

## MIGRATION ET DÉPLACEMENTS DU MARTIN-PÊCHEUR *ALCEDO ATTHIS* EN EUROPE

*Roland Libois*



Jean-Marie Winants

**Résumé** – Des travaux, limités à quelques pays, ont été publiés sur les déplacements du Martin-pêcheur mais aucune synthèse n'a été réalisée à ce jour dans l'ensemble de l'Europe. La présente étude, effectuée sur la base de données Euring, concerne 5.991 oiseaux bagués et recapturés. Les données ont été triées selon le statut des individus (pulli, juvéniles et adultes) établi lors du baguage, par saison (automne et hiver, printemps et période de reproduction) et par grandes régions géographiques (voir méthodes).

Lors du premier automne, la moitié des pulli reste sédentaire. Les erratiques (entre 25 et 250 km) se dispersent dans toutes les directions de manière presque homogène. La tendance à migrer, importante en Suède, diminue en Europe du Nord, puis en Europe centrale et finalement en Europe du Nord-Ouest où seulement 5 % sont migrateurs. Les migrateurs se dirigent vers le SO. Les juvéniles sont moins mobiles (80 % environ) que les pulli. Les erratiques ont le même schéma de dispersion que les pulli et la tendance à migrer se remarque surtout en Europe du Nord tandis qu'elle est pratiquement nulle en Grande-Bretagne et dans les péninsules méditerranéennes.

Au printemps, les oiseaux sont déjà cantonnés pour la nidification mais certains migrent vers le N ou le NE, ou s'attardent parfois dans leurs quartiers d'hiver.

En période de reproduction, les ex-pulli ne reprennent qu'exceptionnellement leur terrier natal, alors que la plupart des juvéniles restent à l'endroit de leur première capture. Certains adultes changent parfois de canton, plutôt les femelles que les mâles qui sont plus philopatriques.

Pour les automnes subséquents, ex-juvéniles comme ex-pulli ont un patron de dispersion, distance et orientation, pratiquement identique à celui de leur premier automne. En Suède, les adultes sont migrateurs alors qu'ailleurs, ils se comportent comme les juvéniles mais sont encore plus sédentaires.

### Introduction

Différents ouvrages de synthèse montrent que le Martin-pêcheur *Alcedo atthis*, même en dehors de la période de reproduction, a un comportement séden-

taire ou erratique dans la plupart des pays d'Europe. Dans le bassin méditerranéen occidental, il est nettement sédentaire (CRAMP, 1985 ; WOODALL, 2001). Toutefois, certains individus migrent assez loin, et pas seulement ceux des pays où les cours d'eau gèlent en hiver, en Russie, en Asie centrale ou orientale (Sibérie, Chine du Nord, Corée, Hokkaido). En



Photo 1 – Martin-pêcheur / Common Kingfisher (Photo : René Dumoulin)

effet, ces oiseaux-là sont des migrateurs par nécessité. Des migrateurs européens ont été recapturés jusqu'en Libye ou dans le delta du Nil. D'autres ont été observés au nord des côtes de la Mer Rouge, sur le golfe persique voire jusqu'en Inde. En Extrême-Orient, certains oiseaux ont été vus en hivernage en Indonésie, dans les Philippines et dans la péninsule malaise (CRAMP 1985 ; FRY *et al.*, 1994 ; WOODALL, 2001). De nombreux exemplaires ont été observés par HELBIG (1987) en Malaisie, de la fin d'août jusqu'en avril, dans des milieux de plaine : mangroves, rizières, palmeraies avec réseau de canaux. Il en conclut qu'il s'agit d'oiseaux migrateurs car la nidification sur place est rare et concerne seulement les cours d'eau intérieurs (MEDWAY & WELLS, 1976).

BEZZEL (1980) a consulté les rapports publiés par les centres nationaux de bagueage ainsi que différents documents comme ROHDE (1961), SCHIFFERLI (1961), SPENCER (1963)... et aussi quelques analyses détaillées des reprises de bagues : HLADIK & KADLEC (1964) en Tchécoslovaquie (88), KRAMER (1966) en Camargue (382), MORGAN & GLUE (1977) en Grande-Bretagne

(211). Il a bien résumé la situation en Europe :

- la tendance à migrer diminue d'Est en Ouest et du Nord au Sud. En Europe occidentale, les oiseaux ne font guère de migrations ;
- les juvéniles et les femelles adultes se dispersent dans toutes les directions mais les migrateurs, essentiellement de l'Europe du Nord et de l'Est, ont un azimut SO ou SSO ;
- les mâles adultes restent sur place sauf s'ils sont contraints à partir à cause du gel prolongé des cours d'eau ou des inondations ;
- en Grande-Bretagne, les Martins-pêcheurs sont sédentaires ou erratiques (MORGAN & GLUE, 1977) ;
- la dispersion et la migration des jeunes commence déjà à la fin de l'été et culmine à la mi-septembre, lorsque certains sont déjà dans leurs quartiers d'hivernage.

Les oiseaux ibériques (MARTIN & PÉREZ, 1990 ; 146 données analysées) ne se déplacent guère au-delà de quelques kilomètres : 84 % sont repris à moins



de 30 km. Cependant, 7 individus ont migré. Par ailleurs, 26 sont des immigrants de France, Belgique, Allemagne et Europe centrale qui se sont déplacés vers le SO.

La synthèse que nous nous proposons de réaliser est d'englober toute l'Europe, de distinguer les classes d'âge (pulli, juvéniles et adultes) et les grandes régions. Nous réaliserons des analyses statistiques simples, outils qui manquent cruellement dans les contributions sus-mentionnées. Nous essaierons de répondre aux questions de savoir si les variations de distance et d'orientation de déplacement sont différentes en fonction de la classe d'âge et de la région où les animaux ont été bagués. Nous tenterons aussi de savoir si mâles et femelles se comportent de la même manière par rapport à la distance des déplacements et à leur orientation.

ring.org) le 3 mars 2009 et par l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique pour les données relatives à la Belgique, non encore acheminées vers Euring. Elles couvrent la période 1924-2008 et concernent un peu moins de 6.000 individus. Il est cependant possible que certaines, bagues récentes ou trop anciennes, n'aient pas encore été encodées par Euring pour d'autres régions que la Belgique.

Une donnée de reprise comporte la date, l'endroit (coordonnées géographiques), éventuellement le statut de l'oiseau (sexe, âge) et des précisions annexes : distance entre le site de baguage et le site de la reprise, durée du port de la bague et orientation du déplacement (SPEEK *et al.*, 2008).

### Tri des données

Les données ont été triées selon le sexe et l'âge des oiseaux (pulli, juvéniles ou adultes) au moment de leur première capture.

Pour les pulli, bagués au nid, l'origine est parfaitement localisée. En revanche, l'endroit de naissance d'un juvénile n'est pas connu : il est possible que cet oiseau ait déjà couvert quelque distance, *a fortiori* s'il s'agit d'un adulte.

Chez le Martin-pêcheur, mâles et femelles sont facilement distingués par la couleur du bec : le bec du

## Méthodes

### Nature des données

Les données de recaptures des Martins-pêcheurs ont été fournies par l'association Euring ([www.euring.org](http://www.euring.org))

**Tableau 1** – Les catégories traitées dans cet article. / Categories handled in this paper.

Statut biologique / Biological status	Catégories / Categories	Baguage / Ringing	Recapture / Recovery	Iconographie / Iconography
<b>Immatures</b>	Pulli	Bagués au nid / Ringed at nest	Repris avant le 1 <sup>er</sup> mars de l'année suivant leur naissance / Recovered before March 1 <sup>st</sup> of the year following their birth	Fig. 1, 2, 3, 6, 7, 8 Tableau 2
	Juvéniles / Juveniles	Bagués après l'envol / Ringed as fledglings	Repris avant le 1 <sup>er</sup> mars de l'année suivant leur naissance / Recovered before March 1 <sup>st</sup> of the year following their birth	Fig. 4, 5a, 5b, 6, 7, 8
<b>Adultes / adults</b>	Adultes / adults	Bagués comme adultes / Ringed as adults	Repris comme adultes / Recovered as adults	Fig. 9, 10, Tableaux 6, 7
<b>Adultes / adults</b>	Ex pulli	Bagués au nid / Ringed at nest	Repris avant le 1 <sup>er</sup> mars de l'année suivant leur naissance / Recovered before March 1 <sup>st</sup> of the year following their birth	Tableaux 4, 5
<b>Adultes / adults</b>	Ex juvéniles / Ex juveniles	Bagués après l'envol / Ringed as fledglings	Repris avant le 1 <sup>er</sup> mars de l'année suivant leur naissance / Recovered before March 1 <sup>st</sup> of the year following their birth	Tableaux 4, 5
<b>Individus « volants » / «Flying» individuals</b>	« Volants » / «Flying»	Bagués après l'envol / Ringed as fledglings	Repris (aucune indication du statut biologique) / Recovered (no indication of biological status)	Fig. 10, Tableau 6



mâle est d'un noir de jais tandis que la femelle a une tache rouge sur la mandibule inférieure, de longueur variable. Cette caractéristique ne se voit pas sur les immatures avant l'automne. À la sortie du terrier, les jeunes ont tous un bec entièrement noir.

La distinction entre adultes et juvéniles se fait sans ambiguïté en été : les juvéniles ont un plumage terne, un bec moins long et l'intérieur de la bouche est rose et non pas orange, les tarsi sont brunâtres et pas rouge corail. Plus tard, en automne, ces caractères s'estompent mais les tarsi restent brunâtres et l'observation de la mue des plumes permet de faire un bon diagnostic (DOUCET, 1971).

Les mouvements de dispersion des immatures ont été traités de manière particulière : nous avons considéré les reprises de ces oiseaux jusqu'au premier mars après leur naissance (Tableau 1). Après le premier mars, nous les avons appelés « ex-juvéniles » ou « ex-pulli ». Ces ex-immatures sont bien sûr physiologiquement adultes mais leur origine (pulli) et leur âge précis (pulli et juvéniles) devaient être traités séparément des oiseaux bagués adultes. Après l'hiver, nous avons défini une période de transition : du 01 au 31 mars. Certains Martins-pêcheurs commencent à nicher à cette époque mais d'autres sont plus tardifs. À partir d'avril, ils sont presque tous aptes à nicher (LIBOIS, 1994 ; ČECH, 2006). Il arrive aussi que certains oiseaux restent célibataires mais on ne peut pas les distinguer des adultes nicheurs sans les suivre pas à pas, par exemple avec un émetteur (HÜRNER, 2003). Nous avons considéré que, pour les immatures bagués lors de l'année précédente, la saison de reproduction commence au premier avril et se termine au 31 juillet. « L'automne » commence donc pour eux au début d'août. Bien sûr, il y a des exceptions : il arrive que des parents continuent à nourrir une nichée en septembre (LIBOIS, 1994 ; ČECH, 2006) mais d'autres se déplacent tôt dans la saison et parfois assez loin.

Les oiseaux notés dans la base de données comme « oiseaux volants », sans précision de leur statut, ont été versés dans la catégorie « adultes » lorsqu'ils ont été bagués d'avril à juin<sup>1</sup> car, à cette saison, il s'agit d'adultes uniquement. Dès juillet, nous les

avons traités dans une catégorie distincte puisqu'il s'agit tant d'adultes que de jeunes de l'année.

L'orientation des déplacements a été prise en compte lorsqu'ils couvraient une distance de 25 km au moins ; à partir d'une distance arbitraire de 250 km, les données de reprises ont été considérées comme mouvements migratoires et cartographiées.

Ensuite, les données ont été triées en fonction de grandes régions géographiques : l'Europe centrale avec les reliefs et la grande plaine hongroise (1), la grande plaine du nord de l'Europe (2), la plaine du nord ouest de l'Europe, plus tempérée (3), la Grande-Bretagne (4), les péninsules (5, 6, 7) ; il a été tenu compte aussi de quelques données sporadiques (8 et 9).

1. L'Europe centrale (EC) : Allemagne du Sud (Bavière, Bade Württemberg et Sud de la Hesse ainsi que les régions des Monts Métallifères et la forêt de Thuringe), Alsace, Autriche, Galicie (extrême Sud de la Pologne), Hongrie, République tchèque, Est de la France, Suisse excepté le Tessin.
2. L'Europe du Nord (EN) comprenant l'ancienne Allemagne de l'Est (sauf le Sud : Monts Métallifères), le Schleswig-Holstein, le Danemark, l'Estonie (quelques données), la Pologne (sauf la Galicie) et l'enclave de Kaliningrad.
3. L'Europe du Nord-Ouest comprenant la Belgique et le Nord de la France, les Pays-Bas et une partie de l'Allemagne (ENO ou Europe NO) : basse Saxe, Westphalie et Nord de la Rhénanie, Rhénanie-Palatinat, Sarre et le Nord de la Hesse à partir de Francfort.
4. La Grande-Bretagne (GB).
5. L'Italie et le Tessin suisse.
6. La Péninsule ibérique.
7. La Péninsule scandinave (données de Suède, exclusivement).
8. La France excepté les régions proches de la Belgique, de l'Allemagne et de la Suisse mais comprenant les Îles anglo-normandes (une vingtaine de données).
9. La Russie (six données seulement).

<sup>1</sup> En juin, des juvéniles peuvent déjà être observés mais à cette saison, leurs caractéristiques morphologiques sont bien typées.



## Traitement statistiques

Les données ont été traitées par des procédures statistiques habituelles : tests d'hypothèses sur les fréquences (Gtest) ; sur les moyennes (test non paramétrique de Mann Whitney : MW), les variances (test non paramétrique de Kruskal Wallis : KW), test Kolmogoroff-Smirnov pour la comparaison des courbes cumulatives, en l'occurrence des courbes de fréquence par classe de distance (KS) (SOKAL & ROLHF, 1991). Les notations « ns » signifient : « statistiquement non significatif ». Dans certains tests, le nombre de degrés de liberté est mis en indice.

## Résultats

Les résultats, présentés par saison, ont été scindés entre immatures, ex-immatures, adultes et « volants » ; pour les immatures, nous avons distingué pulli et juvéniles.

## 1. La dispersion automnale des immatures

### 1.1. La dispersion des pulli

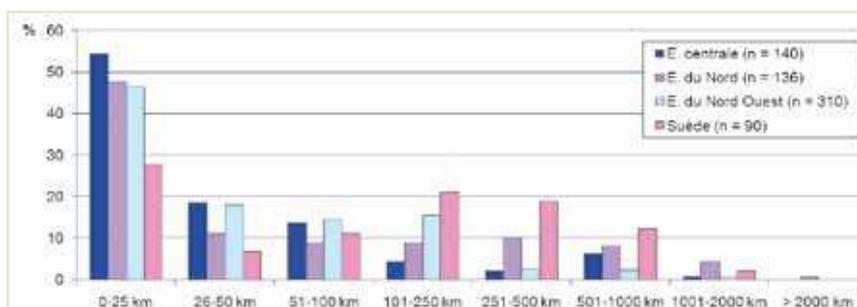
Le baguage au nid des Martins-pêcheurs n'est pratiqué que dans peu de pays. Quatre régions géographiques (EC, EN, ENO et Suède) ont fourni assez de renseignements (n = 682).

#### Distances

Entre les quatre régions considérées, le patron de la dispersion n'est pas homogène. Les tests de KS calculés deux à deux sur les courbes de fréquence par classe de distance sont tous significatifs ( $p < 0,01$ ) et un test global confirme les différences ( $Gtest_{18} = 96,67$ ;  $p < 0,0001$ ). En Suède, les pulli (n = 90) semblent migrer dès la dernière décade de juillet puisque certains sont déjà repris à plusieurs centaines de kilomètres de distance (Tableau 2). Cependant, d'autres sont assez casaniers : plus de 27 % restent à moins de 25 km de leur site de naissance. Les pulli suédois sont

**Tableau 2** – Distribution des distances parcourues par les pulli bagués en Suède et en fonction de la saison. / Distribution by season of distances moved by pulli ringed in Sweden.

	< 15 Août / < 15 August	Du 15 Août au 15 Nov / From August 15 to Nov 15	Du 16 Nov au 1 <sup>er</sup> mars / From Nov 16 to March 1 <sup>st</sup>
<b>0-25 km</b>	17	6	4
<b>26-50 km</b>	1	5	1
<b>51-100 km</b>	2	6	8
<b>101-250 km</b>	2	7	3
<b>251-500 km</b>	3	12	–
<b>501-1000 km</b>	–	13	–
<b>&gt; 1000 km</b>	–	1	1



**Fig. 1** – Fréquence de distribution des classes de distance des pulli avant le 1<sup>er</sup> mars de l'année suivant leur naissance. / Distance class frequency distribution of the pulli before the March 1<sup>st</sup> after birth.



les plus voyageurs : 33 % se retrouvent à plus de 250 km de leur nid. En Europe du Nord, les distances parcourues sont parfois remarquables mais la proportion des jeunes émigrant à plus de 250 km est nettement moins importante (23 % ; n = 136). En revanche, ces derniers restent plus sédentaires (48 %), à moins de 25 km de leur lieu de naissance. Cette tendance à la sédentarité s'accroît en Europe centrale (EC : 54 %, n = 140). La proportion des erratiques est la plus importante en Europe NO (Fig. 1). Les distances de migration (> 250 km) ne sont pas différentes entre régions (KW :  $H_3 = 1,095$  ; ns) bien qu'il semble que les reprises à longue distance soient plus importantes en Europe du Nord.

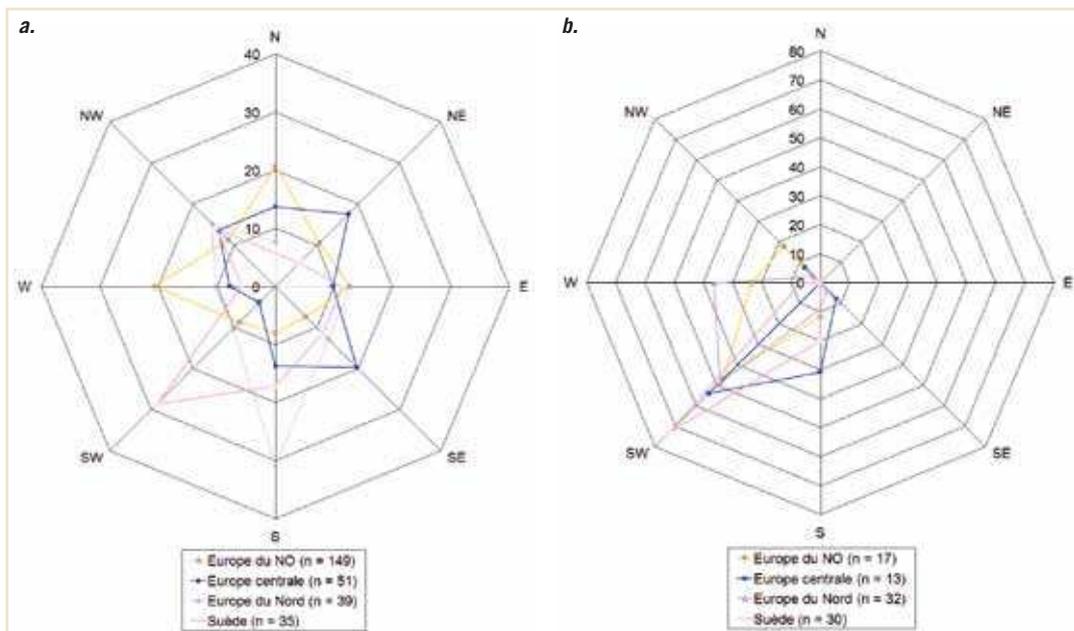
Les femelles (n = 57) sont reprises nettement plus loin que les mâles (n = 86) (MW :  $Z = 3,487$  ;  $p < 0,0001$ ). Cependant, pour les pulli suédois, les distances parcourues par les femelles et les mâles ne sont pas significativement différentes (MW :  $Z = 1,002$  ; ns). Il en est de même en Europe NO (MW :  $Z = 0,624$  ; ns). Les distributions de fréquences sont également différentes, les femelles migrant plus volontiers que les mâles, du

moins en Europe centrale et en Europe du Nord ( $G_{test}_2 = 7,26$  ;  $p = 0,025$  en EC et  $11,22$  ;  $p = 0,005$  en EN).

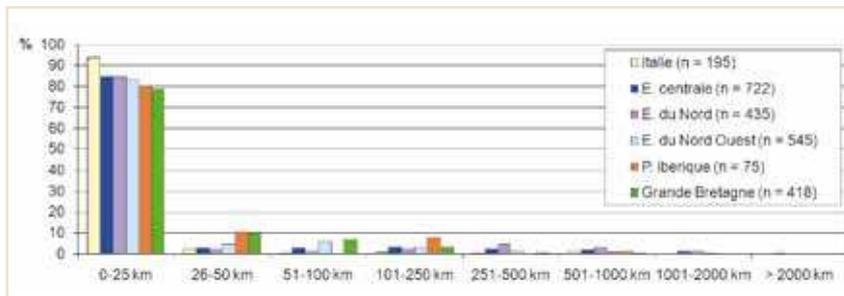
### Orientation

Lorsque les pulli sont repris en deçà d'une limite de 250 km, ils semblent s'orienter dans toutes les directions. En effet, les proportions des répartitions des reprises dans les différentes classes d'azimut autour du lieu de baguage ne varient pas d'une manière significative ( $G_{test}_7 = 3,51$  ; ns). Mais, entre régions, on observe des différences ( $G_{test}_{21} = 48,8$  ;  $p < 0,001$ ) : les pulli de l'Europe du NO se singularisent quelque peu. Ils délaissent les secteurs du sud. Les données des trois autres régions ne sont pas significativement différentes pour l'orientation ( $G_{test}_{14} = 22,42$  ; ns) (Fig. 2a).

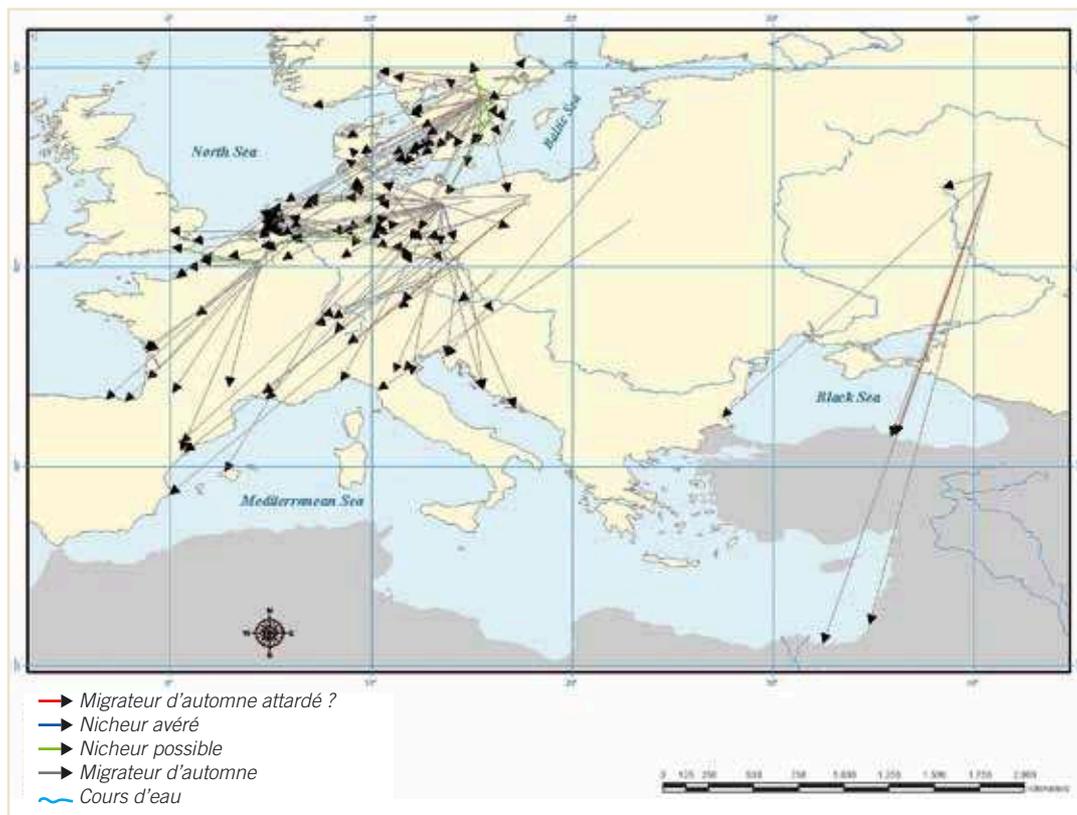
Au-delà de 250 km, l'orientation des pulli est particulièrement concentrée vers le secteur sud ouest. En Europe centrale, les pulli s'orientent aussi vers le sud ( $G_{test}_9 = 16,92$  ;  $p = 0,05$ ) (Fig. 2b).



**Fig. 2** - Distribution de fréquence (%) de l'orientation des déplacements de pulli à moyenne distance en automne. **a** : 25 à 250 km, **b** : > 250 km / Frequency distribution of the orientation of the pulli movements (autumn). **a** : 25 to 250 km. **b** : beyond 250 km.



**Fig. 4** – Distribution de fréquence des classes de distance des juvéniles avant le 1<sup>er</sup> mars de l'année suivant leur naissance. / Distance class frequency distribution of the juveniles before the March 1<sup>st</sup> after birth.



**Fig. 3** – Cartographie des déplacements des pulli. / Mapping of pulli movements.

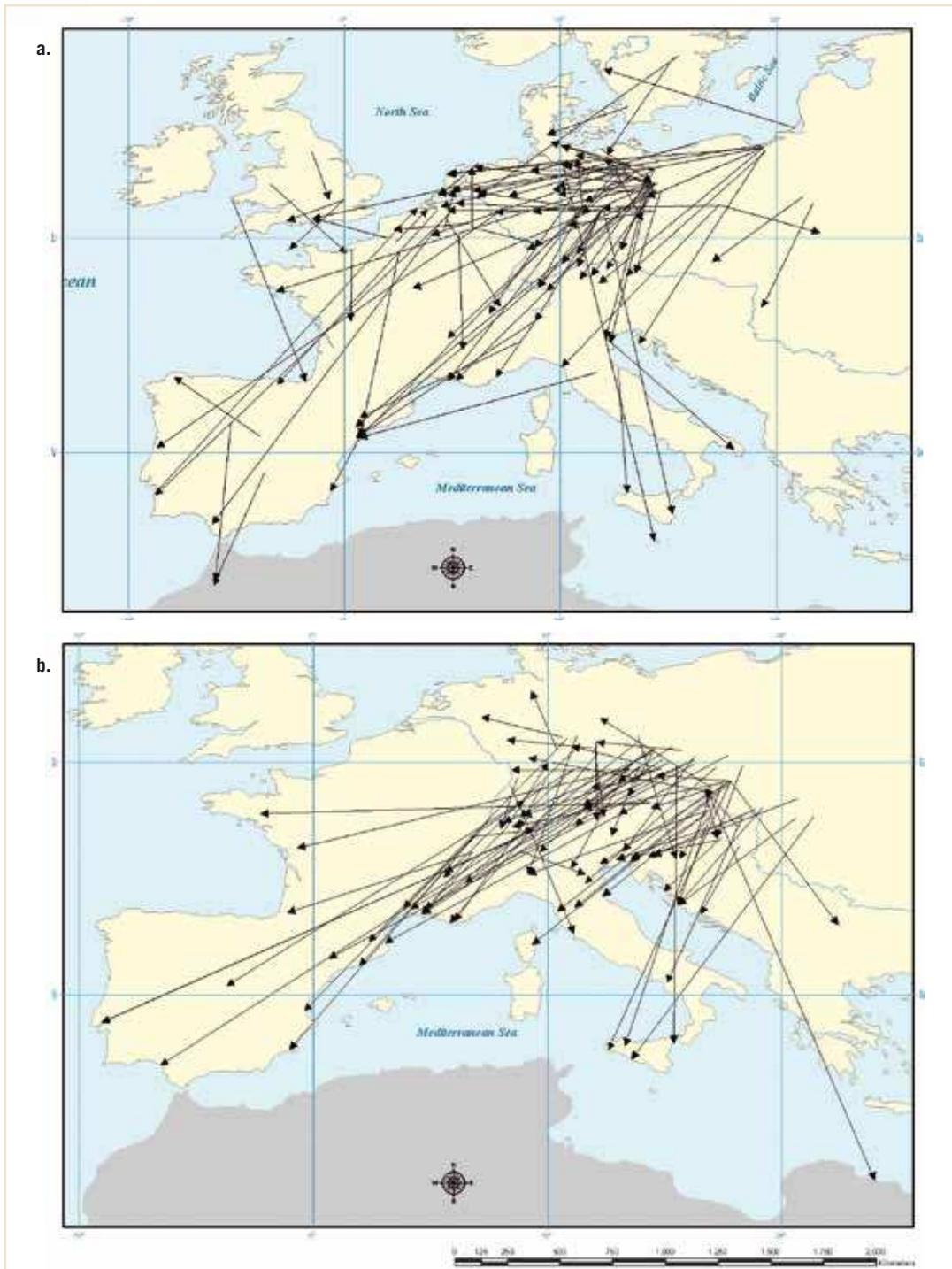
L'orientation des déplacements des mâles (n = 25) et des femelles (n = 38) n'est pas différente (Gtest, = 7,83 ; ns).

Les quelques données de la région de Moscou (n = 6 : pulli et n = 2 : juvéniles) montrent une orientation SO mais les distances sont plus grandes, amenant ces pulli aux rivages de la mer Noire (BARIS *et al.* 2005) et de la mer Méditerranée orientale (Israël, delta du Nil) (Fig. 3).

## 1.2. Les juvéniles

### Distances

Le patron de dispersion des juvéniles (n = 2.390) est fondamentalement différent de celui des pulli : la proportion des juvéniles restant à moins de 50 km de leur capture est très élevée (85 %). En Italie, c'est encore plus remarquable : plus de 95 % (Fig. 4). Ces oiseaux sont donc très sédentaires mais cer-



**Fig. 5** – Cartographie des déplacements des juvéniles (répartis sur deux cartes pour la clarté). / Mapping of juveniles' movements (shared out among two maps for legibility).



tains (2 %) sont des émigrants lointains (Fig. 5a et 5b) parcourant plusieurs centaines de kilomètres en quelques semaines, voire en quelques jours (Tableau 3). Dans les différentes régions considérées, les courbes de fréquence par classe de distance sont différentes (tests de KS calculés deux à deux sur ces courbes :  $p < 0,01$ . Test global de  $G_{test_{30}} = 134,5$  ;  $p < 0,001$ ). Les tests sont très sensibles mais l'allure de ces courbes reste similaire. La fréquence de la migration est nettement plus importante en Europe du Nord : 9,2 % alors qu'en Grande-Bretagne, seuls 4 juvéniles sur 418 repris ont été recapturés au-delà de 250 km de distance.

Les distances de migration (> 250 km) ne sont pas différentes entre régions (EC, EN et ENO :  $KW : H_2 = 1,235$  ; ns).

Pour les données relatives au sexe, quatre régions seulement ont été traitées : l'Europe continentale (EC, EN et ENO) et la Grande-Bretagne. Dans les péninsules scandinave, ibérique et italienne, le nombre d'oiseaux sexés est trop faible. Pour l'ensemble des données, les distances parcourues par les mâles ( $n = 457$ ) et les femelles ( $n = 432$ ) ne sont pas différentes (MW :  $Z = 0,956$  ; ns). Pour ces quatre régions, il en est de même. Les quatre

**Tableau 3** – Vitesse maximale de déplacement de Martins-pêcheurs (limité à 50 km/jour ; il s'agit toujours de juvéniles). / Maximal travel velocity of juvenile Kingfishers (> 50 km/day).

Baguage / Ringing			Reprise / Recovery			Durée du trajet / Travel duration	Distance	Trajet par jour / Travel per day
Pays / Country	Localité– Province / Locality	Date	Pays / Country	Localité– Province / Locality	Date	Jours / Days	Km	Km
France <sup>1</sup>	Pyrénées Orientales	3/09/??	Espagne	Valencia	4/09/??	1	450	450
Allemagne	Halle	7/30/2000	Italie	Locarno	8/1/2000	2	627	313,5
Allemagne	Berlin	8/7/1983	Allemagne	Hambourg	8/7/1983	0	313	313
Turquie <sup>2</sup>	Cernek	8/09/2003	Turquie	Akyatan Istasyonu	11/9/2003	3	558	186
France	Loire Atlantique	8/10/2000	France	Finistère	8/11/2000	1	152	152
Tchéquie	Pilsen	9/29/1995	Italie	Verone	10/4/1995	5	513	103
Tchéquie	Hradec Kralové	8/9/1981	Portugal	Lisbonne	9/4/1981	26	2.358	91
Tchéquie	Hradec Kralové	8/9/1981	Portugal	Lisbonne	9/4/1981	26	2.353	91
Allemagne	Hambourg	7/7/2000	Malte		7/29/2000	22	1.976	90
Tchéquie	Brno	8/18/2007	Libye	Tobrouk	9/10/2007	23	1.954	85
Suisse	Neuchâtel	9/3/1989	Espagne	Valencia	9/16/1989	13	1.030	79
France	Oise	8/25/1990	Espagne	Delta de l'Ebre	9/7/1990	13	963	74
Hongrie	Sopron	8/10/1995	Slovénie	Krsko	8/13/1995	3	222	74
Allemagne	Halle	8/21/1976	Italie	Sicile (Syracuse)	9/14/1976	24	1.611	67
France	Finistère	8/25/1990	France	Vendée	8/30/1990	5	290	58
Tchéquie	Liberecky	8/23/2001	Espagne	Doñana	10/4/2001	42	2.261	54
Hongrie	Tata	8/16/2002	Italie	Salerno	9/1/2002	16	821	51
Grande-Bretagne	Pembroke-shire	8/14/1993	Espagne	Irun	9/2/1993	19	967	51

<sup>1</sup> Cité par BEZZEL (1980). Le statut n'est pas précisé. Visiblement, certaines données ne sont pas reprises dans Euring

<sup>2</sup> BARIS et al. (2005)



tests non paramétriques (MW) ne sont pas significatifs. En prenant seulement les données au-delà de 25 km de distance, les résultats sont également identiques à l'exception de ceux de l'Europe du Nord : les distances parcourues par les femelles (n = 18) sont plus importantes que celles effectuées par les mâles (n = 14) (MW : Z = 2,09 ; p = 0,037). Les distributions de fréquence des trajets ne montrent aucune différence entre mâles et femelles (général : Gtest<sub>2</sub> = 2,98 ; ns ; ENO : 0,476, ns ; EC : 0,015 ; homogène : p < 0,99 et GB : 0,33 ; ns) sauf en Europe du Nord (Gtest<sub>2</sub> = 7,29 ; p < 0,03).

### Orientation

Pour les distances entre 25 et 250 km, les juvéniles se dispersent dans toutes les directions : la dispersion est rayonnante, sans préférence nette pour une direction particulière (Gtest<sub>7</sub> = 3,81 ; ns) (Fig. 6). Aucune différence entre ces régions n'apparaît (Gtest<sub>21</sub> = 28,13 ; ns). Au-delà de cette limite (> 250 km), il faut noter qu'il n'y a que quatre données pour la Grande-Bretagne. Trois d'entre elles montrent que les Martins-pêcheurs ont franchi la Manche. En Europe du NO, on ne trouve que 12 individus qui aient franchi plus de 250 km. L'azimut des déplacements est particulièrement clair : c'est le quart sud et ouest (toutes les données : n = 115 ; Fig. 6). Entre l'Europe centrale (n = 44) et l'Europe du Nord (n = 40), l'orientation est relativement semblable : pas de différence significative (Gtest<sub>6</sub> = 2,59 ; ns).

Une analyse par sexe et par région était malaisée : le nombre de recaptures d'oiseaux sexés est faible. Nous avons donc rassemblé toutes les données, y compris celles provenant des péninsules. En deçà de 250 km, le sens des déplacements des deux sexes n'est pas différent (Gtest<sub>7</sub> = 9,08 ; ns) et sans

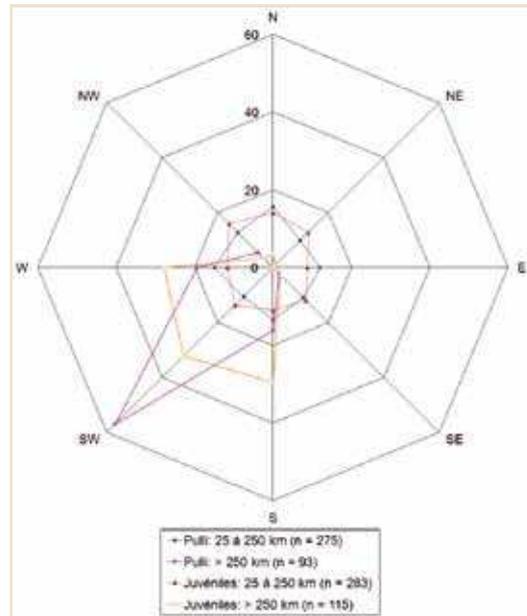


Fig. 6 – Distribution de fréquence (%) de l'orientation des déplacements des immatures (automne). / Frequency distribution of the orientation of the immature movements (autumn).

préférence marquée (41 ♀ et 44 ♂). Au-delà de cette limite, les mâles (n = 14) s'orientent plutôt vers le sud et le SO alors que les femelles (n = 31) se dirigent plutôt vers les secteurs SO et O (Gtest<sub>3</sub> = 9,43 ; p < 0,025).

Une comparaison entre pulli et juvéniles montre que l'orientation n'est pas différente pour les distances moyennes (25 à 250 km) (Fig. 6). Les deux diagrammes sont très proches (Gtest<sub>7</sub> = 7,07 ; ns). Il en



Fig. 7 – Distribution de fréquence des reprises (> 1 km) des immatures par quinzaine. / Frequency distribution of the recoveries of immature birds by fortnight and beyond 1 km.



est de même pour les distances supérieures en comparant seulement les oiseaux d'Europe centrale et du nord ( $G_{test_4} = 4,29$  ; ns). En ajoutant les pulli suédois, une différence importante apparaît ( $G_{test_4} = 9,72$  ;  $p < 0,05$ ). Elle est due à un azimut très étroit : le SO.

### 1.3. Phénologie de la dispersion

À partir de la première quinzaine de mai, les pulli précoces sortent de leur terrier et désertent le domaine vital de leurs parents. C'est déjà en mai qu'on recapture des pulli bagués. Le nombre de recaptures (éventuellement multiples) de pulli continue à grimper jusqu'à la fin de l'été pour diminuer rapidement jusqu'à novembre et stagner pendant tout l'hiver avec des proportions faibles, de l'ordre de 2 % par quinzaine. Les fréquences de distribution de reprises par quinzaine ont été comparées pour quatre régions EC, EN, ENO et Suède. Elles ne sont pas significatives ( $G_{test_{51}} = 52,38$  ; ns) (Fig. 7).

Pour les juvéniles, les recaptures sur place n'ont pas été prises en compte pour éviter des biais méthodologiques. La courbe est différente de celle des pulli ( $G_{test_{17}} = 68,5$  ;  $p < 0,0001$ ). Cependant, l'allure générale est assez similaire : une ascension rapide vers un pic à la fin août et début de septembre, une décroissance jusqu'en novembre et une stagnation en hiver. Les fréquences de distribution sont très différentes selon les régions ( $G_{test_{45}} = 83,80$  ;  $p = 0,002$ ). En Europe du nord, on observe une distribution en plateau de fin août à début octobre. En Europe centrale, on voit un pic au début août et un petit plateau à la fin août et au début septembre. En Europe NO, on voit également un pic début août mais la pente est assez douce jusqu'à fin octobre.

Enfin, en Grande-Bretagne, les reprises culminent à la fin août-début septembre.

## 2. Les immatures après l'hiver

Pour la bonne compréhension de l'analyse, nous avons conservé les dénominations « pulli et juvéniles » bien qu'après l'hiver, ces oiseaux aient atteint la maturité sexuelle et devraient être considérés comme adultes. Afin d'éviter des confusions, nous avons parlé d'ex-juvéniles ou d'ex-pulli pour les distinguer des vrais immatures (Tableau 1).

Trois saisons ont été analysées : le printemps correspondant au mois de mars avec 71 ex-pulli et 94 ex-juvéniles, la saison de reproduction : avril à juillet (247 ex-pulli et 392 ex-juv.) et le reste de l'année où les oiseaux se dispersent, en principe (53 ex-pulli et 189 ex-juv.). Les quelques données des années subséquentes ont été intégrées dans ces parties car la mortalité chez le Martin-pêcheur est importante : la probabilité de reprise d'un immature à l'âge de 2 ans est de l'ordre de 9 % (Libois, *en prep.*), ce qui explique le faible nombre de données.

### 2.1. Les ex-pulli

Au printemps, il semble que des ex-pulli ( $n = 371$ ) soient déjà installés dans leur domaine de reproduction, assez proche de leur lieu de naissance (34 % en deçà de 26 km). Les déplacements entre 26 et 250 km (55%) s'orientent dans tous les azimuts de façon homogène ( $n = 39$  ;  $G_{test_7} = 1,13$  ;  $p = 0,99$ ). Les derniers, migrateurs (8), ont été repris loin vers les secteurs SE, S, et SO (Tableau 4). Se sont-ils attardés

**Tableau 4** – Distribution de fréquence (%) de la distance de recapture en fonction des saisons et du statut des oiseaux. / Distance class frequency distribution of the ex immatures according to their status and to the seasons.

	PULLI > mars / PULLI > March			JUVENILES > mars / JUVENILES > March		
	Mars / March (n = 71)	Saison de reproduction / Breeding season (n = 247)	Automne / Autumn (n = 53)	Mars / March (n = 94)	Saison de reproduction / Breeding season (n = 392)	Automne / Autumn (n = 189)
0-25 km	33,8	57,5	34,0	73,4	76,0	79,4
26-50 km	21,1	12,6	18,9	8,5	7,4	5,3
51-100 km	16,9	15,0	13,2	6,4	7,1	2,6
101-250 km	16,9	12,1	18,9	6,4	6,4	4,2
251-500 km	9,9	2,8	7,5	4,3	0,8	3,2
501-1000 km	–	–	3,8	1,1	1,5	2,6
> 1000 km	1,4	–	3,8	–	0,8	2,6



**Tableau 5** – Distribution des distances parcourues par les ex-immatures en fonction de leur statut et de leur sexe (période de reproduction). / Distance class frequency distribution of the ex immatures according to their status and to the seasons. (Nesting period) .

PULLI « âgés » / «Old» PULLI	Nicheurs sûrs / Confirmed breeding birds			Nicheurs probables / Probable breeding birds			Total
	Femelles / Females	Mâles / Males	Non sexés / Unspecified	Femelles / Females	Mâles / Males	Non sexés / Unspecified	
0-25 km	31	53	4	15	17	22	142
26-50 km	7	3	–	2	4	15	31
51-100 km	4	2	–	9	8	14	37
101-250 km	1	–	–	8	8	13	30
251-500 km	–	–	–	–	3	4	7
Total	43	58	4	34	40	68	247

JUVENILES « âgés » / «Old» JUVENILES	Nicheurs sûrs / Confirmed breeding birds			Nicheurs probables / Probable breeding birds			Total
	Femelles / Females	Mâles / Males	Non sexés / Unspecified	Femelles / Females	Mâles / Males	Non sexés / Unspecified	
0-25 km	16	40	15	35	83	108	297
26-50 km	–	2	1	4	8	14	29
51-100 km	1	–	2	2	8	15	28
101-250 km	3	–	–	2	12	9	26
251-500 km	1	1	–	–	–	1	3
501-1000 km	–	–	1	–	3	2	6
> 1000 km	1	–	–	2	–	–	3
Total	22	43	19	45	114	149	392

ou bien sont-ils restés dans leurs quartiers hivernaux et s'y sont-ils installés pour nicher ? Ainsi, la femelle YA10753 baguée au nid (pullus) le 4 juin 2000 à Tuchola (Poméranie) a été reprise au nord du Lac Majeur (Tessin) le 30 mars 2001. En quelques jours, elle pouvait certainement rentrer en Pologne pour nicher.

À cette époque, entre femelles (n = 10) et mâles (n = 12), il n'y a pas de différences dans les distances parcourues (MW : Z = 0,33 ; ns).

Dès le mois de mai, certains ex-pulli sont repris comme nicheurs sûrs, essentiellement en Allemagne (n = 39), en Belgique (n = 58), en Grande-Bretagne (n = 4) et en Pologne (n = 4). Seuls 3 ont été notés sur leur lieu de naissance, tous les autres se sont déplacés pour nicher ailleurs. Les mâles (n = 58) restent plus près de leur terrier natal alors que les femelles (n = 43) s'installent plus loin (MW : Z = 1,95 ; p = 0,05). Toutefois, les reprises de ces ex-pulli montrent qu'ils restent assez près de leur domaine natal. Les distances sont faibles

(Tableau 5). Lorsque ces oiseaux nichent de nouveau au cours de l'année qui suit, ils reprennent généralement leur canton d'adoption. Il semble pourtant qu'il y ait eu quelques changements de canton d'une année à l'autre : une fois pour une femelle contre 6 cas de fidélité au site et deux fois pour des mâles contre 6 cas de fidélité. Ajoutons que trois mâles ont niché 3 années de suite dans le même canton. Cependant, les distances sont très faibles, de l'ordre de 2 km, de sorte que la précision des localisations n'est pas très pertinente dans les bases de données.

Habituellement, le statut de nicheur n'est pas toujours noté par les repreneurs parce qu'ils n'ont pas capturé ces oiseaux au nid. Cependant, repris entre les mois d'avril à juillet, la plupart de ces oiseaux devaient être des nicheurs.

Comme les distances de recapture ne diffèrent pas d'une région à l'autre (EC, EN, ENO, GB et Suède) (KW : H<sub>4</sub> = 1,923 ; ns), nous avons groupé ces don-



nées. On voit que la fréquence des déplacements des nicheurs probables est plus importante ( $n = 142$ ) que celle des nicheurs avérés ( $n = 105$ ) ( $G_{test_3} = 67,24$  ;  $p < 0,0001$ ) et que les trajets sont plus longs (MW : données globales :  $Z = 6,25$  ;  $p < 0,0001$  ; distances au-delà de 25 km :  $Z = 3,86$  ;  $p < 0,001$ ) (Tableau 5). En Suède, les oiseaux s'orientent dans un axe Nord-Sud alors qu'ailleurs, seule une petite préférence vers le NE est notée ( $G_{test_7} = 6,23$  ; ns).

En Suède (26 ♂ ; 28 ♀), comme sur le continent (14 ♂ ; 6 ♀), la distance d'émigration touche femelles et mâles de la même manière (Suède : MW :  $Z = 0,347$  ; ns ; continent : MW :  $Z = 0,701$  ; ns). En regroupant nicheurs avérés et probables, on ne trouve pas non plus de différences entre les sexes (MW :  $Z = 1,23$  ; ns).

Un pullus bagué (A42245) au nid le 01 juin 2000 près de Hultsfred, en Suède méridionale, a migré vers l'Allemagne (Poméranie, lac de Galenbeck) où il a été repris le 11 août 2000. Au cours du mois de mai suivant, il a été recapturé, probablement nicheur, à 85 km au nord nord-est de son lieu de naissance. À notre connaissance, c'est le seul cas où le même oiseau a migré deux fois : en automne et au printemps suivant, démontrant magistralement la réalité de la migration chez le Martin-pêcheur.

En automne, ces ex-pullis ( $n = 54$ ) se comportent apparemment comme durant l'année de leur naissance, tant au niveau des distances parcourues ( $G_{test_6} = 5,15$  ; ns) que de l'orientation : dispersion homogène entre 25 et 250 km ( $n = 27$  ;  $G_{test_7} = 1,99$  ;  $p = 0,950$ ) et, au-delà de 250 km, une concentration vers les secteurs SO (6 ind.) et O (2 ind.). Un seul oiseau est allé vers l'Est. Les quelques données sur le sexe (6 m et 7 f) ne montrent aucune différence pour les distances parcourues (MW :  $Z = 0,143$  ;  $p = 0,89$ ).

## 2.2. Les ex-juvéniles

Après l'hiver, en mars, les trois quarts des ex-juvéniles ( $n = 675$ ) sont contrôlés dans une zone de moins de 25 km de la première capture. D'autres (21%) ont un comportement relativement erratique bien qu'ils s'orientent vers le SO et O (ns). Sont-ils encore dans leurs quartiers d'hiver ? On pourrait le croire bien qu'un cinquième de ces oiseaux soient notés vers le N et le NO et soient sans doute rentrés pour nicher. Les derniers (5%) peuvent être considérés comme migrants (distances au-delà de 250 km) (Tableau 4).

Il n'y a aucune différence entre mâles ( $n = 22$ ), femelles ( $n = 24$ ) et oiseaux non sexés ( $n = 45$ ) en

ce qui concerne les distances parcourues (KW :  $H_2 = 3,09$  ; ns).

Certains ex-juvéniles ont été recontrôlés en tant que nicheurs avérés. Nous avons comparé ces oiseaux avec des « nicheurs probables » dans la mesure où ils ont été repris en période de reproduction (avril jusqu'à juillet inclus). Les distances de recapture entre ces deux groupes ne sont pas différentes (MW :  $Z = 0,843$  ; ns). Les trois quarts des ex-juvéniles sont très casaniers puisqu'ils ne se sont pas déplacés après leur première capture (Tableau 5). Les autres sont partis à peu de distance, entre 25 et 250 km (21 %), et seulement quelques-uns (3 %) ont parcouru des distances considérables. Nous avons testé les différences de distance de recapture selon les régions et le sexe. Ces différences ne sont pas significatives (régions GB, EC, EN et ENO : KW :  $H_3 = 6,41$  ;  $p = 0,093$  ; sexes : MW :  $Z = 0,072$  ;  $p = 0,942$ ).

En Grande-Bretagne, en Europe centrale et en Europe du NO, on ne signale que des sédentaires (73 %) et des erratiques (26 %), à trois exceptions près : un individu a passé la Manche vers la Belgique, un autre marqué en Belgique a été repris en Suède et le der-

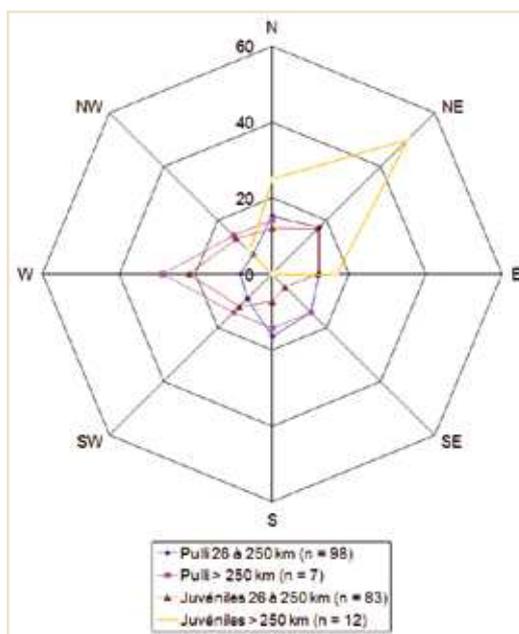


Fig. 8 – Distribution de fréquence (%) de l'orientation des déplacements des immatures (période de reproduction). / Frequency distribution of the orientation of the immatures' movements (breeding period).



nier, bagué en Suisse, a été contrôlé en Pologne. Les autres ex-juvéniles (n = 9, Tableau 5) concernent l'Europe du Nord, l'Espagne et l'Italie. S'agit-il d'un retour de migration ? On pourrait le penser car ces juvéniles ont été bagués plus au sud. Certains oiseaux se déplacent parfois au loin et peu de temps après leur émancipation.

Les déplacements erratiques (< 250 km) n'ont pas d'orientation particulière : les ex-juvéniles se dispersent dans toutes les directions pour s'installer et nicher ( $G_{test_7} = 6,77$  ; ns) (Fig. 8). Les déplacements plus importants ont une orientation nord et nord-est : ils révèlent une migration de retour, probablement.

En automne et en hiver, après la reproduction, 80 % de ces ex-juvéniles restent à proximité des endroits où ils ont été bagués (< 25 km). D'autres sont plutôt erratiques (< 250 km) et se dispersent dans toutes les directions (23 ind. : 12 %). Les derniers (16 ind. : 8 %) sont nettement migrateurs, allant jusqu'à fran-

chir plus de 1.000 km (Espagne, Portugal...). Ils s'orientent nettement au secteur SO. Nous n'avons trouvé de différences entre sexes ni pour les distances parcourues (F : 49 ; M : 38 et non sexés : 99) (KW :  $H_2 = 0,585$  ; ns), ni par région (GB : 56, EC : 31, EN : 25 et ENO : 44) (KW :  $H_3 = 1,785$  ; ns). De plus, entre les juvéniles et les ex-juvéniles, il n'y a pas non plus de différence significative ( $G_{test_6} = 7,22$  ; ns).

### 3. Les adultes

D'une manière générale, les adultes (n = 1.206) restent sur place ou dans les environs immédiats de leur canton. Au printemps, c'est net car la plupart sont dans leur phase de nidification. Cependant, plusieurs sont encore erratiques ou sont de retour vers le N et le NE. Deux d'entre eux, une femelle et un mâle bagués sur le Lac Majeur le 18 et le 19 mars 2002, ont été repris près de Kassel (Allemagne) le 8 août 2002 (♀ nicheuse) et près de Dresden (Allemagne) le 25 juin

**Tableau 6** – Distribution des distances parcourues par les Martins-pêcheurs adultes et volants en fonction des saisons et des régions. / Distribution of distances covered by adults and « flying » Kingfishers, by season and geographic region.

ADULTES / ADULTS										
	Printemps / Spring	Été / Summer	Automne / Autumn							
			Total	Italie	Pén. Ibér	G.B.	E. Nord Ouest	E. centrale	E. Nord	Suède
0-25 km	66	644	368	29	36	66	91	95	51	–
26-50 km	3	9	15	–	3	1	5	4	1	1
51-100 km	–	8	20	1	1	11	3	3	–	1
101-250 km	4	7	20	–	1	6	7	3	3	–
251-500 km	2	–	11	–	–	–	3	5	1	2
501-1000 km	3	–	18	–	1	1	1	3	5	7
> 1000 km	1	–	7	–	–	–	1	1	4	1
TOTAL	79	668	459	30	42	85	111	114	65	12

« VOLANTS » / « FLYING »										
	Printemps / Spring	Été / Summer	Automne / Autumn							
			Total	Italie	Pén. Ibér	G.B.	E. Nord Ouest	E. centrale	E. Nord	France
0-25 km	27	56	461	30	40	34	65	150	134	8
26-50 km	1	3	18	–	2	4	4	7	1	–
51-100 km	2	2	17	1	1	1	4	8	2	–
101-250 km	3	1	21	–	–	1	3	14	3	–
251-500 km	2	–	11	–	1	–	–	6	4	–
501-1000 km	2	–	24	1	1	–	1	12	9	–
> 1000 km	4	–	12	–	1	–	1	7	2	1
TOTAL	41	62	564	32	46	40	78	204	155	9



2002 (♂). Ceci montre que certains oiseaux ne sont pas encore cantonnés à la fin de mars. Les 3 autres cas de migration (> 250 km) vers le N et NE ne sont pas aussi typiques : ils concernent des oiseaux pris en mars et repris l'année suivante en avril ou capturés en automne et repris début avril ou en été. Un dernier a fait un trajet perpendiculaire dans le nord de l'Italie, bagué nicheur à Vicenza en juin 1995 et repris près de Turin en mars 1997 (Tableau 6).

Les adultes repris en été (avril à juillet) ne bougent guère (< 25 km), tant au cours de la même année (n = 399) que durant les années suivantes (n = 269). Certains (n = 8) ont probablement erré déjà en juillet. D'autres (n = 10) sont peut-être des attardés d'avril ou bien ont changé de canton. Les derniers ont probablement (n = 3) ou certainement (n = 3) changé de canton. Ces déplacements sont relativement minimes (Tableau 6).

Dans la base de données Euring, il est parfois difficile de savoir s'il y a effectivement changement de canton sauf si le bagueur a noté explicitement que l'oiseau était nicheur sûr. Il arrive aussi que des localisations soient imprécises et induisent de mauvaises interprétations. En outre, le domaine vital d'un Martin-pêcheur nicheur est relativement important, de l'ordre de 15 km (ALLOGO-OBAGUE, 1993 ; HÜRNER, 2003). Nous n'avons donc pas traité ces données qui concernent des déplacements inférieurs à 25 km.

Cependant, comme nous avons bagué de nombreux adultes nicheurs pendant plusieurs années (LIBOIS, 1994), nous avons constaté que des changements de canton de nidification ne sont pas rares mais qu'ils s'opèrent à peu de distance (Tableau 7). Les mâles sont plus fidèles à leur site que les femelles ( $G_{test_1} = 5,79$  ;  $p = 0,025$ ). Celles-ci ont tendance à partir plus loin que les mâles bien que les différences ne soient pas significatives (MW = 0,703 ; ns).

En automne, les adultes sont également très sédentaires : plus de 80% demeurent à proximité de leur domaine de nidification, bien qu'il y ait des différences assez nettes en fonction des régions ( $G_{test_8} = 26,53$  ;  $p = 0,001$  ; test entre 3 catégories : sédentaire, erratique et migrateur ; les données ibériques et italiennes sont regroupées pour obtenir un échantillon plus important). Dans les péninsules méditerranéennes et dans les îles Britanniques, les oiseaux se déplacent peu, rarement au-delà de 250 km. En Europe du NO, la situation est assez semblable : on trouve des erratiques et rarement des migrateurs (4,5 %). En Europe centrale, le caractère migrateur s'affirme chez 7,9 % des oiseaux et plus encore en Europe du Nord (15,4 %). En Suède ils sont tous migrateurs : tous les adultes repris de septembre à février (n = 10) se sont déplacés à des distances de plus de 250 km, souvent de l'autre côté de la Baltique et allant jusqu'aux Pays-Bas et même jusqu'en France (près de Vannes, Morbihan). Deux autres de ces migrateurs ont été repris

**Tableau 7** – Philopatrie des nicheurs (données personnelles). / *Philopatry of the breeding birds (personal data).*

Adultes nicheurs / Breeding adults	Femelles / Females	Males
Nombre de bagués (entre 1985 et 1995) / Ringed birds (between 1985 and 1995)	270	254
Nb capturés deux années au moins / Birds captured at least two different years	37	43
Nb restant dans leur canton (philopatrie stricte) / Birds staying in their territories (strict philopatry)	32	44
Nb changeant de canton d'une année à l'autre / Birds changing territory each year	13	5
Nb changeant de canton pendant la même saison / Birds changing territory during the same season	2	1
Nb ayant fait un aller retour sur trois ans / Birds making round trip once out of three years	1	1
<b>Distribution des distances parcourues lors d'un changement de canton / Distribution of the distances covered during change of territory</b>		
< 10 km	11	4
10-25 km	3	–
> 25 km	1	2



avant le 10 août, à une période où, en principe, la migration n'a pas encore commencé.

La propension des femelles ( $n = 133$ ) à se déplacer au-delà d'un rayon de 25 km est un peu plus importante que chez les mâles ( $n = 189$ ), mais ce n'est pas statistiquement significatif ( $G_{test_6} = 11,62$  ; ns). Les différences de distances parcourues entre femelles et mâles ne sont pas non plus significatives (MW,  $Z = 0,472$ ; ns) même si on ne prend que les distances supérieures à 25 km (32 ♀, 29 ♂; MW,  $Z = 0,737$ , ns).

Les adultes erratiques pourraient préférer des azimuts E, SO, O et NO ( $G_{test_7} = 13,65$ , limite de signification = 14,1).

Les migrateurs d'automne se déplacent vers le S et le SO, comme les immatures ( $G_{test_5} = 2,78$  ; ns). Les oiseaux d'Europe centrale migrent vers l'Autriche, la Suisse, l'Italie et même la Sicile. Ceux de l'Europe du Nord descendent parfois jusqu'à la mer

Méditerranée (Gruissan, Aude), la mer Adriatique (Venise) ou dans les vallées alpines (Tessin suisse, Trente, Autriche) (Fig. 9).

En Europe du NO, les migrateurs sont rares ; un mâle bagué en Westphalie (Dortmund, 31/8/96) a toutefois voyagé jusqu'au Portugal (Coïmbra, 26/01/98 ; 1770 km)! Dans la Péninsule ibérique, on mentionnera 3 oiseaux sur 75 qui ont effectué un déplacement important (> 200 km), un vers la Tchéquie où il est retrouvé en été (nicheur ?), un autre vers le sud de l'Espagne et le dernier en France, vers le nord-est alors que la migration d'automne battait son plein.

#### 4. Les oiseaux « volants »

Les volants ( $n = 667$ ) sont également assez sédentaires puisque 85 % restent sur place, sauf au printemps (66 %) et en Europe centrale (73 %) (Tableau 6).

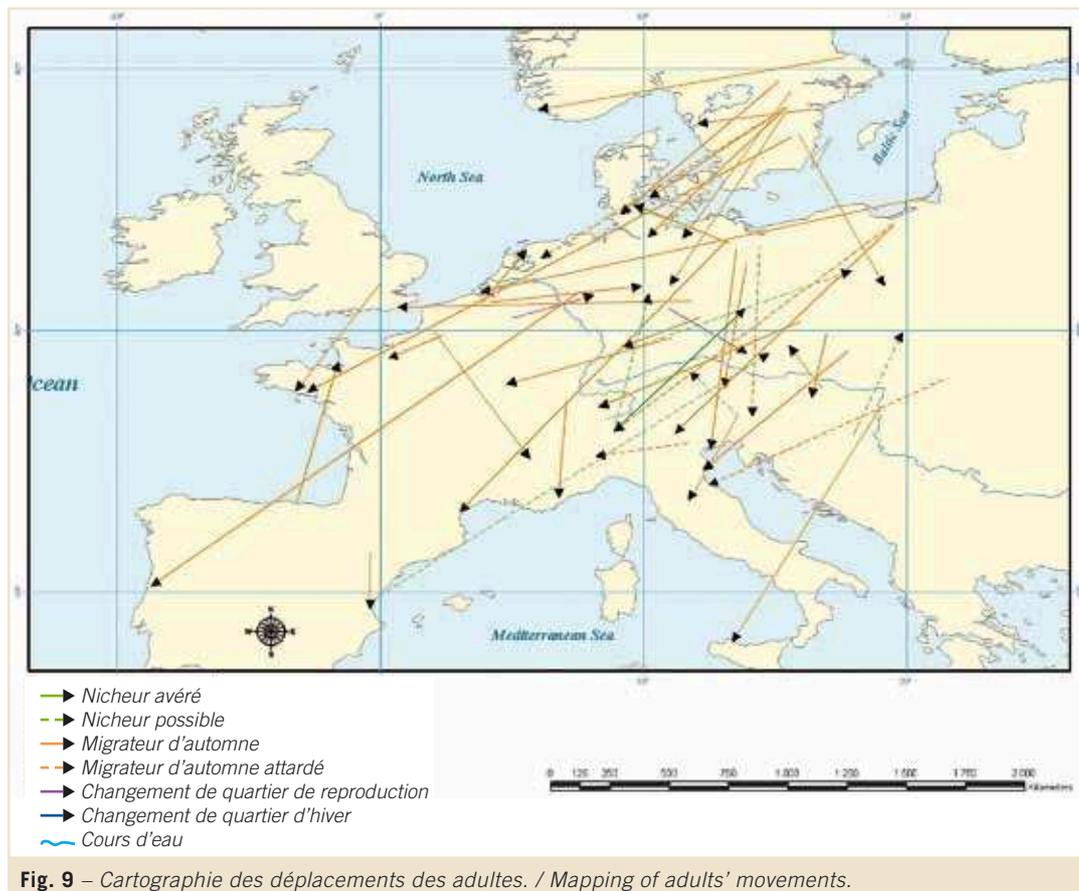


Fig. 9 – Cartographie des déplacements des adultes. / Mapping of adults' movements.



Au printemps, les 8 migrateurs s'orientent vers le NO (1), le N (1), le NE (5) et l'E (1), comme c'est le cas pour les adultes mais les proportions sont différentes : il y a plus de migrateurs de printemps que chez les adultes bien que les différences ne soient pas significatives ( $G_{test_6} = 7,73$  ; ns ; en regroupant les catégories, sédentaires, erratiques et migrateurs, le résultat est semblable :  $G_{test_2} = 4,65$  ; ns).

En période de reproduction, ils sont très casaniers, comme les adultes : la distribution de fréquence pour la distance n'est pas différente pour adultes et « volants » ( $G_{test_3} = 4,54$  ; ns).

En automne, « volants » et adultes se comportent pratiquement de la même manière : les différences pour les distances parcourues ne sont pas significatives ( $G_{test_6} = 2,91$  ; ns) et les valeurs sont identiques pour les azimuts à longue distance ( $G_{test_6} = 1,02$  ;  $p > 0,975$ ). Pour les déplacements à moyenne distance, les volants se dispersent dans toutes les directions : ce patron est presque homogène ( $G_{test_7} = 2,47$  ;  $p > 0,9$ ) alors que les adultes montrent des directions cardinales éclatées : E, SO et NO (Fig. 10). Le comportement migrateur est nettement plus accusé en Europe centrale (12 %) et en Europe du Nord (10 %). Entre les sexes, nous n'avons trouvé de différences significatives ni sur les distances (MW,  $Z = 1,48$  ; ns), ni sur les orientations (MW,  $Z = 0,68$  ; ns).

## Discussion

Nous pensons que les habitudes de baguage influencent les résultats : la probabilité de recapture d'un oiseau à proximité de son lieu de baguage est plus élevée qu'à longue distance, notamment lorsque les bagueurs restent sur place des jours entiers voire des semaines (stations de baguage permanentes, notamment en Italie et en Hongrie). La probabilité de reprendre un oiseau à court terme est plus importante dans les stations « fixes » que pour des bagueurs qui changent régulièrement de site. Peut-être serait-il judicieux de ne pas prendre en compte les recaptures récentes, de moins de 10 jours entre baguage et reprise ? Toutefois, il est avéré que certains oiseaux se déplacent très tôt après leur baguage et assez loin (Tableau 3). Nous n'avons donc pas de solution satisfaisante pour traiter ce

genre de données mais ne faut-il rien tenter parce qu'elles sont entachées de biais méthodologiques ? Nous avons tranché le débat en restant prudent.

### 1. Dispersion des immatures : automne et hiver

La distribution de fréquence des classes de distance montre quelques traits remarquables :

- La plupart des juvéniles restent près de l'endroit où ils ont été bagués, au contraire des pulli qui ont plus tendance à quitter les lieux où ils sont nés : 83,6 vs 45,9 %. Ces proportions ne sont pas à prendre à la lettre car les données ne sont pas toutes comparables : très peu de juvéniles suédois ont été recapturés au contraire des italiens p.ex. Toutefois, en ne prenant que les trois régions (EC, EN et ENO) où les données sont comparables, on obtient des valeurs très voisines : 84,3 vs 48,6 %.
- La proportion d'« erratiques » est nettement plus faible pour les juvéniles que pour les pulli (11,9 vs 40,5 %). Juvéniles et pulli se dispersent dans toutes les directions de manière presque

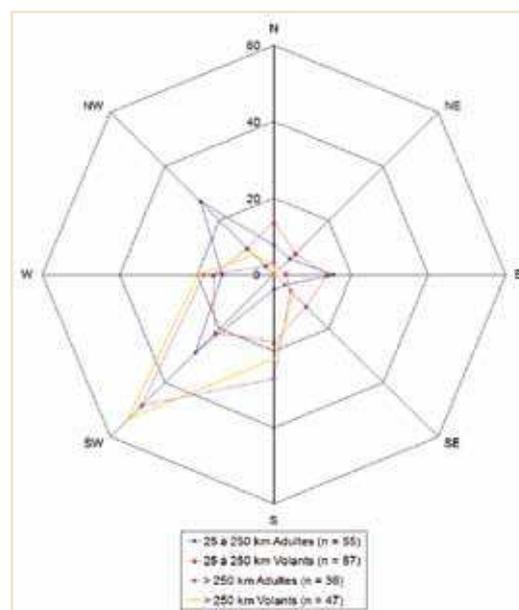


Fig. 10 – Distribution de fréquence (%) de l'orientation des déplacements (automne) des adultes et des « volants ». / Frequency distribution of the orientation of the adult and « flyings » movements (autumn).



homogène. On a l'impression d'une dispersion radiante.

- Pour les pulli, la tendance à migrer, importante en Suède (33 %), diminue en Europe du Nord (23 %), puis en Europe centrale (9 %) et finalement en Europe du Nord-Ouest où seulement 5 % sont migrateurs. Le schéma est à peu près identique chez les juvéniles : la tendance à migrer est plus forte en Europe du Nord (9 %), un peu moins accusée en Europe centrale (6 %), nettement moindre en Europe du Nord-Ouest (3 %) et pratiquement nulle en Grande-Bretagne, en Italie et en Espagne. L'orientation de la migration des pulli est particulièrement concentrée vers le SO, notamment pour des pulli suédois. Pour les juvéniles, la dispersion est plus éclatée : S, SO et O avec un petit pic vers le SO.
- Déjà en juin, des immatures se font reprendre mais c'est à la charnière d'août et de septembre que la proportion des reprises est maximale, comme le constatent également ARIZAGA *et al.* (2010). Pour les immatures, ces mois correspondent à un pic de mortalité (LIBOIS, *en prép.*). Il est donc possible que le nombre de recaptures fléchisse déjà au début de l'automne. Toutefois, comme l'activité des bagueurs est aussi plus concentrée en automne qu'en hiver, il est difficile de faire la part entre mortalité automnale des Martins-pêcheurs et effort de capture des bagueurs.

On pourrait penser que les populations de Grande-Bretagne sont isolées mais des échanges existent entre les îles Britanniques et le continent. Cependant, les cas demeurent relativement rares puisque sur plus de 800 recaptures de Martins-pêcheurs d'origine britannique, 5 oiseaux seulement ont été repris sur le continent : une femelle adulte en Bretagne (près de Lorient) et 4 juvéniles : un en Espagne (St. Sébastián), un à Guernesey, un en Normandie (Cabourg) et enfin un en Belgique (est de Gand). Huit oiseaux continentaux venant de Belgique, Pays-Bas, nord de la France et nord de l'Allemagne ont été repris en Grande-Bretagne sur un total de plus de 900 Martins-pêcheurs recapturés et bagués dans le nord-ouest de l'Europe. Toutefois, les échanges sont beaucoup plus fréquents sur le continent, même dans les péninsules méditerranéennes.

Il semble que des oiseaux se déplacent plus volontiers vers les côtes lorsque l'hiver est sévère (MOR-

GAN & GLUE, 1977 ; MARTIN & PÉREZ, 1990 ; ARIZAGA *et al.*, 2010). En automne, nombreux sont les immigrants qui arrivent dans les grands complexes humides comme la Camargue (KRAMER, 1966), le bassin d'Arcachon (obs. pers.) ou les mangroves malaises (HELBIG, 1987).

Cependant, même au cœur des hivers les plus rudes, certains Martins-pêcheurs restent sur place. Ils doivent alors pêcher dans des zones libres de glace, sur des tronçons rapides de rivières ou au déversoir d'étangs, là où une chute d'eau permanente empêche le gel. Il n'est pas exceptionnel alors de rencontrer plusieurs Martins-pêcheurs exploitant la même petite poche d'eau libre, le même rapide. Ainsi, deux « groupes » hivernaux de Martins-pêcheurs non bagués, l'un de 5 individus (1 fem. ad. et 4 juvéniles) à Lentilles (Aube) et l'autre de 3 juvéniles à Outines (Marne) pêchaient côte à côte à la bonde de ces étangs gelés (31/12/1992). Un test génétique sur ces deux « groupes » a montré qu'à Outines, un des individus était « étranger » et qu'à Lentilles deux étaient « étrangers » également. Les autres tests ne sont pas concluants mais cela montre qu'il ne s'agissait pas de fratries mais de rassemblements de circonstance, d'un tropisme alimentaire (obs. pers.).

## 2. Dispersion des ex-immatures après l'hiver

Les distributions de fréquence des déplacements au printemps sont très différentes entre ex-pulli et ex-juvéniles : les derniers sont plus sédentaires (73 %) que les premiers (34 %). Les proportions des erratiques sont également inégales : 21 % pour les ex-juvéniles et 59 % pour les ex-pulli. En ce qui concerne les grandes distances, il n'y a pas de différence significative : l'orientation des erratiques est homogène dans les 8 directions cardinales.

On peut imaginer que les juvéniles ont déjà parcouru quelque distance entre le terrier natal et le lieu de leur baguage. Le cas échéant, ils ont trouvé un endroit idoine pour nicher alors que les pulli sont chassés du domaine vital par leurs parents (BEZZEL, 1980, HALLET-LIBOIS, 1985). Ces différences entre ex-pulli et ex-juvéniles paraissent cohérentes par rapport à la biologie de l'oiseau.

Pour nicher, les ex-pulli ont plus tendance à s'en aller plus loin que les ex-juvéniles (43 vs 24 %). C'est le même constat qu'en mars. En fonction des régions, les distances parcourues ne sont pas dif-



férentes mais, en revanche, les « nicheurs sûrs » voyagent moins et moins loin que les « nicheurs probables ». Nous pensons que cet effet est dû à un artifice d'échantillonnage : deux groupes de données sont concentrés, d'une part dans le sud de la Belgique (années 1985 à 1994) et, de l'autre, au nord de Dresden (Allemagne) (années 1999 à 2004). Cela concerne des bagueurs (moi-même en Belgique) qui ont recherché systématiquement les nichées dans un territoire particulier, les ont bagués et ont pris les adultes au nid ou aux environs immédiats. L'effort de recapture a donc été concentré dans des régions relativement restreintes et pendant plusieurs années.

Seuls trois pulli ont niché dans leur terrier d'origine. Cette dispersion postnatale est un système qui peut éviter la consanguinité, bien qu'il ne soit pas sans faille. Nous avons vu deux cas d'inceste : un frère et une sœur bagués au nid (pulli) à Virelles (1987, N 50°03,867' E 04°20,437', Eau Blanche) et repris nicheurs à Gochenée (1988, N 50°12,134' E 04°45,589', Hermeton) et une fille avec son père dans le nid natal (Godinne, 1992, N 50°21,122' E 04°52,412', Meuse). Toutefois, la lecture des numéros de bague lors d'une recapture n'est pas suffisante pour obtenir une preuve indiscutable de l'origine des jeunes : de nombreux cas de parasitisme intraspécifique de nichée (ponte dans le nid d'autres couples) ont été publiés, notamment chez les Accenteurs mouchet *Prunella modularis* (DAVIES, 1992), les Hirondelles de cheminée *Hirundo rustica* (MØLLER, 1994) et bien d'autres (GRIFFITH *et al.*, 2002). Des prises de sang ont donc été effectuées sur ces oiseaux. Les tests génétiques ont confirmé l'inceste (BOUILLENNE, 1989 ; Libois, *non publ.*). Dans la nature, l'inceste est rare chez les oiseaux, même s'il y a des circonstances favorisantes (KREBS & DAVIES, 1999).

Concernant les trajets distants de 26 à 250 km, les résultats montrent qu'il n'y a pas de direction privilégiée.

Chez les ex-juvéniles comme chez les ex-pulli, la distribution de fréquence des distances est pratiquement identique lors de leur premier automne. Donc, en d'autres termes, les différences entre pulli et juvéniles demeurent. Inutile de reprendre les commentaires de la première partie de la discussion : ils sont semblables. Cependant, les nombres d'oiseaux sont clairement moindres et, de ce fait, l'analyse a concerné seulement l'ensemble des données sans tenir compte des régions.

### 3. Dispersion des adultes et des « volants »

Normalement, au printemps, les oiseaux sont déjà cantonnés. Certains, toutefois, s'attardent dans leurs quartiers d'hiver et remontent plus tard vers leur domaine de nidification, à des distances de plus de 500 km.

Au moment de la reproduction, les adultes restent sur place : c'est logique puisqu'ils sont attachés à leur nid et à leurs jeunes. Quelques oiseaux, cependant, peuvent changer de canton ou bien partir précocement, déjà à la fin juin, après une unique nidification. On peut aussi imaginer que des célibataires soient erratiques tout l'été.

En automne, les fréquences de distribution des distances ne sont pas homogènes entre les régions : les adultes suédois étant migrateurs, la tendance migratoire diminue de l'Europe du Nord vers l'Europe centrale, puis l'Europe du NO et enfin la Grande-Bretagne et les péninsules méditerranéennes. Si on exclut les données suédoises, les patrons de distribution de fréquences des distances ne sont pas différents entre adultes et juvéniles ou ex-juvéniles ( $G_{test_{12}} = 13,00$  ; ns).

Les erratiques n'ont pas une direction de déplacement particulière mais les migrateurs suivent une orientation (S) SO (O), comme chez les pulli.

Les « volants » se comportent de la même manière (orientation, fréquence de distribution des distances) que les adultes pour chacune des saisons.

### 4. Sexe

En automne, les pulli femelles se déplacent plus loin que les mâles mais seulement en Europe centrale et en Europe du Nord. En Suède et en Europe du Nord-Ouest, il n'y a pas de différence entre sexes. Après l'hiver, les mâles « nicheurs sûrs » sont plus fidèles que les femelles à leur canton, ce que BUNZEL (1987) a aussi remarqué. Cependant, lorsqu'on prend l'ensemble des ex-pulli nicheurs, la différence disparaît.

Pour les juvéniles et ex-juvéniles, nous n'avons vu aucune différence entre sexes concernant les distances parcourues, globalement ou en scindant les données par région et par saison : automne de leur première année, printemps, étés et automnes sui-



vants. Une seule différence a été notée en Europe du Nord, les femelles étant moins casanières (automne de première année).

En ce qui concerne les adultes et les « volants », la tendance à se déplacer en automne est la même chez les deux sexes et les distances parcourues ne sont pas différentes sur le plan statistique. En période de reproduction, les mâles sont plus philopatrics que les femelles qui changent plus volontiers de canton de nidification.

Enfin, nous n'avons pas trouvé de divergences entre mâles et femelles à propos des orientations cardinales, pour les juvéniles « erratiques » (< 250 km) du premier automne. Au-delà de 250 km (« migrants »), les mâles juvéniles préfèrent les azimuts S et SO alors que les femelles s'orientent vers le SO et O mais le nombre d'oiseaux est trop faible pour être représentatif.

BEZZEL (1980) écrit, cependant, que la masse des migrants est constituée de jeunes oiseaux et de femelles adultes. Par ailleurs, CRAMP (1985) estime que les femelles adultes se déplacent plus volontiers que les mâles adultes. Ces affirmations doivent donc être considérées avec quelques réserves, voire parfois fortement modulées. Dans la présente analyse, les femelles adultes ne constituent pas une grande proportion de migrants par rapport aux mâles. Certes, la fréquence des déplacements est un peu plus grande chez les femelles (24 %) que chez les mâles (15 %), encore que ces différences ne soient pas significatives.

---

## Conclusions

---

L'ensemble des données traitées ici montre clairement que femelles et mâles ont des patrons de déplacement et d'orientation similaires, que ce soit des immatures, des ex-immatures ou des adultes. Quelques exceptions sont toutefois notées : en automne de leur première année, les juvéniles et les pulli femelles de l'Europe du Nord se déplacent plus volontiers et plus loin que les mâles. Il en est de même pour les pulli d'Europe centrale. En période de reproduction, les mâles sont plus philopatrics que les femelles. Le mâle, territorial, connaît bien son domaine vital, en particulier ses ressources. La femelle peut « choisir »

et chercher plus loin un mâle plus âgé, plus expérimenté. Le succès reproducteur des mâles âgés a été démontré : ils sont précoces pour nicher et réussissent plus fréquemment plusieurs nichées par rapport à des mâles de première année (LIBOIS, 1994). En revanche, l'effet de l'âge des femelles ne semble pas jouer dans l'appariement et la reproduction (ibidem).

La dispersion natale est assez prononcée chez le Martin-pêcheur : les ex-pulli ne reviennent pas nicher au terrier parental, sauf quelques exceptions. Les trajets à longue distance sont nettement orientés vers le sud-ouest en automne. Les pulli nés en Suède sont essentiellement migrants et la propension à migrer diminue vers le sud et vers l'ouest.

La dispersion des juvéniles est beaucoup moindre. La fréquence des migrants est plus accusée en Europe du Nord, un peu moindre en Europe centrale, moindre encore en Europe du nord-ouest et pratiquement nulle en Grande-Bretagne et dans les péninsules méditerranéennes. L'orientation des migrants d'automne montre un front plus étalé : S, SO et O.

Les trajets à moyenne distance, chez les pulli comme chez les juvéniles, s'orientent en étoile dans toutes les directions, que ce soit en automne de la première année ou lors des automnes suivants. Il en est de même lorsque ces oiseaux se fixent pour nicher.

Les adultes sont encore plus sédentaires que les juvéniles. Les patrons de dispersion sont cependant semblables à ceux des juvéniles et à ceux des ex-juvéniles.

Pour les pulli, la dispersion natale est relativement importante et peut réduire la consanguinité mais la dispersion à moyenne ou longue distance est un mécanisme coûteux sur le plan énergétique et à cause des risques du voyage : prédateurs, ressources inconnues (abris, nourriture). Dans les régions où le climat le permet, les Martins-pêcheurs demeurent près de leur domaine de reproduction en automne et en hiver. Dès les premiers beaux jours de mars, les adultes ont la faculté de nicher précocement, ce qui augmente leur taux intrinsèque de reproduction : ils peuvent occuper les meilleurs endroits et réussir 3 nichées successives, voire 4, dans des circonstances particulières (LIBOIS, 1993 & 1994).

Dans une grande partie de l'Europe, le Martin-pêcheur est sédentaire ou erratique. Cependant, certains ont un comportement migrant, laissant penser que la stratégie de déplacement est inhérente à chaque individu. En Suède, en revanche, ces oiseaux sont pratiquement tous migrants,



immatures comme adultes ; c'est que le risque de gel hivernal est maximal sauf dans la frange côtière. La stratégie semble y être différente et il serait très intéressant de comparer les populations suédoises avec celles de la Belgique et celles, beaucoup plus sédentaires, de la région méditerranéenne.

Enfin, l'aptitude du Martin-pêcheur pour des déplacements et de longues migrations à travers toute l'Europe confirme la nécessité d'efforts internationaux pour assurer le maintien des populations de cette espèce emblématique dans un bon état de conservation.

REMERCIEMENTS – Cet article est essentiellement basé sur les données d'Euring et de l'IRScNB. J'exprime ma vive reconnaissance à leurs gestionnaires : Chris de Feu (Euring.com), Walter Roggeman et Didier Vangeluwe (Belgique). Je remercie le Centre Belge de Baguage, Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique (SPP Politique scientifique) et tous les bagueurs bénévoles qui collectent les données et participent au financement du système. Je remercie aussi chaleureusement Thierry Kervyn (Service Public de Wallonie – DGARNE) qui a composé les cartes et, comme René ROSOUX (Muséum des sciences naturelles d'Orléans) et Jacques Franchimont (Faculté des Sciences de Mèknès), a relu attentivement ce manuscrit. Un grand merci également à Jean-Louis Dambiermont pour son remarquable travail de relecture. Enfin, je sais gré à Richard Hardwick d'avoir assuré la traduction du résumé anglais.

## Bibliographie

ALLOGO-OBAGUE, D. (1993) : *Étude par radio-pistage du domaine vital et du budget d'activités d'un martin-pêcheur mâle (Alcedo atthis L.) en période de reproduction*. Mémoire Master Sc. nat. appl. et Ecodéveloppement. Univ. de Liège, 59 p.

ARIZAGA, J., MENDIBURU, A., ALONSO, D., CUADRADO, J.F., JAUREGI, J.I. & SANCHEZ, J.M. (2010) : Common Kingfishers *Alcedo atthis* along the coast of northern Iberia during the autumn migration period. *Ardea*, 98: 161-167.

BARIS, S., ERCIYAS, K., GÜRSOY, A., ÖZSEMI, C. & NOWAKOWSKI, J.K. (2005) : Cernek - a new bird ringing station in Turkey. *Ring*, 27 (1): 113-120.

BEZZEL, E. (1980) : Gattung *Alcedo* L., 1758 in Glutz von Blotzheim, U.N. & K.M. Bauer, *Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Band 9: Piciformes Columbiformes*. Akad. Verlagsgesellschaft, Wiesbaden, pp. 735-774.

BOUILLENNE, C. (1989) : *Utilisation des marqueurs génétiques polymorphes (minisatellites) pour l'étude des relations de parentèle chez le martin-pêcheur d'Europe (Alcedo atthis L.)*. Mémoire Sc. zoologiques, Université de Liège.

BUNZEL, M. (1987) : *Der Eisvogel (Alcedo atthis) in Mittelwestfalen. Studie zu seiner Brutbiologie, Populationsbiologie, Nahrung und Siedlungsbiologie*. Thesis PhD, Wilhelms-Universität Münster, 236 p.

ČECH, P. (2006) : *Reprodukční biologie ledňáčka říčního (Alcedo atthis) a možnosti jeho ochrany v současných podmínkách České republiky*. *Sylvia*, 42 : 49-65.

CRAMP, S. éd. (1985) : *The birds of the Western Palearctic*. Vol.4: *Terns to Woodpeckers*. Oxford University Press, Oxford.

DAVIES, N.B. (1992) : *Dunnock behaviour and social evolution*. Oxford University Press, Oxford.

DOUCET, J. (1971) : Mue des rémiges et des rectrices chez le martin-pêcheur d'Europe. *Le Gerfaut*, 61, 14-42.

FRY, C.H., FRY, K & HARRIS, A. (1994) : *Kingfishers, Bee-eaters & rollers*. Chris Helm, London.

GRIFFITH, S.C., OWENS, I.P.F., THUMAN K.A. (2002) : Extra-pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function. *Molecular Ecology*, 11: 2195-2212.

HALLET-LIBOIS, C. (1985) : Modulations de la stratégie alimentaire d'un prédateur: éco-éthologie de la prédation chez le martin-pêcheur, *Alcedo atthis* (L. 1758), en période de reproduction. *Cahiers d'Éthologie appliquée*, 5 (4) : 1-206 p.

HELBIG, A. (1987) : Zur Ökologie des Eisvogels (*Alcedo atthis*) in einem südostasiatischen Überwinterungsgebiet. *Journal für Ornithologie*, 128: 441-456.

HLADIK, B. & KADLEC, O. (1964) : Ergebnisse des Beringung des Eisvogels (*Alcedo atthis*) in des Tschechoslowakei. *Zoologické Listy*, 13: 1-8.

HÜRNER, H. (2003) : *Utilisation du domaine vital chez le martin-pêcheur (Alcedo atthis)*. Cas de deux mâles voisins. Mémoire DEA Sciences naturelles (zoologie), Université de Liège, 50 p.

KRAMER, P. (1966) : Der Eisvogel (*Alcedo atthis*) auf dem Zug in und durch die Camargue. *Die Vogelwarte*, 23: 163-172.

KREBS, J. R. & DAVIES, N. B. (1999): *Behavioural ecology. An Evolutionary approach*. IVth Edition Blackwell, Oxford, 456 p.

LIBOIS, R.M. (1993) : Réussite de quatre nichées successives chez le martin-pêcheur d'Europe (*Alcedo atthis*) au cours de la même saison. *Aves*, 30: 31-36.

LIBOIS, R. (1994) : Démographie du martin-pêcheur (*Alcedo atthis*) : incidences climatiques sur le succès reproducteur. *Gerfaut*, 84 : 19-38.

LIBOIS, R. (*en prép.*) : Causes de mortalité et survie du martin-pêcheur (*Alcedo atthis* L.) en Europe.

MARTIN, J.A. & PÉREZ, A. (1990) : Movimientos del Martin pescador (*Alcedo atthis* L.) en España. *Ardeola*, 37: 13-18.

MEDWAY, L. & WELLS, D.R. (1976) : *The birds of the Malay Peninsula*. Vol. 5. London.



- MØLLER, A.P. (1994) : *Sexual selection and the barn swallow*. Oxford University Press, Oxford.
- MORGAN, R. & GLUE, D. (1977) : Breeding, mortality and movements of kingfishers. *Bird Study*, 24: 15-24.
- ROHDE, K. (1961) : Ringfunde des Eisvogels (*Alcedo atthis ispida*). *Auspicium*, 1 : 232-242.
- SCHIFFERLI, A (1963) : Schweizerische Ringfundmeldung für 1961 und 1962. *Ornithologische Beobachter*, 60: 166-203.
- SOKAL, R. & ROHLF, J. (1981) : *Biometry*. 2<sup>nd</sup> ed., Freeman & Co., New-York, 859 p.
- SPEEK, G., CLARK J.A., ROHDE, Z., WASSENAAR, R.D. & VAN NOORDWIJK, A.J. (2008) : *The Euring exchange code 2000*. Heteren, Vogeltrekstation, Arnhem, 143 p.
- SPENCER, R. (1963) : Report on bird ringing for 1962. *British birds*, 56 : 477-524.
- WOODALL, P.F. (2001) : Family Alcedinidae (kingfishers). Pp. 130-249, in *Handbook of the birds of the world*, vol. 6. Ed. del Hoyo J., Elliott A. & Sargatal J. Lynx, Barcelone.

ROLAND LIBOIS

Laboratoire de zoogéographie,  
Université de Liège,

Bâtiment B22, Boulevard du Rectorat, 27  
B-4000 Sart Tilman (Liège, Belgique)  
[Roland.Libois@ulg.ac.be](mailto:Roland.Libois@ulg.ac.be)

#### SUMMARY – Migration and movements of the Common Kingfisher *Alcedo atthis* in Europe

Previous publications on the migrations and movements of Kingfishers have been limited to a few countries; there has not been any previous synthesis of the data from the whole of Europe. The present study, based on the Euring database, relates to the movements of 5.991 ringed and recaptured birds. The data were classified according to the status of each individual (pulli, juvenile or adult) as noted at ringing, the time of year (autumn and winter; spring; breeding period), and general geographical area (see Materials and Methods).

In the first autumn and winter, half of the pulli remained in the nesting area. Those that did move (between 25 and 250 km) dispersed approximately equally in all directions. The tendency to migrate was most marked among birds born in Sweden. The tendency decreased progressively in the sequence Northern Europe / Central Europe / North-Western Europe, where only 5% of birds migrate, moving in a southwesterly direction. Juvenile birds are less mobile (approximately 80%) than the pulli. Those which do move have the same pattern of dispersion as the pulli. The tendency to migrate is especially marked in Northern Europe, and is almost non-existent in Great Britain and in the Mediterranean peninsulas.

In springtime, most birds are already nesting, but some migrate towards the N or NE, and some are delayed in their overwintering location.

During the nesting period, the ex-pulli rarely take over the burrow where they were born, while the majority of juveniles tend to remain in the area where they were first captured. Some adults do change area at this time, this tendency being more accentuated among females, while male birds appear to be more attached to their home territory.

In subsequent autumns the patterns of dispersion, of distance and of direction of ex-juveniles and ex-pulli are indistinguishable from those of the first autumn. In Sweden the adults migrate, whereas elsewhere adults have similar behaviours as juvenile birds; but adults are even more sedentary.