



Nos Oiseaux 48: 235-246 – 2001

Observations et remarques sur la biologie de la Chouette de Tengmalm *Aegolius funereus* dans le massif du Jura suite à l'invasion du printemps 2000

Pierre-Alain RAVUSSIN, Daniel TROLLET, Daniel BÉGUIN,
Laurent WILLENEGGER & Guy MATALON

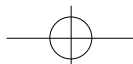
*A Emile Sermet,
qui par son engagement et son enthousiasme
a su nous transmettre sa passion pour l'ornithologie*

La saison de reproduction 2000 a été remarquable pour la Chouette de Tengmalm *Aegolius funereus* dans l'ensemble du massif du Jura suisse. Les couples nicheurs ont été abondants, la grandeur de ponte et le succès d'élevage parmi les plus élevés observés depuis 15 ans. La plupart des femelles nicheuses étaient âgées d'un an, alors que la reproduction avait été mauvaise dans le Jura l'année précédente. De plus, des reprises d'oiseaux bagués confirment l'existence d'un afflux massif d'oiseaux nés au centre et au nord de l'Allemagne. L'analyse du régime alimentaire montre que, les conditions trophiques variant considérablement d'une année à l'autre, l'abondance des Mulots sylvestre *Apodemus sylvaticus* et à collier *A. flavicollis*, qui dépend de celles des fainées, étant primordiale pour celle de la Chouette de Tengmalm dans le Jura. Ces observations mettent en évidence des déplacements rapides et sur de longues distances de proportions importantes des populations de Chouettes de Tengmalm, au gré des fluctuations des proies. Ces déplacements ont pris en 2000 l'allure d'une véritable invasion. Contrairement à ce qui prévaut en Scandinavie, les forêts occupées par la Chouette de Tengmalm en Europe centrale présentent des aspects variés, ont été très souvent morcelées ou reconverties et abritent donc des communautés de proies plus diversifiées et dont les modalités des fluctuations sont très variables.

Introduction

La Chouette de Tengmalm est considérée habituellement comme un oiseau d'origine sibérienne, présente dans ses bastions ouest-européens comme une relique de l'extension postglaciaire de la taïga (Vocou 1960). Historiquement, on admettait qu'elle était sédentaire dans toute l'Europe, mais les ouvrages de synthèse modernes distinguent son statut en Scandinavie et en Europe centrale. Dans le nord de l'Europe, on la décrit comme essentiellement sédentaire pour ce qui concerne les mâles, alors que les femelles et les jeunes présentent un nomadisme marqué avec des invasions certaines années. En Europe cen-

trale, elle serait sédentaire avec des dispersions limitées (SNOW & PERRINS 1998). Les caractéristiques de ce statut sont essentiellement inspirées du travail de Korpimäki (1986), qui a comparé le degré de fidélité au site de nidification, durant 4 saisons de reproduction successives dans six populations de Scandinavie et d'Allemagne subissant *grosso modo* la même pression de contrôle en ce qui concerne la capture des adultes. L'analyse de la relation entre les fluctuations et la nourriture montre que les populations de Chouettes de Tengmalm qui manifestent d'importantes variations cycliques des effectifs nicheurs se nourrissent exclusivement de campagnols des genres *Microtus* et *Clethrionomys*, alors



qu'une plus grande stabilité règne dans les populations où les proies de substitution comme les musaraignes du genre *Sorex*, les mulots *Apodemus* sp. ainsi que les oiseaux interviennent dans le régime alimentaire.

Depuis le début des années quatre-vingts, nous suivons l'espèce en détail dans la partie septentrionale du Jura vaudois. Un premier travail (RAVUSSIN *et al.* 1993) avait permis de mettre en évidence des fluctuations marquées de l'effectif des populations de cette région. Le baguage des jeunes et la capture des femelles au nid montraient d'une part un très faible taux de contrôle et, d'autre part, des reprises à des distances remarquables, aussi bien pour des jeunes que pour des femelles nicheuses. De nouvelles données sont depuis lors venues confirmer ce caractère nomade des Chouettes de Tengmalm du Jura et de l'Europe centrale. Ce travail a pour but de préciser, à la lumière d'une quinzaine d'années de suivi, mais surtout à la suite d'une saison 2000 en tout point remarquable, le statut de cette espèce dans le massif du Jura.

Secteur d'étude

La région prospectée a déjà fait l'objet de descriptions détaillées (RAVUSSIN 1991; RAVUSSIN *et al.* 1993). Rappelons simplement que la surface est d'environ 150 km², dont un tiers sur territoire français dans le département du Doubs (F25), le reste en Suisse, dans le nord du canton de Vaud près de Sainte-Croix (46°49'N; 6°28'E). Le nombre d'arbres à cavités et de nichoirs contrôlés est plus ou moins stable depuis 1988. Le secteur d'étude est limité à l'ouest par le vallon de la Jougenaz et par la dépression naturelle de Vallorbe VD à Pontarlier F25, au sud par la ligne de niveau 800 mètres de l'adret jurassien, à l'est et au nord par la frontière des cantons de Vaud et de Neuchâtel, prolongée jusqu'au hameau français de La Gauffre F25. Les forêts mixtes, ou à peuplement pur de conifères, ainsi que les prairies permanentes, couvrent l'essentiel de la surface. L'altitude est comprise entre 800 et 1600 m. Une centaine de cavités et de 70 à 120 nichoirs susceptibles d'accueillir la Chouette de Tengmalm sont contrôlés annuellement en saison de nidification.

Matériel et méthodes

Le repérage des mâles chanteurs est effectué de nuit en début de saison. La présence de nids de Chouettes de Tengmalm dans les cavités de Pic noir *Dryocopus martius* est déterminée par la réaction caractéristique de la femelle lorsque l'on gratte le tronc. Elle est réalisée en mars-avril sur l'ensemble des arbres à cavités susceptibles d'abriter des nids. L'intérieur des nichoirs est inspecté au minimum une fois par saison entre la mi-avril et la mi-mai. Les femelles au nid sont capturées à l'aide d'une filochette, puis marquées ou contrôlées. Leur âge est déterminé d'après le mode de renouvellement des rémiges primaires qui permet au minimum de distinguer trois classes d'âge différentes (1 an, 2 ans, 3 ans et plus). On mesure la longueur de l'aile pliée, celle de la troisième rémige primaire, ainsi que le poids. Nous notons le contenu du nichoir (nombre d'œufs, de jeunes et de proies avec détermination de celles-ci). Les jeunes sont bagués lorsqu'ils sont âgés de 20 à 25 jours environ et, depuis 1989, à certaines occasions, nous tentons la capture des mâles en nichoirs dès que les jeunes sont seuls au nid. La réussite de la nidification est déterminée dans les nichoirs uniquement, par l'inspection du nid après le départ des jeunes. Le contenu du nichoir est alors prélevé, séché et trié afin d'en extraire la plupart des os et autres indices de présence provenant des proies. La détermination précise des proies, essentiellement sur la base de l'examen des crânes et des mâchoires, est ensuite réalisée à la loupe binoculaire.

Résultats

Effectifs nicheurs en 2000 en comparaison avec ceux des années précédentes

Contrastant totalement avec les trois années précédentes, l'année 2000 s'est révélée exceptionnelle, tant par le nombre de couples nicheurs que par la grandeur de ponte ou la réussite de la nidification. La fructification exceptionnelle des Hêtres *Fagus sylvatica* en 1999, suivie d'un hiver relativement

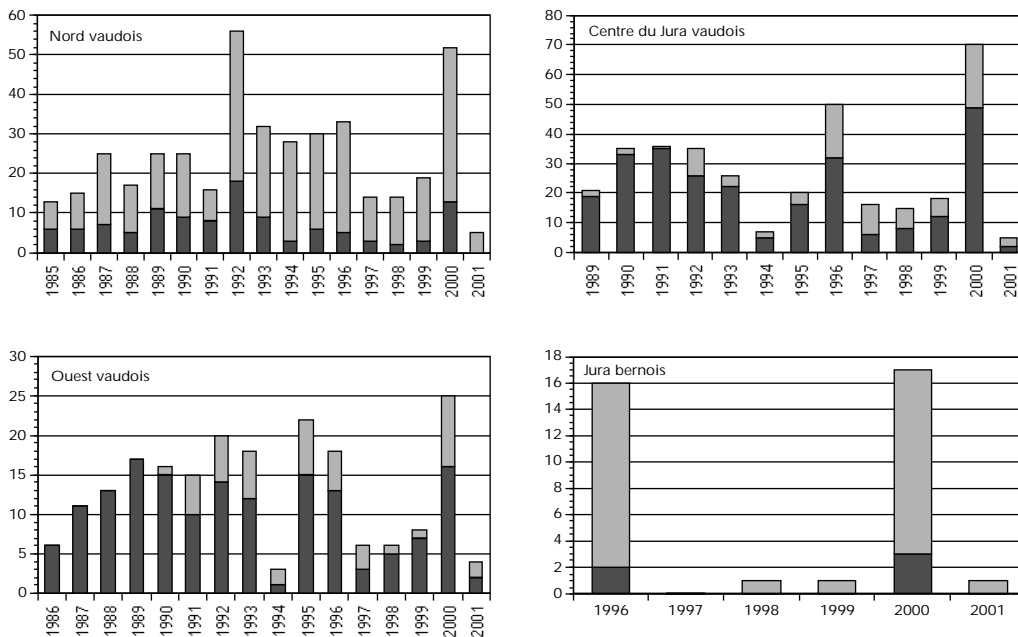


Fig. 1 – Comparaison des fluctuations des effectifs nicheurs de quatre secteurs suivis dans la chaîne du Jura suisse. En gris sombre: nids établis en cavités naturelles; en gris clair: nids établis en nichoirs. Nord vaudois: présente étude; Ouest vaudois: données de P. Henrioux, J.-D. Henrioux et P. Walder; centre du Jura vaudois: données de V. Chabloz, P. Patthey et I. Kunzle; Jura bernois: données de A. Gerber et A. Bassin.

clément, est sans doute à l'origine d'une reproduction hivernale des deux espèces de mulots *Apodemus sylvaticus* et *A. flavicollis* et des campagnols (*Clethrionomys*, *Microtus* et *Pytimys*). Une densité très élevée de ces proies, accessibles à la Chouette de Tengmalm très tôt dans la saison, a ainsi conduit à une saison d'exception. La nidification fut très précoce (date moyenne de ponte du premier œuf le 18 mars, la plus précoce obtenue depuis le début du suivi) et, étonnamment, s'acheva tout aussi brusquement au mois de juin. Cela contraste avec les précédentes années d'abondance qui se caractérisaient toujours par de nombreuses nidifications tardives, avec parfois des jeunes au nid jusqu'en septembre. Cette absence de pontes tardives en 2000 est d'ailleurs en partie responsable de cette date moyenne de ponte si précoce.

Le nombre de total de nids découverts fut de 52, dont 13 en cavités de Pic noir et 39 en nichoirs. Ce total est légèrement inférieur à celui que nous avons obtenu en 1992, mais

il convient de souligner que l'ouragan «Lothar» des 26 et 27 décembre 1999 a causé la perte d'une part non négligeable des sites de nidification. Dans certaines zones, des sites occupés régulièrement, comprenant plusieurs arbres à cavités, ont totalement disparu. D'autres ont vu leur nombre d'arbres à cavités se réduire de manière importante. Sur les 33 îlots de vieille futaie que nous contrôlons et qui comptent des arbres à cavités de Pic noir, 3 (9%) ont été totalement détruits. Si l'on prend en compte le nombre total d'arbres à cavités disponibles et connus sur notre secteur d'étude, on a passé de 85 à 74, soit une perte de 13%. De nombreux arbres porteurs de nichoirs se sont couchés, occasionnant généralement des dégâts rendant le nichoir inutilisable. Ce fut le cas de 8 nichoirs sur les 45 (17,8%) d'un secteur et de 2 sur 34 (5,9%) dans l'autre secteur. Bien que le nombre total de nids soit légèrement inférieur à ce qu'il était en 1992, l'occupation des sites de nidification a été plus intense et s'est

Tabl. 1 – Données comparatives des principaux paramètres annuels de la nidification de la Chouette de Tengmalm *Aegolius funereus* pour le Jura nord-vaudois entre 1985 et 2001. Les chiffres n'étant basé que sur une seule donnée ont été placés entre crochets.

Année	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001
Cavités contrôlées	~80	~80	~90	~100	~110	~110	~120	~120	~130	~130	~130	~130	~130	94	85	74	70
Cavités occupées	6	6	7	5	11	9	8	18	9	3	6	5	3	2	3	13	0
Nichoires contrôlées	72	81	81	100	100	110	113	114	114	114	116	111	114	109	94	71	68
Nichoires occupées	7	9	18	12	14	18	8	39	23	25	24	27	11	11	16	39	5
Total nids	13	15	25	17	25	27	16	57	32	28	30	32	14	13	19	52	5
Pour cent de nids réussis	53,8	53,3	48	58,8	32	63	75	61,4	89,3	25	57,7	84,4	14,3	69,2	57,9	92,3	20
Date de ponte	5,4	21,4	17,4	9,4	7,4	28,3	19,3	6,4	24,3	3,5	15,4	1,4	19,4	15,4	25,4	18,3	[4,5]
Grandeur de ponte	4	4,44	5,23	5,46	3,67	5,53	4,82	5,52	5,65	3,30	4,43	6,19	3,00	4	4,88	6,58	3,25
Nbre juv./nid réussi	1,9	2	4,08	3,4	2	4,47	3,83	3,94	4,64	2,29	1,93	5,15	1,50	2,33	2,64	6,02	[2]
Nbre juv./nid tenté	1	1,23	2	2,11	0,67	2,91	2,86	2,41	4,21	0,57	1,12	4,21	0,21	1,62	1,53	5,53	[0,4]

Tabl. 2 – Données comparatives de capture et contrôle des adultes de Chouettes de Tengmalm *Aegolius funereus* pour le Nord vaudois entre 1985 et 2001, f. = femelles, m. = mâles.

Année	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001
Nbre de nids	13	15	25	17	25	27	16	57	32	28	30	32	14	13	19	52	5
Nbre de f. capturées	1	7	17	12	10	15	10	36	19	13	17	26	9	9	10	44	1
Taux capt. (%)	7,7	46,7	68,0	70,6	40,0	55,6	62,5	63,2	59,4	46,4	56,7	81,3	64,3	69,2	52,6	84,6	20,0
Nbre de contrôles	0	0	1	1	1	5	2	10	4	6	5	11	3	6	0	4	0
Marquées (%)	0,0	0,0	5,9	8,3	10,0	33,3	20,0	27,8	21,1	46,2	29,4	42,3	33,3	66,7	0,0	9,1	0,0
Nbre de m. capturés	0	0	0	0	1	1	2	11	2	5	1	3	0	0	0	0	0
Taux capt. (%)	0,0	0,0	0,0	0,0	4,0	3,7	12,5	19,3	6,3	17,9	3,33	9,38	0	0	0	0	0
Nbre de contrôles	0	0	0	0	0	1	1	2	2	3	1	2	0	0	0	0	0
Marqués (%)	0	0	0	0	0	[100]	[50]	18,2	[100]	60	[100]	66,67	0	0	0	0	0



manifestée sur une période beaucoup plus courte qu'en 1992. Des concentrations remarquables des nicheurs en certains endroits ont à nouveau été observées: par exemple trois cavités occupées simultanément sur une distance de 80 m. Un cas extrême et exceptionnel a été découvert dans un autre secteur du Jura vaudois par V. Chabloz, P. Patthey et I. Kunzlé (2001), où trois nids ont été menés simultanément dans le même arbre.

Les grandeurs de ponte furent très élevées. La moyenne atteint 6,58 œufs par ponte alors que nous avons jusque-là des moyennes annuelles comprises entre 3,00 et 6,19. Une ponte normale de 10 œufs a même été déposée dans un nichoir.

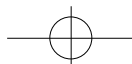
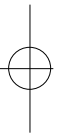
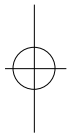
Enfin, le succès de reproduction a été remarquable, aboutissant à une moyenne de 6,02 jeunes par nid réussi (alors que le maximum obtenu jusque-là était de 5,15) et de 5,53 par nid tenté (maximum précédent 4,21). Ces deux paramètres traduisent bien le caractère particulier de la saison 2000 où la très grande majorité des nids et des jeunes ont été menés avec succès. Le tableau 1 permet de comparer ces principaux paramètres annuels de nidification entre 1985 et 2001.

L'observation des fluctuations de l'effectif nicheur sur différents secteurs régulièrement contrôlés depuis quelques années est présenté dans la figure 1. Dans le Nord vaudois, le nombre de nids est suivi depuis 1985. La plupart des arbres à cavités et des secteurs favorables, ainsi que le nombre de nichoirs contrôlés est plus ou moins stable depuis 1988. Si le nombre de nichoirs a connu une baisse ces dernières années, c'est essentiellement dû à la suppression de certains d'entre eux installés dans des sites peu favorables et dont le taux d'occupation était très faible. Deux années d'abondance remarquable ressortent du lot: 1992 et 2000. L'effectif s'est maintenu constant et relativement élevé entre 1993 et 1996. Entre 1986 et 1991, les fluctuations ont été relativement peu marquées, le nombre de couples nicheurs oscillant entre 15 et 27. Cet effectif, à lui seul, n'est pas un paramètre suffisant pour définir la «qualité»

P.-A. Ravussin

Six jeunes en nichoir, quelques jours avant leur envol. Baulmes VD, mai 2000.

de la saison. Il est nécessaire de prendre en compte également la grandeur de ponte ou le succès d'élevage. Dans ce secteur, 25 nids étaient comptés en 1989 et 27 en 1990, nombres très similaires, mais la grandeur de ponte moyenne n'était que de 3,67 en 1989 alors qu'elle atteignait 5,53 en 1990 et il n'y avait que 2 jeunes par nid réussi en 1989 alors que ce nombre passait à 4,47 en 1990. PATTHEY, CHABLOZ & KUNZLÉ (2001) ont observé dans leur secteur compris entre Val-lorbe VD et le col du Marchairuz VD, une fluctuation cyclique régulière entre 1989 et 2001, avec des pics de population en 1990, 1993, 1996 et 2000. Cette observation ne se reflète qu'en partie dans nos résultats. Nous avons incontestablement des pics d'abondance en 1992, 1996 et 2000 mais l'année 1993, avec un nombre de couples bien inférieur à ce qu'il était en 1992 (32 contre 57), a pourtant été plus précoce avec une grandeur de ponte moyenne et un succès d'élevage bien supérieurs à ce qu'ils étaient en 1992. De plus, si l'on compare les quatre saisons 1990 à 1993, elles ont globalement des nombres de couples nicheurs élevés et c'est l'année du maximum d'abondance qui fournit la date de ponte la plus tardive. Les secondes pontes qui peuvent alors être importantes influent de manière marquée dans ce phénomène. Ainsi, dans notre secteur, elles furent trouvées en nombre important en 1992 et 1996, alors qu'elles faisaient



totalemment défaut en 2000. Dans le Nord vaudois, le nombre de couples a oscillé globalement entre 15 et 60 entre 1986 et 2000, la variation atteignant donc environ un facteur 4. Mais au printemps 2001, nous n'y avons trouvé que 5 nids occupés (dont 4 pontes abandonnées). Au centre du Jura vaudois, le nombre de nids est compris entre 7 et 70 entre 1989 et 2000, soit un facteur 10, mais on n'en comptait plus que 5, en 2001. Dans la partie sud-ouest du Jura vaudois, le nombre de couples fluctue entre 3 et 25. Relevons que, contrairement au secteur nord, ces deux secteurs présentent une proportion relativement faible de nids établis en nichoirs. Enfin, dans le Jura bernois, le nombre de nids peut être nul ou égal à 1 certaines années alors qu'il atteint 16 et 17 respectivement en 1996 et 2000, dans un secteur où la plupart des nids sont établis en nichoirs (fig. 1). Les fluctuations s'expriment donc à plus ou moins large échelle et aboutissent à des années d'abondance qui généralement concordent, ceci en relation avec l'abondance des proies. En revanche, l'amplitude des fluctuations varie d'une région à l'autre, la présence des nichoirs pouvant accentuer cette amplitude de manière importante, comme nous l'avons déjà relevé précédemment (RAVUSSIN *et al.* 2001). L'année 2000 a tout de même connu un record d'occupation et de réussite et elle a précédé une absence quasi générale de l'espèce dans tout le massif du Jura au printemps 2001.

Régime alimentaire

Lors de l'élevage des jeunes chez la Chouette de Tengmalm, le nid est maintenu très propre tant que la femelle est présente. Seules les proies en réserve et quelques rares pelotes sont observées lors des contrôles. Dès le départ de la femelle, la situation change radicalement et les pelotes et déjections des jeunes s'accumulent dans le fond du nichoir. Ces fonds de nichoirs sont systématiquement prélevés après

l'envol définitif des jeunes et, une fois séchés et triés, les restes des proies qui s'y trouvent peuvent être déterminés. Cela représente à peu près la nourriture consommée par les jeunes durant les 10 à 15 jours précédant leur émancipation. Cent soixante-cinq fonds de nichoirs provenant de nids de 1982 à 2000 et totalisant près de 11 300 proies identifiées ont été analysés. Les résultats détaillés de ces investigations feront l'objet d'analyses ultérieures et nous nous contenterons ici d'en relever deux informations :

1° Le nombre annuel moyen de proies identifiées dans les fonds de nichoirs varie de 42,6 à 112,5 (si l'on excepte la valeur de 1997, basée sur l'examen d'un seul nid qui comptait 29 proies), ce qui n'est pas étonnant si l'on considère qu'un couple de Chouettes de Tengmalm peut élever entre 1 et 8 jeunes. Il existe d'ailleurs une corrélation assez nette entre le nombre annuel moyen de proies par nid et le succès de reproduction donné par le nombre moyen de jeunes par nid réussi (corrélation de Pearson: $r = 0,66$; $p = 0,012$; fig. 2). Les écarts par rapport à la tendance globale s'expliquent assez facilement, entre autres par la grande différence de «valeur nutritive» existant entre les proies. Une Musaraigne carrelet *Sorex araneus*, proie dominante les années à faible production de jeunes, ne pèse que 7-13 g, alors que les Mulots ont une masse comprise entre 15 et 30 g pour le sylvestre *Apodemus sylvaticus*

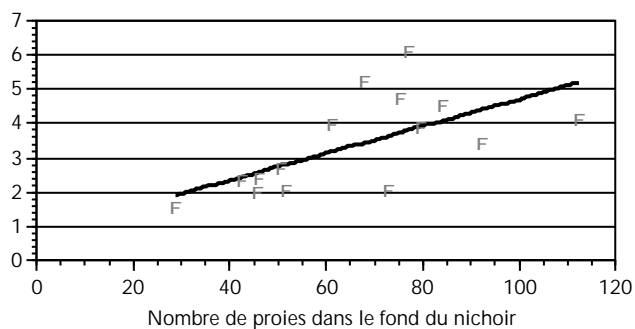


Fig. 2 – Relation entre le nombre de proies présentes annuellement dans les fonds de nichoir et le succès de reproduction annuel (nombre moyen de jeunes par nid réussi) dans le Nord vaudois en 1986-2000 ($F_{1,13} = 24,79$; $p < 0,001$).

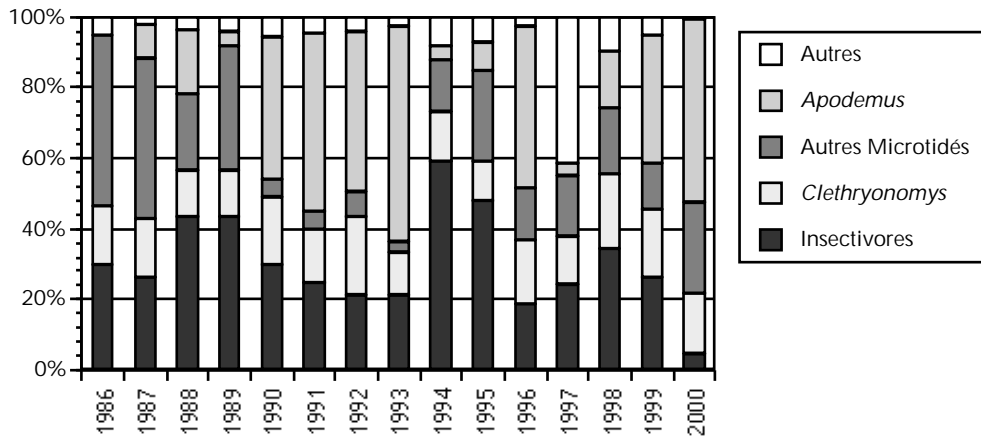


Fig. 3 – Comparaison des proportions de proies trouvées dans les fonds de niochirs de Chouettes de Tengmalm *Aegolius funereus* du Nord vaudois entre 1986 et 2000 (N = 10290 proies identifiées).

et même 30-50 g pour le Mulot à collier *A. flavicollis* (HAUSSER 1995).

2° La comparaison des proportions relatives des différentes proies permet de relever des différences marquées d'une année à l'autre (fig. 3). Afin de simplifier la comparaison, les différentes proies identifiées ont été regroupées en 5 catégories. Il s'agit tout d'abord des Insectivores, représentant les musaraignes, classe surtout dominée par la Musaraigne carrelet. Le deuxième groupe correspond au Campagnol roussâtre *Clethrionomys glareolus*, espèce abondante et qu'on distinguera ici des autres campagnols (autres Microtidés)

essentiellement représentés par les Campagnols agreste *Microtus agrestis* et des champs *M. arvalis*, ainsi que par le Campagnol souterrain *Pytimys subterraneus* et le Campagnol terrestre *Arvicola terrestris*, toutes espèces intervenant en quantité moindre que le Campagnol roussâtre et avec des fluctuations annuelles relativement importantes. Les deux espèces de Mulots *Apodemus sylvaticus* et *A. flavicollis* constituent la quatrième catégorie, le reste regroupant des espèces très variées, n'intervenant généralement qu'en faible nombre (Muscardin *Muscardinus avellarius* et oiseaux par exemple). L'observation de la fig. 3 montre les grandes variations existant d'une année à l'autre dans les proportions relatives des différents groupes de proies. La proportion des Mulots en particulier varie de manière remarquable et explique à elle seule en grande partie les fluctuations du nombre de couples nicheurs de Chouettes de Tengmalm et le succès de la saison de reproduction. Les Mulots apparaissent donc comme les proies les plus importantes dans ce régime alimentaire et leur

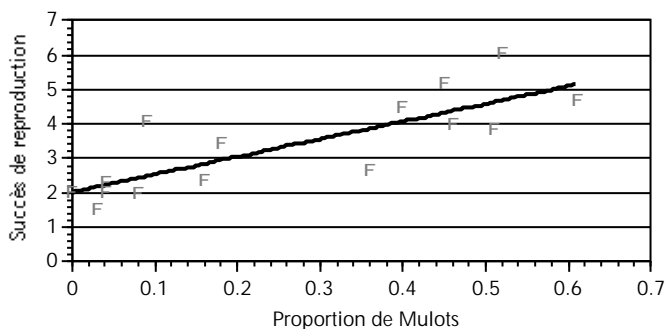


Fig. 4 – Relation entre la proportion annuelle de Mulots *Apodemus* sp. dans les fonds de niochirs et le succès de reproduction (nombre moyen de jeunes élevés par nid réussi) entre 1986 et 2000 dans le Nord vaudois. ($F_{1,13} = 10,20$; $p = 0,007$).

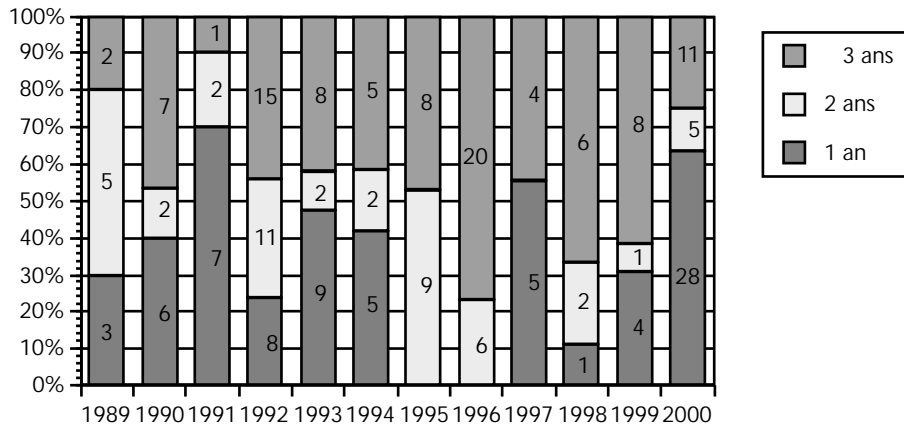


Fig. 5 – Classes d'âge des Chouettes de Tengmalm *Aegolius funereus* femelles nicheuses du Nord vaudois entre 1989 et 2000 (N = 218).

abondance est parfaitement corrélée avec le succès de reproduction, comme le montre la fig. 4 (corrélation de Pearson; $r_p = 0,81$; $p < 0,001$). On notera en particulier que l'abondance des Mulots n'a que faiblement varié entre 1990 et 1994, alors que depuis lors, il semble se manifester un brusque effondrement de leurs populations après des années d'abondance (de 1994 à 1995 et de 1996 à 1997) permettant d'aboutir à un nouveau maximum en trois ou quatre ans. Les Campagnols rous-sâtres ne présentent que de faibles variations annuelles, alors que les autres Microtidés fluctuent de manière nettement plus marquée. C'est essentiellement à eux que l'on doit la bonne réussite de l'année 1987. Enfin, les musaraignes n'abondent que lorsque les rongeurs font défaut et cela correspond aux mauvaises années (1989, 1994 ou 1995). On peut donc supposer qu'elles représentent des proies de substitution, moins profitables, les années où les mulots et les campagnols sont rares. La situation extrême étant celle de 1997 où la plupart des rares nids tentés ont échoué et où dominent les oiseaux dans le seul échantillon analysé, réduit comme on l'a vu à seulement 29 proies identifiées.

Reprises d'oiseaux bagués et classes d'âge des femelles nicheuses

Au printemps 2000, 44 femelles ont été capturées. Quatre d'entre elles étaient déjà baguées: l'une est restée fidèle à son nichoir pourtant situé en bordure d'une zone de plusieurs hectares ravagée par l'ouragan «Lothar». Une autre avait été baguée au stade de poussin en 1996. Elle a été contrôlée à 636 m à l'est de son lieu de naissance. Une troisième femelle, celle du nid le plus tardif de notre secteur, en était à sa deuxième nichée annuelle après une première à Vaulion VD où elle fut baguée par Y. Menétréy. Enfin la quatrième, fut contrôlée 948 m plus à l'est par rapport à son lieu de baguage l'année précédente. Ces reprises confirment le caractère plus ou moins sédentaire d'une partie de la population et ne rendent absolument pas compte du phénomène d'invasion qui s'est produit durant l'automne 1999 ou l'hiver 1999-2000 et qui est à l'origine de cette saison exceptionnelle. En effet, l'analyse précise des classes d'âge des femelles nicheuses capturées dans notre secteur, ainsi que certaines reprises obtenues dans d'autres secteurs du Jura suisse, permettent pour la première fois de mettre clairement en évidence dans le Jura une invasion de chouettes pro-



venant du centre et du nord de l'Allemagne, à l'origine de cette densité remarquable. Les contrôles réalisés ces dernières années nous avaient déjà fait mentionner à maintes reprises que ce phénomène de nomadisme connu en Scandinavie, se manifestait sans doute aussi pour les populations du massif du Jura. Il n'avait toutefois jamais pu être mis en évidence de manière aussi claire. C'est incontestablement l'engouement récent pour cette espèce, aboutissant à des études menées par de nombreuses équipes distribuées dans tout l'arc jurassien, de même que la mise en pratique de techniques de contrôle et de captures des adultes, qui ont permis ces découvertes. Les données générales de capture et de contrôle des adultes pour les années 1985 à 2000 figurent dans le tableau 2.

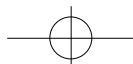
Au printemps 2000, la proportion très élevée de femelles nicheuses d'un an, reconnaissables à leurs rémiges primaires toutes identiques, c'est-à-dire sans limite de mue visible, nous a d'autant plus étonnés que la reproduction avait été mauvaise l'année précédente. La figure 5 présente la comparaison des trois classes d'âge (1 an, 2 ans, 3 ans et plus) par année, ceci depuis que l'âge est déterminé lors de la capture des femelles. La singularité de l'année 2000 saute aux yeux. La proportion de femelles âgées d'un an dépasse 60%. Ce fait n'avait été observé qu'en 1991, mais là, le nombre de femelles capturées n'atteignait que 10. La comparaison des valeurs obtenues en 1992 et 1996, les deux dernières excellentes années, avec celles de 2000 montre clairement que le phénomène observé ce printemps-là est particulier. La majeure partie des nicheurs du printemps 2000 provenait à l'évidence d'ailleurs alors que ce n'était pas le cas, ou tout au moins pas dans de telles proportions, en 1996, ni en 1992. Les reprises d'oiseaux bagués effectuées au sud-ouest de notre secteur d'étude par PATTHEY, CHABLOZ & KUNZLE (2001) et celles obtenues par GERBER & BASSIN (2001) dans le Jura bernois devaient révéler leur provenance. Cinq oiseaux (4 femelles et un mâle) ont été retrouvés porteurs de bagues Helgoland ou Hindensee (Allemagne). L'analyse précise des données de baguage montre

que ces oiseaux proviennent de secteurs situés entre 361 et 787 km de leur lieu de reprise. Cela confirme le nomadisme marqué de l'espèce même en Europe centrale. Le séjour de ces oiseaux dans nos régions a sans doute été de courte durée, puisque au printemps 2001, il n'y a eu qu'un nombre infime de couples nicheurs dans l'arc jurassien et que deux reprises d'oiseaux bagués dans le Jura vaudois au printemps 2000 ont été constatées en Allemagne en 2001.

Discussion

Une année d'invasion de la Chouette de Tengmalm dans le Harz en 1984 a déjà fait l'objet d'une analyse très fouillée par SCHWERDTFEGER (1993). Comme la région étudiée se situe au centre de l'Allemagne, c'est l'occasion d'en comparer le déroulement et les modalités avec ce que nous observons ici. La surface étudiée dans le Harz est d'environ 170 km² et le nombre de nids fluctue d'un facteur 4 entre les bonnes et les mauvaises années. Le nombre de jeunes produits lors de l'année d'invasion est très élevé et l'augmentation marquée de la population nicheuse est largement due à l'immigration de subadultes, s'ajoutant aux oiseaux nicheurs de l'année précédente. Enfin, cette invasion était liée à une augmentation massive de microtidés qui, lors du déclin brutal de la population, devait entraîner une émigration massive des jeunes Chouettes de Tengmalm. Les similitudes avec la situation vécue dans le Jura suisse en 2000 sont frappantes.

Le contrôle dans la chaîne du Jura de 5 Chouettes de Tengmalm baguées en Allemagne permet de prouver des déplacements beaucoup plus importants que ce que l'on imaginait jusque là, mais aussi d'en appréhender les causes et les modalités. Parmi les 5 oiseaux capturés, 4 étaient nés en 1999, alors que le cinquième avait été bagué adulte. La similitude des provenances vers une même destination est remarquable, comme le montrent les reprises du Jura bernois (GERBER & BASSIN 2001). Ces auteurs mentionnent que la saison de reproduction 1999 avait été excellente dans la province de Darmstadt D et avait conduit à des nidifica-



L. Willenegger

Chouette de Tengmalm *Aegolius funereus*. Vallorbe VD, juin 2000.

tions en nombre, aboutissant à un effectif très élevé de jeunes envolés. Les Chouettes de Tengmalm peuvent donc se disperser de manière remarquable après une bonne saison de reproduction. Cette dispersion affecte bien sûr essentiellement les jeunes dont l'effectif est bien supérieur à celui des adultes après une telle saison, mais aussi des adultes; des femelles, comme le montrent les reprises de PATTHEY, CHABLOZ & KUNZLÉ (2001) et également des mâles, comme l'a montré le contrôle en Bourgogne par J.-L. Dessolin, d'un mâle bagué nicheur dans le Nord vaudois en 1992, autre année d'abondance. Les reprises de mâles sont évidemment beaucoup plus rares, étant donné la difficulté et donc le faible nombre de captures de mâles nicheurs.

Avec plus de 60% de femelles nicheuses d'un an et plus de 90% de femelles non baguées, alors que le baguage des jeunes et des femelles est pratiqué de manière systé-

matique depuis de nombreuses années, on doit admettre que la part d'oiseaux allogènes ayant niché au printemps 2000 dans le massif du Jura dépasse de loin la part de la population restée sédentaire. Cette stratégie de déplacements s'explique relativement aisément. A la fin du pic d'abondance des micromammifères, les ressources deviennent rares pour des chouettes en nombre pléthorique. Cela les entraîne dans des déplacements qui les mènent vers d'autres zones où les ressources sont suffisantes et où la densité de Chouettes de Tengmalm est faible. Un tel phénomène est connu en Scandinavie où la Chouette de Tengmalm occupe des forêts de conifères dans lesquelles elle se nourrit de campagnols (*Microtus* et *Clethrionomys*) qui fluctuent de manière régulière et plus ou moins

prévisible suivant un cycle de 3 ans (KORPIMÄKI 1992).

L'analyse détaillée des fluctuations d'effectifs ainsi que du régime alimentaire dans nos régions montrent que la variété de micromammifères entrant dans la nourriture de la Chouette de Tengmalm est importante. Si les Mulots sont largement responsables des abondances enregistrées entre 1990 et 1994 et en 1996 et 2000, ce n'était pas le cas avant, les microtidés intervenant de manière majoritaire et expliquant les « bonnes années » 1987 et 1988. L'adaptation de l'espèce à ces conditions changeantes d'offre alimentaire se réalise par des immigrations et des émigrations massives d'une grande partie des populations et ce, au gré des fluctuations d'effectifs des micromammifères. Ces populations de micromammifères fluctuent de manière marquée dans les milieux forestiers d'Europe centrale. Les conditions naturelles



ont contribué à y créer des forêts variées et très souvent morcelées dont certaines ont par la suite été reconverties, largement tributaires qu'elles étaient de l'exploitation forestière. Ce phénomène est à l'origine de la présence de communautés de proies variables, et fluctuant de manière plutôt imprévisible, situation à laquelle la Chouette de Tengmalm s'adapte à merveille, avec des émigrations et immigrations massives et sur de grandes distances et dans toutes les directions. Cette stratégie de reproduction, impliquant au gré des années et des situations trophiques la sédentarité ou le nomadisme, semble générale en Europe centrale. Elle est en tout point analogue à ce que SCHWERDTFEGER (1994) a constaté dans les montagnes du Harz en Allemagne.

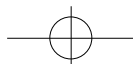
A la lumière de ces récentes observations, il semble peu raisonnable de considérer la Chouette de Tengmalm comme une relique de l'époque glaciaire dont les populations se maintiendraient dans quelques secteurs isolés. Des déplacements très importants, tant en Europe centrale qu'en Scandinavie, affectent une grande proportion de ses individus et de ses populations. Sa présence limitée aux milieux forestiers les plus froids en Europe centrale paraît plutôt être la conséquence de la concurrence avec la Chouette hulotte *Strix aluco*, espèce avec laquelle elle partage un attrait pour les vieilles futaies, un régime alimentaire très similaire et des besoins identiques en matière de sites de nidification.

Remerciements – Les contacts avec les autorités et le personnel forestiers sont toujours particulièrement précieux. Nous tenons à remercier en particulier MM. Pierre-François Raymond et Denis Horisberger, Inspecteurs des forêts, de même que M. Georges Herbez, Chef du Service des forêts, de la faune et de la nature du canton de Vaud, pour les autorisations fournies et le maintien des arbres à cavités, ainsi que M. Jean-François Veillet, pour sa collaboration. Nos remerciements s'adressent aussi à M. Cornelis Neet, Conservateur de la faune du canton de Vaud, pour le prêt de l'échelle forestière et la fourniture de matériel technique. Au printemps 2000, Marc Smykowski a collaboré à de nombreuses séances de contrôle et Fred Lavanchy a construit des nichoirs équipés de protection antimartre, d'une qualité remarquable. Le travail de terrain est réalisé depuis plus de quinze ans avec

de nombreuses aides bénévoles. Il nous est impossible de les mentionner ici, mais nous les remercions vivement de leur concours.

Zusammenfassung – Der Raufusskauz *Aegolius funereus* im Jura im Invasionsjahr 2000. Die Brut-saison 2000 war für den Raufusskauz im gesamten Schweizer Jura bemerkenswert. Die Zahl der Brutpaare, die Brutgrösse und der Bruterfolg waren höher als in den meisten Jahren unserer 15-jährigen Untersuchung. Trotz schlechtem Bruterfolg der Jurapopulation im Vorjahr war die Mehrzahl der brütenden Weibchen einjährig. Ringfunde bewiesen eine starke Immigration von Käuzen aus Mittel- und Norddeutschland. Nahrungsuntersuchungen zeigen, dass die Nahrungsbedingungen von Jahr zu Jahr beträchtlich variieren können. Die Häufigkeit der Wald- *Apodemus sylvaticus* und der Gelbhalsmaus *A. flavicollis*, welche ihrerseits von der Produktion an Bucheckern abhängt, ist für den Raufusskauzbestand im Jura entscheidend. Unsere Beobachtungen zeigen, dass grosse Teile einer Raufusskauzpopulation in Abhängigkeit von Schwankungen der Beutepopulationen kurzfristige Verschiebungen über beträchtliche Distanzen machen können. Diese Verschiebungen hatten im Jahre 2000 veritablen Invasionscharakter. Im Gegensatz zu Skandinavien sind die in Mittel- und Westeuropa vom Raufusskauz besiedelten Wälder abwechslungsreicher, häufig kleinräumig aufgesplittert und von offenem Land durchzogen. Die Lebensgemeinschaften der Beutetierarten des Raufusskauzes sind deshalb diverser und die Art ihrer Bestandesschwankungen sehr variabel. (Übersetzung: M. Kéry)

Summary – The biology of Tengmalm's Owl *Aegolius funereus*; observations made following the spring 2000 invasion in the Jura Mountains. The 2000 breeding season of Tengmalm's Owl was exceptional throughout the Jura Mountains. The number of breeding pairs, the size of clutches, and the number of young leaving the nest were all amongst the highest seen during the last 15 years. The majority of females were one year old in spite of the fact that breeding success in the Jura had been poor the preceding year. Captures of ringed birds confirmed a major influx of birds from the centre and north of Germany. Analysis of the diet shows that trophic conditions vary considerably from year to year. The abundance of Wood Mice *Apodemus sylvaticus* and Yellow-necked Field Mice *A. flavicollis*, themselves dependent on the beech nut are a pre-requisite for the success of Tengmalm's Owl in the Jura. Our observations show that Tengmalm's Owl populations are able to make rapid long distance displacements in res-



ponse to variations in the available prey, conditions in 2000 lead to a major invasion of the species. Unlike the situation in Scandinavia, forests occupied by Tengmalm's Owl in Central Europe

are much more variable and often broken into small sections sheltering a more diversified prey leading to a wider variation in numbers. (Translation: M. Bowman)

Bibliographie

- CHABLOZ, V., P. PATTHEY & I. KUNZLÉ (2001): Trois nichées simultanées de Chouettes de Tengmalm *Aegolius funereus* dans le même arbre. *Nos Oiseaux* 48: 227-228.
- GERBER, A. & A. BASSIN (2001): Reprises jurassiennes de Chouettes de Tengmalm *Aegolius funereus* baguées en Allemagne. *Nos Oiseaux* 48: 233-234.
- HAUSSER, J. (1995): *Mammifères de la Suisse*. Birkhäuser Verlag, Basel.
- KORPIMÄKI, E. (1986): Gradients in population fluctuations of Tengmalm's Owl *Aegolius funereus* in Europe. *Oecologia* 69: 195-201.
- KORPIMÄKI, E. (1992): Fluctuating food abundance determines the lifetime reproductive success of male Tengmalm's Owl *Aegolius funereus*. *J. Anim. Ecol.* 61: 103-111.
- PATTHEY, P., V. CHABLOZ & I. KUNZLÉ (2001): Corrélations entre le nombre de jeunes élevés, la date de ponte et la fructification du Hêtre *Fagus sylvatica* chez la Chouette de Tengmalm *Aegolius funereus*. *Nos Oiseaux* 48: 229-231.
- RAVUSSIN, P.-A. (1991): Biologie de reproduction de la Chouette de Tengmalm, *Aegolius funereus*, dans le Jura vaudois (Suisse). In JUILLARD, M., P. BASSIN, H. BAUDVIN, J.-C. GÉNOT, P.-A. RAVUSSIN & C. REBETZ: *Rapaces Nocturnes*. Actes du 30^e Colloque interrégional d'ornithologie, Porrentruy, 2-4 novembre 1990. *Nos Oiseaux*, Prangins.
- RAVUSSIN, P.-A., D. TROLLIET, L. WILLENEGGER & D. BÉGUIN (1993): Observations sur les fluctuations d'une population de Chouettes de Tengmalm (*Aegolius funereus*) dans le Jura vaudois (Suisse). *Nos Oiseaux* 42: 127-142.
- RAVUSSIN, P.-A., D. TROLLIET, L. WILLENEGGER, D. BÉGUIN & G. MATALON (2001): Choix du site de nidification chez la Chouette de Tengmalm *Aegolius funereus*: influence des nichoirs. In *Actes du 39^e Colloque interrégional d'ornithologie, Yverdon-les-Bains*. *Nos Oiseaux*, suppl. 5.
- SCHWERDTFEGGER, O. (1993): Ein Invasionsjahr des Raufusskauzes (*Aegolius funereus*) im Harz – eine populationsökologische Analyse und ihre Konsequenzen für den Artenschutz. *Ökol. Vögel (Ecol. Birds)* 15: 121-136.
- SCHWERDTFEGGER, O. (1994): The Dispersion Dynamics of Tengmalm's Owl in Central Europe. In MEYBURG, B.-U. & R. D. C HANCELLOR Eds: *Raptor Conservation Today*. WWGBP, The Pica Press.
- SNOW, D. W. & C. M. PERRINS (1998): *The Birds of the Western Palearctic. Concise Edition. Vol. 1. Non-Passerines*. Oxford University Press, Oxford.
- VOOUS, K. H. (1960): Über die Herkunft der subalpinen Nadelwaldvögel Mitteleuropas. *Ornithol. Beob.* 57: 27-37.

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

Daniel TROLLIET, CH-1429 Giez

Daniel BÉGUIN, Les Revelins 32, CH-1422 Grandson

Laurent WILLENEGGER, Rte Marcelin 17, CH-1110 Morges

Guy MATALON, CH-1446 Baulmes

Manuscrit reçu le 4 mai 2001, accepté le 3 octobre 2001.