer tant la variation de la coloration que sa distribution en Europe. La multiplication d'analyses régionales devrait permettre d'affiner la perception de la répartition. D'autre part, les causes étant très certainement multifactorielles, des travaux plus ciblés, portant sur la base génétique du phénomène et prenant en compte les hypothèses déjà mentionnées ainsi que les choix de partenaires lors de la reproduction, devraient à l'avenir préciser cette problématique.

Remerciements – Ils s'adressent d'abord à Hans Eggenberger pour ses précieux conseils et contrôles au départ de ce travail et à U. N. Glutz von Blotzheim pour l'autorisation de reproduction des dessins de la page 150. Les corrections, remarques et suggestions de Cornelis Neet et Lukas Jenni ont contribué à améliorer ce manuscrit qui a, d'autre part, bénéficié de la relecture de Niklaus Zbinden et de mes collègues de la commission de rédaction de *Nos Oiseaux*. Je leur en exprime ma vive reconnaissance.

Zusammenfassung – Die Gefiederfärbung männlicher Trauerschnäpper *Ficedula hypoleuca* in einer westschweizer Population. Bei männlichen Trauerschnäppern variiert die Gefiederfärbung von rein schwarz bis braun-grau. DROST (1936) schlug eine Einteilung in 7 Farbklassen vor, die vom Typ I (reinschwarz) bis Typ VII (hellgraubraun) reicht. In der Westschweiz wurden während 19 Jahren 217 Individuen hinsichtlich der Gefiederfärbung untersucht. Als durchschnittlicher Farbtyp wurde 3,9 ermittelt. Alle Vögel gehörten den Klassen II bis VII an. Die Färbung unterschied sich nicht signifikant von jener in der Zentral- und in der Ostschweiz. Hingegen waren westschweizer Vögel wesentlich dunkler als solche in der Rheinebene in Südwestdeutschland. Einjährige Männchen waren signifikant heller als zwei- oder mehrjährige. Die Ergebnisse werden mit jenen aus anderen europäischen Populationen verglichen. (Übersetzung: A. Aebischer)

Summary – Plumage colour of the male Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in a Western Switzerland population. The plumage colour of the male Pied Flycatcher varies from pure black to a grey-brown similar to that of the female. DROST (1936) proposed classifying this colour variation into 7 different types from type I (pure black) to type VII (brown or uniform grey). The plumage coloration of a western Switzerland population has been analysed over a period of 19 years. On the basis of 217 individuals the average colour is 3.9, the individuals examined varied from types II to VII. This colour variation does not vary significantly from that of the populations to be found in central and eastern Switzerland but is considerably darker than the populations of the Rhine valley in south-western Germany, nearer geographically. One-year-old males are much lighter coloured than individuals aged from 2 to 4 years old. The data is compared with that of other European populations. (Translation: M. Bowman)

Bibliographie

- DROST, R. (1936): Über das Brutkleid männlicher Trauerfliegenfänger, *Muscicapa hypoleuca*. *Vogelzug* 6: 179-186.
- EGGENBERGER, H. (1964): Über die Farbtype der männlichen Trauerschnäpper, *Ficedula hypoleuca*, in der Ostschweiz. *Ornithol. Beob.* 61: 95-99.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. & K. M. BAUER (1993): *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*, Bd 13/1: *Muscicapidae-Paridae*. AULA-Verlag, Wiesbaden.
- HARTERT, E. (1910): *Die Vögel der paläarktischen Fauna*. Vol. 1. Friedländer, Berlin.
- LÖHRL, H. (1965): Zwei regional und ökologisch getrennte Formen des Trauerschnäppers (*Ficedula hypoleuca*) in Südwestdeutschland. *Bonn. Zool. Beitr.* 16: 268-283.
- LUNDBERG, A. & R.V. ALATALO (1992): *The Pied Flycatcher*. T. & A.D. Poyser. Londres.
- POTTI, J. & S. MONTALVO (1991): Male colour variation in Spanish Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *Ibis* 133: 293-299.
- RAVUSSIN, P.-A. & C. NEET (1995): Facteurs affectant la ponte d'une population de Gobemouche noir (*Ficedula hypoleuca*) dans l'ouest de la Suisse. *Nos Oiseaux* 43: 163-178.
- RØSKAFT, E., T. JÄRVI, N. E. I. NYHOLM, M. VIROLAINEN, W. WINKEL & H. ZANG (1986): Geographic variation in secondary sexual plumage colour characteristics of the male Pied Flycatcher. *Ornis Scandinavica* 17: 293-298.
- STERNBERG, H. (1964): Untersuchungen über die Farbtypenzugehörigkeit der männlichen Trauerschnäpper, *Ficedula hypoleuca*, im schweizerischen Mittelland. *Ornithol. Beob.* 61: 90-94.
- VON HAARTMANN, L. (1985): The biological significance of the nuptial plumage of the male Pied Flycatcher. *Acta XVIII Congressus Internationalis Ornithologicus, Moscow 1982*: 34-60.

Pierre-Alain RAVUSSIN, CH-1446 Baulmes
ravussinpa@bluewin.ch