

UNE APPROCHE SYNECOLOGIQUE DES MILIEUX HUMIDES SAVOYARDS ET DE LEUR AVIFAUNE

par Hubert TOURNIER ⁽¹⁾ ⁽²⁾ et Philippe LEBRETON ⁽¹⁾

Du lac du Bourget au marais de Chautagne, du cours du Rhône moyen à la ripisylve subalpine de Maurienne, le département de Savoie présente une gamme étonnamment variée de milieux humides d'eau douce.

L'un d'entre nous a présenté par ailleurs les différents aspects descriptifs et autécologiques de ces divers biotopes et de leur avifaune (Tournier 1976) ; après une telle analyse, les écosystèmes élémentaires considérés constituent encore une mosaïque plus qu'un ensemble. Le présent travail se propose donc de prendre un recul synthétique nécessaire à double titre :

— *Ordonner les milieux* en saisissant leurs inter-relations, selon des gradients écologiques, si possible d'ordre dynamique.

— *Ordonner les espèces* ou autres taxons aviens, afin de dégager d'éventuelles corrélations entre peuplements végétaux et aviens, apportant ainsi une contribution à la connaissance des lois qui président à l'organisation, voire à l'évolution, de cette importante fraction des communautés vivantes.

1 — MILIEUX ET TECHNIQUES D'ETUDE

1.1. - VÉGÉTATION :

Les sites étudiés, décrits en détail par ailleurs (Tournier, 1976) sont au nombre de 5 : lac du Bourget, marais de Chautagne, marais de Billième, cours et ripisylve du Rhône chautagnard, ripisylve de l'Arc en Maurienne. S'appuyant sur les travaux de botanistes (Ozenda *et al.* 1962-1977) et notre expérience de terrain, nous avons pu y reconnaître l'existence de milieux élémentaires, parfois

(1) C.O.R.A. Laboratoire de Zoologie, Université Lyon I, 43, boulevard du 11-Novembre-1918, 69621 Villeurbanne.

(2) Groupe Ornithologique Savoyard et Département d'Ecologie, Centre Universitaire de Savoie, BP 143 - 73011 Chambéry.

homologables à des groupements végétaux d'ordre phytosociologique, mais auxquels il est préférable de donner valeur de formation végétale ; leur « physionomie », qui importe au premier chef pour l'oiseau, découle de la nature et de la structure de l'espèce (ou des espèces) végétale(s) dominante(s) et de la répartition en strates.

Ces formations sont au nombre de 25, depuis les milieux pionniers (berges, gravières...) jusqu'aux milieux « (pré)-climaciques » (peupleraie âgée, ripisylve subalpine...). Le tableau I donne plus d'indications en ce qui concerne la répartition de la végétation en strates.

Pour celles-ci, outre les strates aériennes (0 à 0,25 m ; 0,25 à 0,50 ; 0,50 à 1 m ; ... ; 16 à 32 m), nous avons tenu compte de deux strates subaquatiques (0 à -0,5 et -0,5 à -1,5 m) qui, si elles n'interviennent pas directement pour la nidification des oiseaux, sont de la plus haute importance pour le nourrissage de certains d'entre eux : la première strate intéresse les oiseaux aquatiques « de surface » (Colvert, Poule d'eau), la seconde les plongeurs (Foulque, Grèbe huppé).

Pour quantifier le « remplissage » de ces diverses strates, estimant que l'oiseau ne répond pas de façon linéaire à la présence de la végétation (1), nous avons compté pour 1/2 les strates très ouvertes, comme par exemple la strate représentée par quelques phragmites dans une prairie humide, et par 1 les strates au recouvrement supérieur à 30 %. Remarquons en outre que les strates ici délimitées se placent sensiblement sur une échelle de progression géométrique de raison 2 : chaque strate occupe donc un volume double de la strate qui lui est inférieure, et chaque nouvelle strate ajoute un volume égal à la somme des volumes des strates qu'elle surmonte.

Le « volume efficace » (V) occupé par les strates, exprimé en m^3/m^2 , représente la somme des volumes des diverses strates superposées, avec les mêmes conventions que ci-dessus (coefficient 0,5 pour les strates dont le recouvrement est inférieur à 30 %) (2).

(1) Ainsi, le premier arbrisseau colonisant une prairie permet-il l'installation d'un Traquet pâtre, qu'un second ne suivra pas forcément lors de l'apparition d'un deuxième arbrisseau proche (compte tenu de la notion de territoire avien) ; en outre, un effet de tassement est également sensible au niveau des densités végétales qualifiables de forestières. A la limite, on peut écrire que l'oiseau, très sensible au début au remplissage d'une strate, de moins en moins sensible ultérieurement, répond selon une loi sensiblement logarithmique à ce paramètre de milieu.

(2) Ainsi, pour la prairie à *Schoenus* par exemple, les strates 0 à 0,25 m et 0,25 à 0,50, affectées d'un coefficient 1 représentent chacune un volume de $0,25 \times 1 = 0,25 \text{ m}^3/\text{m}^2$; la strate 0,50 à 1 m, affectée d'un coefficient 1/2, représente un volume de $0,50 \times 1/2 = 0,25 \text{ m}^3/\text{m}^2$, soit un volume efficace pour ce milieu de $0,75 \text{ m}^3/\text{m}^2$.

TABLEAU I

Paramètres des milieux humides savoyards étudiés.

MILIEUX	Stratification (en mètre)										Nombre de strates	Volume végétal efficace (m3/m2)	Volume végétal réel (m3/m2)	Nombre d'espèces d'oiseaux	Log du nombre d'espèces
	-1,5 à -0,5	-0,5 à 0	0 à 0,25	0,25 à 0,5	0,50 à 1 m	1 à 2 m	2 à 4 m	4 à 8 m	8 à 16 m	16 à 32 m					
A Phragmitaie aquatique	1	1	1	1	1	1					6	3,50	3,50	10	1,00
B Phragmitaie semi-aquatique			1	1	1	1					4	2		4	0,60
C Phragmitaie à <i>Carex</i> (humide)			1	1	1	1					4	2	2	4	0,60
D Phragmitaie à <i>Carex</i> et arbustes			1	1	1	1	1				5	4	2,40	13	1,11
E Caricaie			1	1	1	1/2					3,5	1,5		4	0,60
F Prairie à <i>Schoenus</i>			1	1	1/2						2,5	0,75	0,70	6	0,78
G Prairie à Molinie			1	1	1	1/2					3,5	1,50	1	6	0,78
H Prairie à Molinie et <i>Rhamnus</i>			1	1	1	1/2					3,5	1,50	1	5	0,70
I Prairie mixte à <i>Schoenus</i> , <i>Carex</i> , <i>Cladium</i> , <i>Rhamnus</i>			1	1	1	1/2					3,5	1,50		3	0,48
J Groupement à <i>Cladium</i>			1	1	1	1/2					3,5	1,50	1,20	3	0,48
K Prairie à Molinie, <i>Carex</i> , Phragmites			1	1	1	1/2					3,5	1,50		2	0,30
L Prairie à Solidage, Phragmites, arbustes			1	1	1	1	1				5	4	2,2	11	1,04
M Lande à Aunes			1	1	1	1	1	1			6	6	3	14	1,15
N Aunaie			1	1	1	1	1	1	1		8	24		30	1,48
O Peupleraie 1-2 ans			1/2	1/2	1/2	1/2	1/2	1/2			2,5	3,5		5	0,70
P Peupleraie 3-7 ans			1	1	1	1	1/2	1	1/2		6	8		23	1,36
Q Peupleraie 30 ans			1	1	1	1	1	1	1	1/2	8	24	12,20	39	1,59
R Gravières nues			1								1	0,25		1	0,00
S Gravières colonisées		1/2	1	1	1	1/2					4	2,50		7	0,85
U Lande à Saules			1	1	1	1	1				5	4	1,10	6	0,78
V Taillis de Saules			1	1	1	1	1	1			6	8		11	1,04
W Bois de Saules et Peupliers			1	1	1	1	1	1	1	1/2	8	24	10,80	43	1,63
X Berges		1/2	1								4,5	0,80		2	0,30
T Phragmitaie aquatique à <i>Typha</i>		1	1	1	1	1					5	2,5	2,5	7	0,85
Y Ripisylve subalpine			1	1	1	1	1	1	1/2		6,5	12	4,10	23	1,36

1.2. - AVIFAUNE :

Il s'agit d'une étude essentiellement qualitative, et le seul paramètre utilisé dans cette étude est la richesse de l'avifaune, représentée par le nombre N d'espèces nicheuses présentes dans chaque formation, y compris les espèces à grand territoire non retenues par Blondel et *al.* (1973).

1.3. - TRAITEMENT DE DONNÉES :

Nous avons utilisé concurremment deux techniques complémentaires, la méthode des coefficients d'affinité et l'analyse factorielle des correspondances.

1.3.1. - *La méthode des coefficients d'affinité :*

En fait, certaines de ces techniques n'ont rien de très contemporain : dès 1909, l'anthropologue Czekanowski emprunte au Suisse Jaccard (1908) la formule des coefficients d'affinité ; analysant ainsi divers ensembles, il les ordonne selon des tableaux de données révélateurs de l'ordre (ou du désordre) interne des systèmes étudiés. Coefficient de Jaccard et tableau de Czekanowski connurent leur plein emploi lors de l'avènement phytosociologique, à partir de 1940 : leur aide est en effet précieuse pour dégager la notion d'association végétale, basée — on le sait — sur l'existence de plantes caractéristiques apparaissant avec une fréquence-fidélité élevée dans des relevés ordonnés.

Plus rares par contre ont été les utilisations de ces méthodes en biologie animale, ornithologie notamment.

Nous avons procédé comme suit :

— *Etablissement du tableau de données brutes :*

Les milieux sont figurés en colonnes par ordre arbitraire (1) au nombre de 25 ; les espèces en rangées par ordre systématique, au nombre total de 78 (2). On se borne à la mention présence-absence de l'espèce dans chaque milieu, sans considération de densité.

— *Calcul des coefficients d'affinité* ornithologique des milieux comparés deux à deux, selon la formule de Jaccard :

$J \% = \frac{c}{a + b - c}$, où c est le nombre d'espèces en commun entre les deux milieux « A » et « B », a et b le nombre d'espèces de chaque milieu. Si aucune espèce n'est en commun, l'affinité est nulle, $J = 0$; si l'affinité est totale (le même milieu comparé à lui-même : $a = b = c$), $J = 100 \%$. (Ces données figurent dans le tableau II.)

(1) Obtenu par tirage au sort.

(2) Ont été exclues les espèces notées une seule fois dans les milieux forestiers recensés.

TABLEAU II
Tableau brut de Czekanowski.



	S	C	B	I	G	P	O	J	W	A	Q	M	U	N	K	T	D	X	L	H	F	V	E	Y	R	
S	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
C	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
B	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
I	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
G	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
P	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
O	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
J	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
W	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
A	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Q	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
M	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
U	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
N	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
K	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
T	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
D	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
X	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
L	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
H	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
F	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
V	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
E	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Y	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
R	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■

Gravières colonisées
 Phragmitaie (humide) à *Carex*
 Phragmitaie semi-aquatique
 Prairie à *Schoenus*, *Carex*, *Cladium* et *Rhamnus*
 Moliniaie
 Peupleraie 3-7 ans
 Peupleraie 1-2 ans
 Cladiaie
 Bois de Saules et Peupliers
 Phragmitaie aquatique
 Peupleraie 25-30 ans
 Lande à Aulnes
 Lande à Saules
 Aulnaie
 Prairie à Molinie, *Carex* et Phragmite
 Phragmitaie aquatique à *Typha*
 Phragmitaie à *Carex* et arbustes
 Berges
 Prairie à Solidage, Phragmite et arbustes
 Moliniaie (faciès à *Rhamnus*)
 Moliniaie (faciès à *Schoenus*)
 Taillis de Saules
 Cariçaie
 Ripisylve subalpine à Aulne blanc
 Gravières nues

TABLEAU III
Tableau ordonné de Czekanowski.

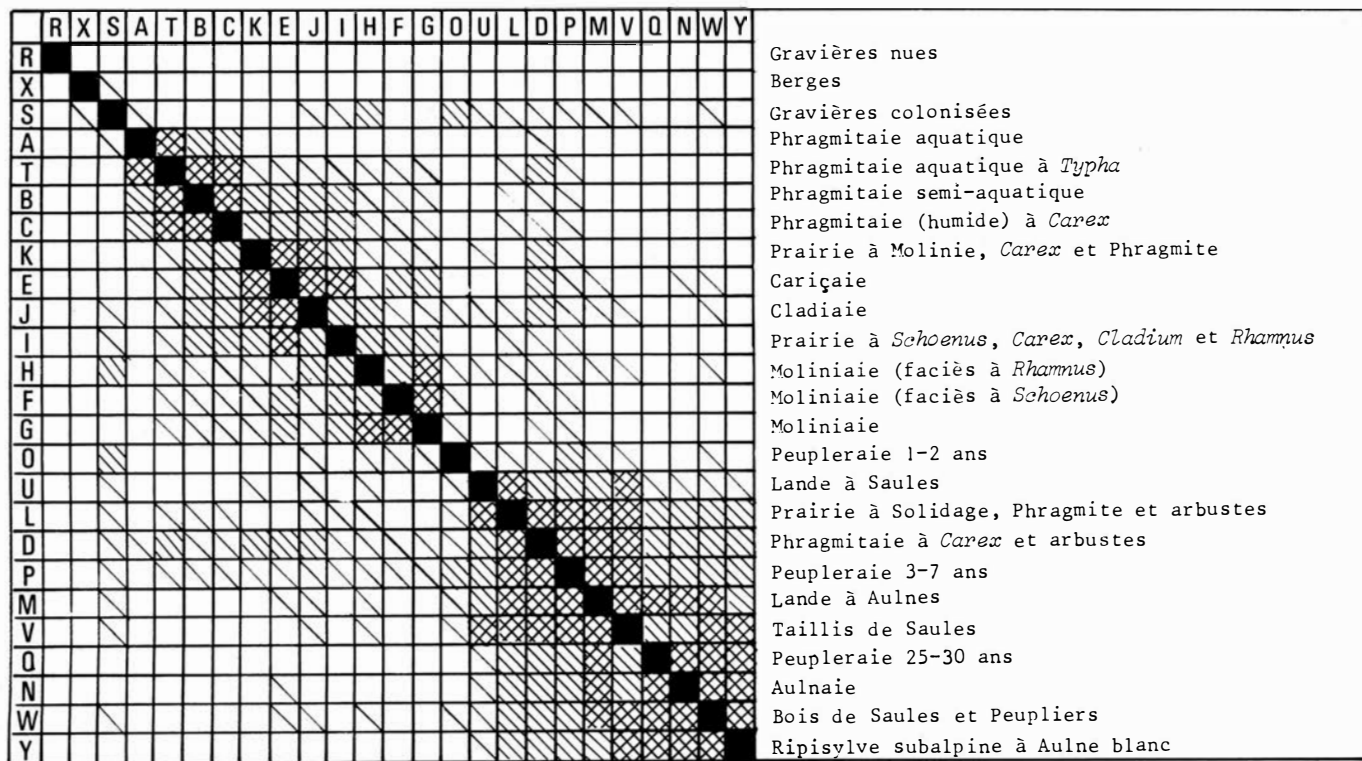
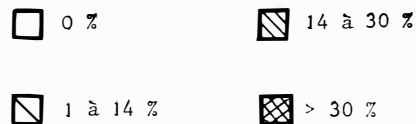


TABLEAU III a

Tableau ordonné de Czekanowski, avec valeurs numériques
des coefficients d'affinité (en % selon Jaccard).

	R	X	S	A	T	B	C	K	E	J	I	H	F	G	O	U	L	D	P	M	V	Q	N	W	Y			
R	■																										Gravières nues	
X		■	14																								Berges	
S		14	■	13						11	11	18			20	8	12	11	12	5	6				2		Gravières colonisées	
A			13	■	42	17	17											4									Phragmitaie aquatique	
T				42	■	57	57	12	10	11	11	8	8	8			6	20	12								Phragmitaie aquatique à <i>Typha</i>	
B				17	57	■	100	20	15	17	17	11	11	11			7	13	13								Phragmitaie semi-aquatique	
C				17	57	100	■	20	15	17	17	11	11	11			7	13	13								Phragmitaie (humide) à <i>Carex</i>	
K					12	20	20	■	50	50	25	14	14	14	12		21	4									Prairie à Molinie, <i>Carex</i> et Phragmite	
E					10	15	15	50	■	40	50	11	25	25			21	8	6		3	3	3				Cariçaie	
J			11		11	17	17	50	40	■	20	29	12	12	14	12	8	23	9	6	8				3		Cladiaie	
I				11		11	17	17	25	50	■	20	29	29	29		8	7	9								Prairie à <i>Schoenus</i> , <i>Carex</i> , <i>Cladium</i> et <i>Rhamnus</i>	
H				18		8	11	11	14	11	29	■	29	20	33	10	9	13	6	8	5	7			2		Moliniaie (faciès à <i>Rhamnus</i>)	
F						8	11	11	14	25	12	29	■	20	71	10		6	8								Moliniaie (faciès à <i>Schoenus</i>)	
G						8	11	11	14	25	12	29	33	■	71	10		6	4								Moliniaie	
O					20					14	10	10	10	■	10	7	6	23	5	7					2		Peupleraie 1-2 ans	
U						8			12	12	9			10	■	31	27	22	25	42	8	9	13	14			Lande à Saules	
L						12		6	7	7		8	8	13		7	31	72	43	39	47	15	17	17	15		Prairie à Solidage, Phragmite et arbustes	
D						11	4	20	13	13	21	21	23	7	6	6	6	6	27	72	52	35	41	17	19	16	23	Phragmitaie à <i>Carex</i> et arbustes
P						12		12	13	13	4	8	9	9	8	8	4	23	22	43	52	44	37	16	21	20	17	Peupleraie 3-7 ans
M											6	6	5				5	25	39	35	44	56	32	38	33	27	Lande à Aulnes	
V											8	7					7	42	47	41	37	56	28	28	41	43	Taillis de Saules	
Q																	8	15	17	16	32	28	76	78	39		Peupleraie 25-30 ans	
N																	9	17	19	21	38	28	76	79	36		Aulnaie	
W											3	3	2				2	13	17	16	20	33	41	78	79	36	Bois de Saules et Peupliers	
Y																	14	15	23	17	27	43	39	36	36		Ripisylve subalpine à Aulne blanc	

— *Etablissement du tableau brut selon Czekanowski :*

Un tableau de 625 (25×25) cases est ici dressé, colonnes et rangées correspondant, respectivement de haut en bas et de gauche à droite, aux 25 milieux pris dans l'ordre arbitraire ci-dessus (S...R). A l'intersection de la rangée C et de la colonne J, tout comme à l'intersection de la rangée J et de la colonne C, est porté le coefficient J_{cy} , ici égal à 17 % ; de même pour toutes les autres combinaisons. Le tableau est donc symétrique par rapport à une diagonale 100 %, représentée en noir ; d'autres conventions de représentation sont adoptées pour faire ressortir 4 classes d'affinité — respectivement nulle, faible, moyenne et forte — aux frontières plus ou moins empiriquement choisies (un tiers environ des données pour chacune des trois classes à $J > 0$).

— *Etablissement du tableau de Czekanowski ordonné :*

On permute alors empiriquement colonnes, donc rangées, de manière à provoquer des regroupements d'affinité, traduits par l'apparition de blocs d'affinités élevées près de la diagonale ; inversement doivent apparaître dans les angles « Sud-Ouest » et « Nord-Est » les valeurs de coefficients nuls ou sub-nuls. On obtient les figures des tableaux II et III.

1.3.2. - *La méthode d'analyse factorielle des correspondances :*

Aussi féconde que puisse se montrer la méthode d'analyse selon Czekanowski, on ne peut oublier que celle-ci est « unidimensionnelle », en ce sens qu'elle répartit les milieux selon un seul axe, la diagonale du tableau, et qu'elle ne peut donc résoudre des situations multidimensionnelles (c'est-à-dire lorsqu'existent plusieurs gradients non co-linéaires) ; s'affirme alors la supériorité de l'ordinateur, dont la puissance de calcul est sans commune mesure avec les méthodes « manuelles ».

Nous avons donc soumis les mêmes données que précédemment à l'analyse factorielle des correspondances, depuis quelques années classique dans le domaine biologique. Cette méthode analyse conjointement deux ensembles donnés, celui des milieux, celui des oiseaux, et permet d'extraire des facteurs d'importances diverses, représentant les relations entre les deux ensembles. Les conditions expérimentales sont celles couramment utilisées au Laboratoire de Biométrie de l'U.E.R. des Sciences de la Nature de l'Université de Lyon I (1).

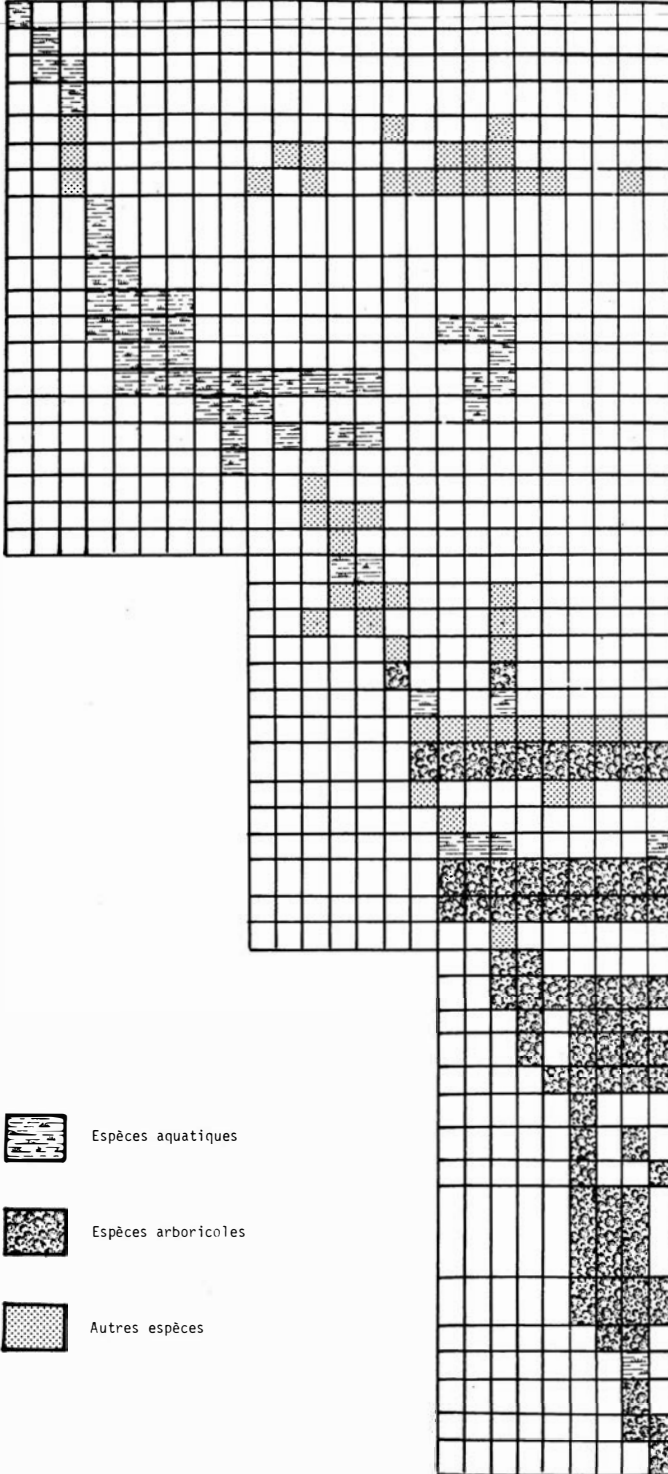
2 — ANALYSE DES DONNEES AVIFAUNISTIQUES

2.1. - PAR COEFFICIENTS D'AFFINITÉ


TABLEAU IV


Réorganisation du tableau initial de données milieux-espèces.

1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25
 R X S A T B C K E J I H F G O U L D P M V Q N W Y



- 1 Petit Gravelot
- 2 Martin pêcheur
- 3 Cincle
- 4-6 Guignette, Goéland, Berg. des ruisseaux
- 7 Bergeronnette grise
- 8 Traquet pâtre
- 9 Fauvette grisette
- 10-14 Foulque, Busard des roseaux
Grèbes huppé et castagneux, Cygne
- 15-17 Blongios, Poule d'eau, Rouss. turdoïde
- 18 Locustelle lusciniote
- 19 Râle d'eau
- 20 Rousserolle effarvatte
- 21 Bruant des roseaux
- 22 Locustelle tachetée
- 23 Râle de genêt
- 24 Canard colvert
- 25 Busard Saint-Martin
- 26 Caille
- 27 Alouette des champs
- 28 Courlis cendré
- 29 Traquet tarier
- 30 Faisan
- 31 Pie grièche écorcheur
- 32 Pipit des arbres
- 33 Gorgebleue
- 34 Rossignol
- 35-36 Troglodyte, Merle noir
- 37 Hypolaïs polyglotte
- 38 Fauvette des jardins
- 39 Rousserolle verderolle
- 40-41 Fauvette à tête noire,
Pouillot fitis
- 42 Pouillot véloce
- 43 Verdier
- 44 Chardonneret
- 45-46 Pinson, Mésange à longue queue
- 47 Mésange bleue
- 48-49 Mésanges charbonnière et boréale
- 50 Rougegorge
- 51-52 Pic vert, Pouillot siffleur
- 53-54 Pic épeichette, Gros bec
- 55 Pouillot de Bonelli
- Buse, Milan noir, Faucon crécerelle
- Pigeon ramier, Grive musicienne,
- 56-66 Sittelle, Grimpereau des jardins,
Étourneau, Lorient, Geai, Tourterelle
- 67-71 Coucou, Pic épeiche, Accenteur
mouchet, Corneille, Bouvreuil
- 72 Pie
- 73 Bouscarle
- 74-75 Chevette hulotte, Autour
- 76 Serin cini
- 77-78 Fauvette babillarde, Sizerin

 Espèces aquatiques

 Espèces arboricoles

 Autres espèces

2.1.1. - *Tableau de Czekanowski* — Son élaboration (tableau III) nous amène :

1) - A la séquence de milieux R-X-S-A-T-B/C-K-E-J-I-H-F-G-O-U-L-D-P-M-V-Q-N-W-Y, soit Gravières nues - Berges - Gravières colonisées - Phragmitaie aquatique - Phragmitaie à *Typha* - Phragmitaie semi-aquatique et Phragmitaie à *Carex* - Prairie à *Molinia*, *Carex* et *Phragmites* - Cariçaie - Cladiaie - Prairie mixte à *Schoenus*, *Carex*, *Cladium* et *Rhamnus* - Prairie à *Molinia* - Peupleraie 1-2 ans - Landes à Saules et Peupliers - Prairie à Solidages, Phragmites et arbustes - Phragmitaie à *Carex* et arbustes - Peupleraie 3-7 ans - Lande à Aunes - Taillis de Saules - Peupleraie 25-30 ans - Aunaie glutineuse - Bois de Saules et Peupliers - Ripisylve subalpine à Aune blanc.

2) - A la distinction de deux grands ensembles A - G d'une part, U - Y d'autre part, c'est-à-dire formations respectivement herbacées et ligneuses, la peupleraie de 1-2 ans (0) jouant le rôle d'intermédiaire. Des sectionnements plus fins peuvent être avancés, qui seront mieux justifiés ci-dessous.

— *Etablissement du tableau ordonné milieux-espèces* :

Les colonnes de milieux sont désormais ordonnées selon l'ordre R...Y qui vient d'être établi et qui correspond au dynamisme de la végétation et son influence sur l'avifaune ; quant aux oiseaux ils sont alors ordonnés par ordre d'apparition et de « spécificité » décroissante dans chacun des milieux successifs : on obtient alors le tableau IV. Des conventions de représentations sont adoptées pour indiquer respectivement les espèces aviennes aquatiques et arboricoles ; par différence ressortent les oiseaux « terrestres » (Alouette, Bergeronnette grise...) et inféodés aux buissons (Pie-Grièche écorcheur, Traquet pâtre...), c'est-à-dire des strates herbacées et buissonnantes.

2.1.2. - *Discussion des résultats* :

Une étude plus fine des tableaux ordonnés montre en fait l'existence de 6 sous-ensembles « consécutifs » ci-dessous détaillés (tableau V).

a) - 2.1.2.1. - Le sous-ensemble R-X-S :

Gravières nues, Berges, et Gravières colonisées : il s'agit donc des milieux pionniers d'eau courante, milieux toujours disponibles en un site donné par le jeu des submersions, divagation et éboulements résultant des courants et des crues. Ils se caractérisent par un très petit nombre d'espèces (9 au total, 7 au maximum, 4 en moyenne) ; chacun possède en outre une ou plusieurs espèces caractéristiques :

(1) Nous remercions le Laboratoire de Biométrie qui a assumé la programmation et les calculs relatifs à notre travail (J.D. Lebreton).

TABLEAU V

Quelques caractéristiques des peuplements aviens

Sous-ensembles	I			II				III				IV			V						VI				
Milieux	R	X	S	A	T	B	C	K	E	J	I	H	F	G	O	U	L	D	P	M	V	Q	N	W	Y
Nombre d'espèces	1	2	7	10	7	4	4	2	4	3	3	6	6	6	5	6	11	13	23	14	11	35	30	38	19
	4 ± 3			6 ± 3				3 ± 1				6 ± 0			12 ± 6						30 ± 8				
% de migrateurs	100	50	70	50	72	75	75	100	75	100	100	100	100	100	80	67	73	70	68	43	73	46	43	42	47
	75 ± 25			68 ± 10				90 ± 10				100			68 ± 12						45 ± 2				
% de carnivores	100	100	100	80	86	75	75	50	50	67	67	50	50	50	100	83	81	69	68	57	73	57	50	55	58
	100			80 ± 5				60 ± 10				50 ± 0			75 ± 15						55 ± 3				
% d'espèces caractéristiques	100	50	40	50								16	16				10		5			6			10
				6 milieux sur 14, moyenne 45 % (20 %)										4 milieux sur 11, moyenne 8 % (3 %)											

- Petit Gravelot pour R, Gravières nues ;
- Martin-pêcheur pour X, Berges ;
- Chevalier guignette, Goéland argenté et Bergeronnette des ruisseaux pour S, Gravières colonisées.

R et X sont des milieux très spécialisés. S l'est déjà moins, malgré ses caractéristiques, en raison d'espèces banales comme la Bergeronnette grise et la Fauvette grisette. La proportion de migrants (1) est moyenne, de l'ordre de 75 %, celle des « carnivores » maximale.

b) - 2.1.2.2. - Le sous-ensemble A-T-B et C :

Phragmitaie aquatique, Phragmitaie aquatique à *Typha*, Phragmitaie semi-aquatique et Phragmitaie à *Carex* : il s'agit donc de milieux où le roseau phragmite est l'élément fidèle et dominant, et où l'eau stagnante est constamment présente ; cette végétation herbacée peut atteindre plus de deux mètres de hauteur (strates dites herbacée et « buissonnante »).

Ces milieux se caractérisent par un nombre total, maximum et moyen d'espèces un peu plus élevé que précédemment (12, 10 et 6) ; la proportion d'espèces migratrices est voisine (68 %) celle des carnivores est moindre (85 %). Un milieu seulement est assez spécialisé : la Phragmitaie aquatique A, avec pas moins de 5 espèces aviennes caractéristiques : Foulque, Busard des roseaux, Grèbes huppé et castagneux, Cygne tuberculé.

B et C (Phragmitaie semi-aquatique et Phragmitaie humide à *Carex*) ont la même avifaune (qualitativement du moins), et sur leurs 4 espèces (toutes aquatiques), 3 (Locustelle lusciniôide, Râle d'eau et Rousserolle effarvate) justifient la coupure avec le sous-ensemble suivant. En ce qui concerne plus précisément la Locustelle lusciniôide, présente dans les 4 milieux, A, T, B, et C, et dans eux seulement, elle constitue donc ici une caractéristique des phragmitaies.

c) - 2.1.2.3. - Le sous-ensemble K-E-J-I :

Prairie à Molinie, *Carex* et Phragmite, Cariçaie, Cladiaie et Prairie mixte à *Schoenus*, *Carex*, *Rhamnus* : il s'agit donc de milieux où des Cypéracées, voire des *Carex* seulement, sont les végétaux dominants ; l'eau n'est plus apparente mais la nappe affleure, avec possibilité de submersions saisonnières.

Le nombre d'espèces aviennes est à nouveau très faible (6 au total, 4 au maximum, 3 en moyenne) ; vicariante de la Lusciniôide du sous-ensemble précédent, la Locustelle tachetée peuple 3 des 4 milieux (et, par ailleurs, le milieu D : Phragmitaie à *Carex* et arbustes). Ici s'observe une majorité d'espèces migratrices (90 %),

(1) Migrateur : l'espèce est absente en hiver du biotope considéré.

donc le minimum d'espèces sédentaires ; le nombre d'espèces carnivores est plutôt faible, voisin de 60 %.

d) - 2.1.2.4. - Le sous-ensemble H-F-G :

Soit Prairie à Molinie (faciès à *Rhamnus*), Prairie à Molinie, et Prairie à Molinie (faciès à *Schoenus*) ; il s'agit donc de milieux où la Molinie est l'élément principal. Ces milieux sont à première vue voisins des milieux à Phragmites (autre Graminée) par le nombre d'espèces (9, 6 et 6 selon les définitions précédentes), la proportion de migrateurs (100 %), mais s'en distinguent par un faible pourcentage de carnivores (50 %, le plus bas des 6 sous-ensembles), donc par le nombre maximal de « granivores » (ce qui reste à interpréter éventuellement du point de vue floristique).

L'Alouette des champs est caractéristique de la Moliniaie à *Schoenus*. La Caille est caractéristique de ce sous-ensemble, présente dans les 3 milieux et eux seuls.

e) - 2.1.2.5. - Le sous-ensemble (O)-U-L-D-P-M-V :

La démarcation entre G et O est essentiellement due à l'apparition de 3 espèces aviennes (Bergeronnette grise, Pie-Grièche écorcheur et Pipit des arbres), que l'on retrouve d'ailleurs dans P (Peupleraie également), autre élément de ce sous-ensemble. De la peupleraie de 1-2 ans au taillis de Saules, en passant par la lande à Peupliers, la Prairie à Solidage, Phragmite et arbustes, la Peupleraie de 3-7 ans et la lande à Aune glutineux, le trait commun est évident : l'élément ligneux est désormais prédominant (avec Salicales dominantes) et atteint la strate arbustive (entre 2 et 8 m sensiblement).

Le nombre d'espèces croît désormais considérablement : 12 en moyenne (27 au total, jusqu'à 23 pour un milieu donné), et la proportion de migrateurs tombe à 65 % : un tiers des espèces sont désormais sédentaires, les trois quarts carnivores.

La Fauvette grisette, bien que présente par ailleurs, couvre tout le sous-ensemble et traduit bien son caractère buissonnant-arbustif. Mais il subsiste, du moins pour les trois milieux L-D-P, quelques espèces « aquatiques », car la végétation arbustive de Salicales est encore nettement hygrophile (Bruant des roseaux, Canard colvert et Râle d'eau ; la Rousserolle verderolle est même caractéristique, sa présence dans la ripisylve subalpine à Aune Blanc relevant d'un cas particulier).

P (Peupleraie 3-7 ans) est, malgré une espèce caractéristique, le Verdier, le milieu de plus grande amplitude avifaunistique, couvrant du n° 7, la Bergeronnette, au n° 46, le Pinson ; nous avons par ailleurs (Tournier *op. cit.*) souligné le caractère d'écotone de ce milieu.

f) - 2.1.2.6. - Le sous-ensemble Q-N-W-Y :

Peupleraie de 25-30 ans, Aunaie glutineuse, Bois de Saules et Peupliers, et Ripisylve subalpine à Aune blanc laissent peu de doutes quant à l'interprétation : la clé du passage du sous-groupe 5 au sous-groupe 6 est donnée par la conquête de la strate arborée (> 8 m), que signe d'ailleurs l'apparition d'une vingtaine d'espèces aviennes (n° 51 à 71), toutes arboricoles (à l'exception du Coucou, ubiquiste de par sa biologie, et par le fait « arboricole par pro-curation »).

Confirmant la tendance précédente, les nombres d'espèces sont ici maximaux (45 au total, 38 au maximum, 30 en moyenne) ; encore ces chiffres sont-ils abaissés par la présence de la ripisylve subalpine, milieu où le facteur thermique joue à l'encontre de la tendance générale des milieux planitiaires Q, N et W. Les espèces sédentaires dépassent désormais la moitié du nombre total et les carnivores tombent à 55 % seulement de l'avifaune.

2.2. - PAR ANALYSE FACTORIELLE DES CORRESPONDANCES :

On représente successivement les couples de facteurs F1 - F2, F1 - F3, F1 - F4,..., F2 - F3, F2 - F4,..., recherchant le système « étalant » au mieux les divers points représentatifs ; on peut aussi apprécier l'information contenue, en additionnant la part supportée par chaque facteur F1, F2, F3... Une simplification importante concerne toutefois le facteur F1, dans la mesure où le milieu R — qui ne contient qu'une espèce, absente de tous les autres milieux —, est totalement séparé des 24 autres ; F1 porte l'information relative à R seulement et ne peut donc être discriminant pour les autres milieux.

Dans tout système F2 - F3, F2 - F4,..., le point représentatif de R (et de son espèce caractéristique, le Petit Gravelot) se placera à l'intersection des coordonnées. En fait, entre les deux représentations F2 - F3 et F2 - F4, c'est la seconde (qui porte encore 23,1 % de l'information totale, contre 27 % pour F2 - F3) qui étale le mieux milieux et espèces.

Les corrélations canoniques associées aux 2°, 3° et 4° facteurs sont respectivement 0,932 - 0,865 et 0,735, valeurs élevées justifiant amplement la représentation simultanée milieux-espèces. On remarque alors (voir figures 1 et 2) :

- des rapprochements conformes aux conclusions du précédent paragraphe ;
- de nouvelles informations éclairant les données précédentes.

2.2.1. - Confirmation de données :

Un axe principal est obtenu, jalonné par les milieux et sous-ensembles suivants : F - G, puis I-H-E-J, puis O en relais vers un continuum de plus en plus télescopé : P-D-L, U-M-V, W-Q-N-Y.

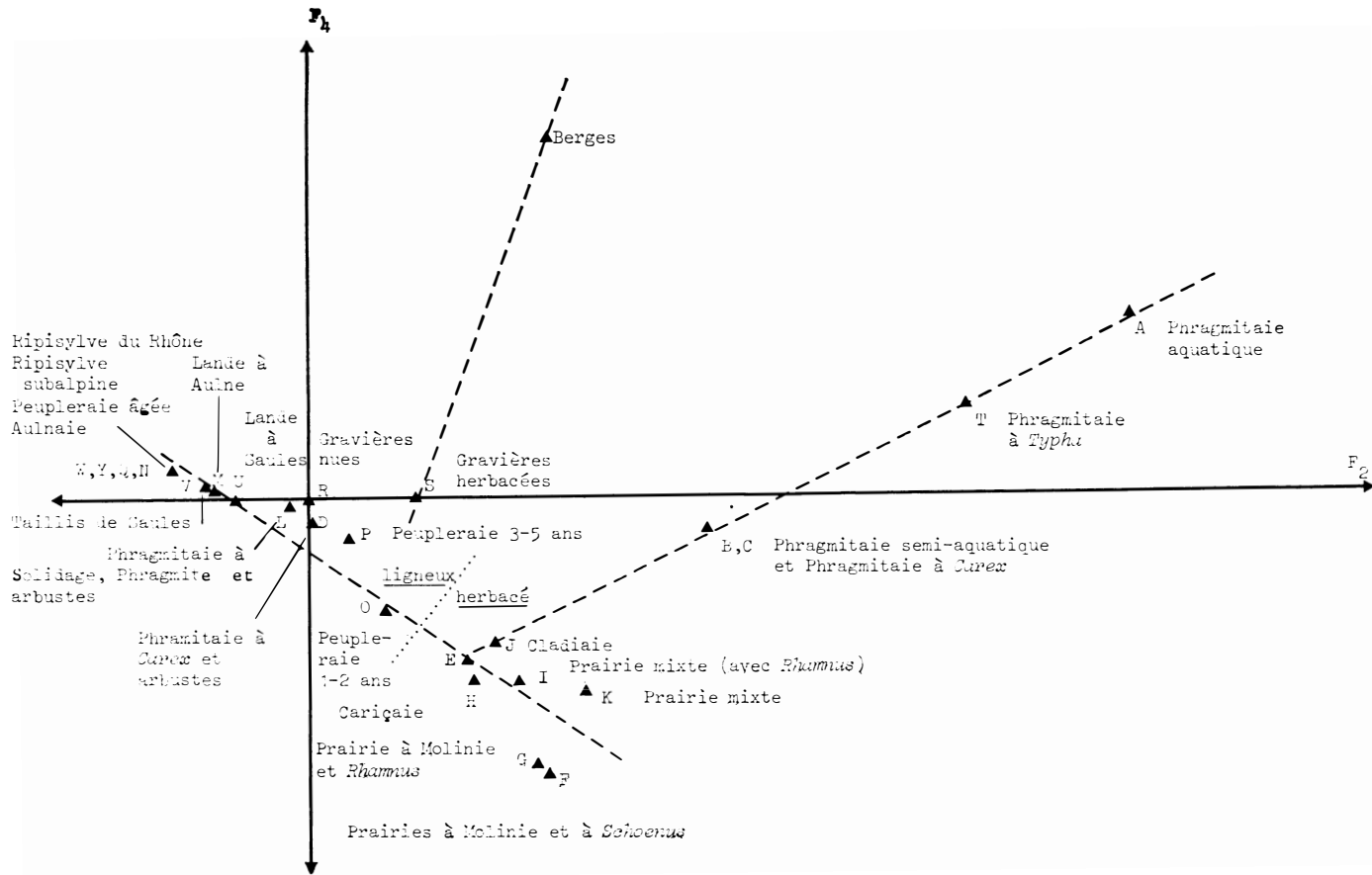


Figure 1. — Analyse factorielle des correspondances ; représentation des milieux dans le plan F_2 - F_4 .

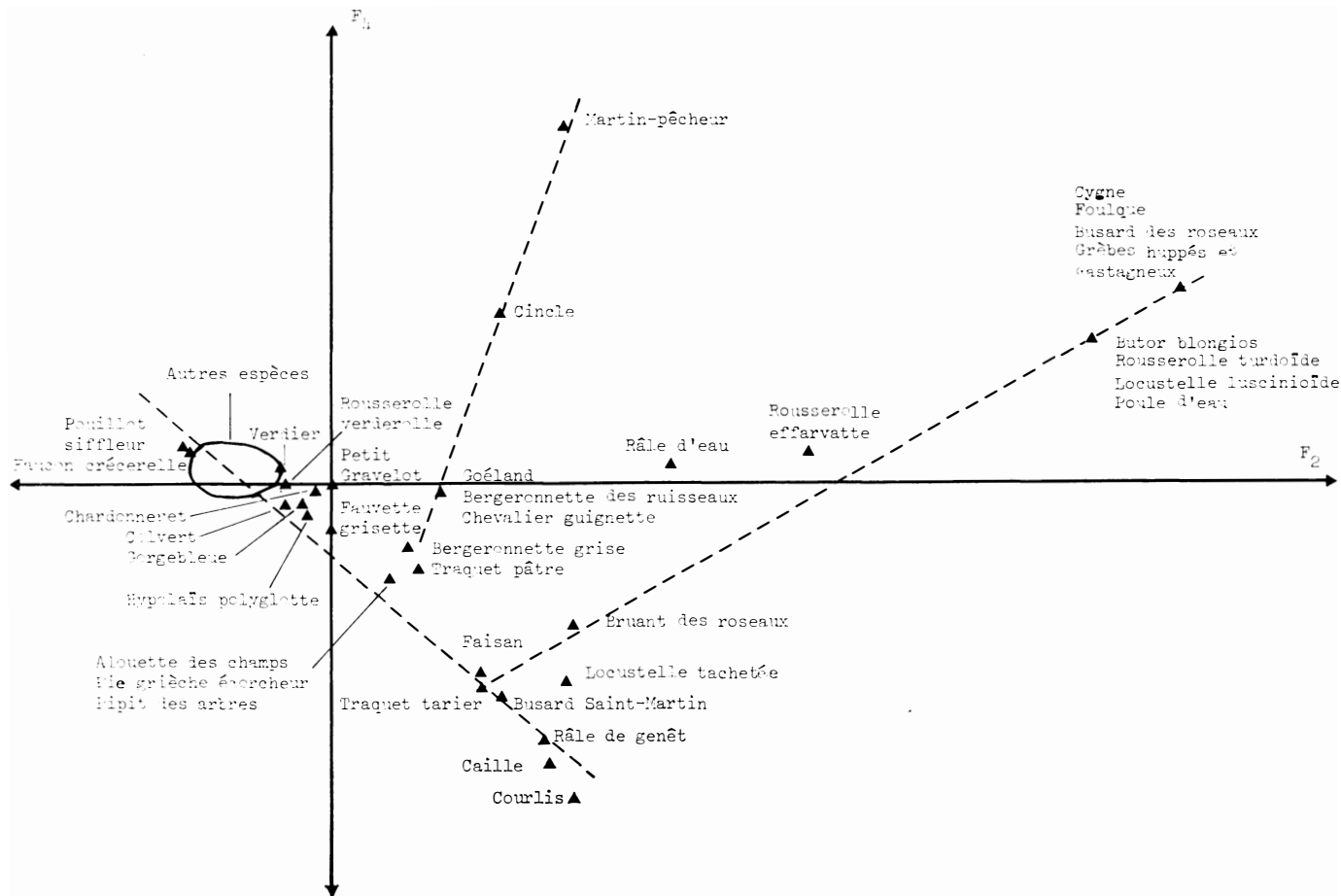


Figure 2. — Analyse factorielle des correspondances ; représentation des espèces aviennes dans le plan F_2 - F_4

On retrouve donc :

— Une partie seulement des sous-ensembles I à IV précédemment reconnus, réduits en fait aux sous-ensembles III et IV précédents, soit K-E-J-I et H-F-G.

— Le rôle charnière de O (cf. tableau de Czekanowski, très révélateur à cet égard), vers le sous-ensemble V : P-D-L, + U-M-V.

— Enfin le bloc « climacique » identiquement reconnu par les deux méthodes : Q-N-Y. Au profit de la méthode « manuelle », on peut même accorder une meilleure analyse interne de ce dernier sous-ensemble VI, et une meilleure démarcation d'avec le sous-ensemble V, qu'étale mieux, par contre, l'ordinateur.

2.2.2. - *Nouvelles informations :*

Il est possible d'exploiter l'étalement dans un plan de l'ensemble des données ; on remarque que :

— R mis à part, le sous-ensemble I, soit les milieux X et S, constitue un « sous-phylum » dont les espèces caractéristiques : Martin pêcheur et Cincle, dénotent très nettement le caractère lotique ; nous le baptiserons donc *sous-phylum des eaux (libres) courantes*, perpendiculaire à l'axe principal qui va des formations herbacées paludicoles aux formations ligneuses hygrophiles, sub-climaciques.

— De même, A, T et B - C se dégagent-ils nettement du sous-ensemble III. Le milieu A (Phragmitaie aquatique) et les espèces 10-14 (Grèbe huppé,..., Busard des roseaux) nous donnent l'origine et le sens de ce second sous-phylum : eau libre, comme précédemment, mais stagnante et se fermant progressivement selon A-T-B-C. Le raccordement se fait au niveau du sous-ensemble III, isolant ainsi le sous-ensemble IV (G, F) pour qui H fait office de charnière. Cet axe secondaire, oblique, sera désigné comme *sous-phylum des eaux (libres) stagnantes*, à caractère lentique.

3. — DISCUSSION DES RESULTATS ; ESSAI DE SYNTHESE

3.1. - SYNTHESE DES RESULTATS :

Il semble désormais possible d'ordonner les informations relatives à l'avifaune nidificatrice des milieux humides savoyards. On doit distinguer :

a) - Un *axe principal*, humide certes par son substrat, mais où l'eau n'est jamais libre ni apparente. Il s'agit donc d'un *phylum paludicole* (= de marais). Il part de F et G (formations herbacées à *Molinia*) ; Rôle de genêts et Courlis cendré, voire Caille et Tarier sont les espèces caractéristiques de ces stades pionniers ; il aboutit à W, Q et N, forêts humides pré-climaciques qui, le sol étant exondé de manière définitive, conduiraient à la chêneraie à Chêne pédonculé, formation climacique de l'étage correspondant. On

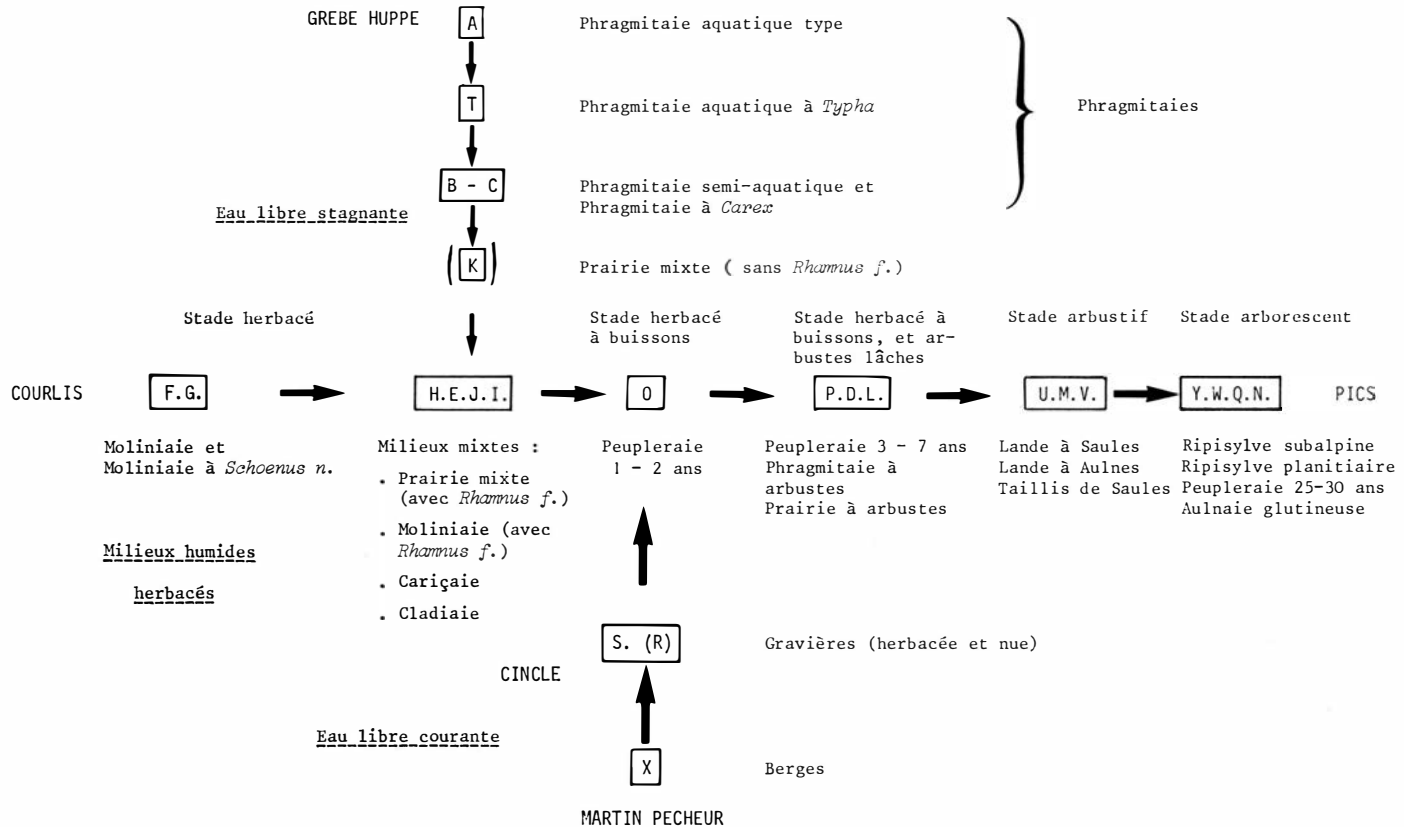
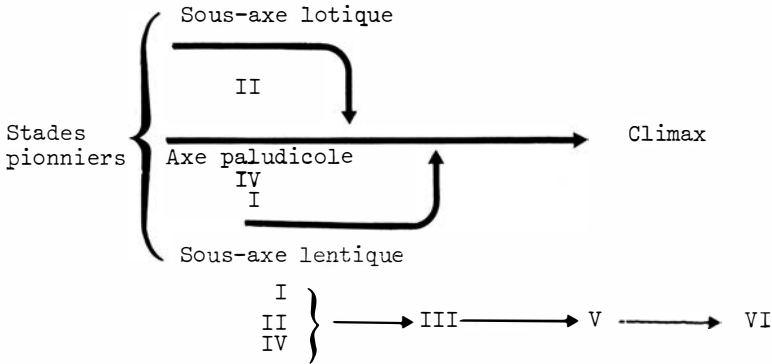


Figure 3. — Evolution des milieux et de leurs avifaunes

peut aussi, comme l'a fait Pautou *et al.* (1972), considérer ces boisements comme partie intégrante d'une série climacique ayant l'Aune blanc comme chef de file : la ripisylve subalpine, bien que d'étage différent, nous offre donc un point de référence à cet égard.

b) - Sur cet axe « terrestre » se greffent deux axes secondaires aquatiques, l'un lotique, l'autre lentique. Le premier comporte deux stades dépourvus de végétation (gravières nues et berges), puis voit se coloniser les gravières ; le second voit le gradient d'eau se fermer progressivement au long des quatre formations à roseaux phragmites.

Le sens des relations entre milieux, tel qu'il nous est indiqué par la présence des oiseaux, correspond au dynamisme bien connu des milieux végétaux humides. Et, de même que quatre formations végétales marquent les points extrêmes de cette évolution, de même respectivement Courlis cendré et Pouillot siffleur d'une part, Martin pêcheur et Grèbe huppé d'autre part sont-ils les espèces aviennes marquant les mêmes points singuliers. La figure 3 résume l'ensemble des données, apportant en outre diverses remarques quant à la composition de la végétation des points de vue physionomique et systématique ; elle est complétée par le schéma ci-après.



3.2. - NOTION DE SÉQUENCE ORNITHOLOGIQUE :

Devant cette coïncidence non fortuite entre végétation et avifaune, nous sommes en droit d'étendre à la seconde les notions dynamiques classiquement établies pour la première. De même que les botanistes parlent de séries de végétation (1), de même

(1) Exprimée dans le temps, la série de végétation conduit à la succession des divers stades, du sol nu au climax ; exprimée dans l'espace, il s'agit de zonation. La série est le concept attaché à ce dynamisme spatio-temporel de la végétation.

pouvons-nous envisager parallèlement la notion de séquence ornithologique. Et de même que la série végétale obéit à des lois d'ordre physiognomique (conquête progressive des strates) et systématique (composition taxonomique), de même devons-nous chercher ici diverses « lois » traduisant les modalités, voire le déterminisme, de cette évolution avienne.

3.2.1. - *Evolution avifaunistique* :

Nous sommes en mesure d'ordonner les divers sous-ensembles reconnus, dont 3 (I, II, IV) sont en fait les stades pionniers des trois axes d'évolution :

Le long de cette séquence très schématisée, qui conduit des stades pionniers aux climax ornithologiques, nous pouvons faire les constatations suivantes (cf. tableau V) :

— augmentation du nombre moyen d'espèces, soit dans l'ordre établi ci-dessus 4-6-6, 3, 12 et 30, c'est-à-dire de la richesse avienne ; on remarque néanmoins un certain hiatus au niveau du sous-ensemble III, pauvre en espèces, ce qui traduit éventuellement la difficulté des raccordements entre axes principal et secondaires ;

— chez les stades pionniers, pauvres en espèces, se rencontre un nombre relativement élevé d'espèces caractéristiques, alors que leur importance et leur fréquence sont très faibles dans tous les stades ultérieurs (respectivement 65-16-11 %, 0 %, 2 % et 4 %) ; du point de vue de l'avifaune, les stades pionniers sont donc spécialisés ;

— diminution des espèces « carnivores » (1), respectivement 100-85-50 %, 85 %, 75 % et 55 %. « L'avifaune-climax » est donc proportionnellement plus riche en consommateurs peu élevés dans les pyramides trophiques ;

— augmentation du « poids », en nombre absolu et en pourcentage, des espèces sédentaires (2) : les pourcentages des migrateurs sont en effet respectivement de 75-68-100 %, de 90 %, 68 % et 45 % ; un certain « décrochement » est donc à nouveau sensible au niveau du stade III. Ce phénomène est évidemment lié au précédent, du moins pour la plupart des insectivores. Ainsi, en faisant la synthèse de ces diverses évolutions de l'avifaune au long de la séquence, peut-on constater que richesse et sédentarité vont de pair, c'est-à-dire que l'avifaune est d'autant plus « stable » qu'elle est plus complexe.

(1) Au sens large, y inclus insectivores, piscivores, voire détrivores et polyphages à dominante trophique non végétale.

(2) Au sens spécifique et non individuel, c'est-à-dire que l'espèce est notée comme sédentaire dans un milieu donné, même si les individus qui la représentent ne sont pas les mêmes en saisons de nidification et d'hivernage (migrateurs partiels).

3.2.2. - *Implications systématiques* :

Nous restreindrons la discussion aux 7 principales familles classées ci-dessous par amplitude écologique croissante dans le contexte étudié. Cette discussion intéressera surtout les Passereaux, les oiseaux d'eau — bien que nombreux — relevant ici de groupes systématiques fort divers (Ardéidés, Anatidés, Podicipidés, Rallidés, Charadriidés...).

a) - 3.2.2.1. - Groupe à faible amplitude écologique :

Il s'agit d'abord des Paridés (espèces n° 46-47-48-49 et 61) restreints aux milieux 19 à 25, tous arborés. Aucune espèce n'est régulièrement migratrice ; le régime alimentaire hivernal est mixte, à dominante animale ou végétale selon le cas.

Il s'agit aussi des Corvidés (γ inclus l'Etourneau, espèces n° 63-66-70 et 71), restreints aux milieux arborés 22 à 25. Encore des espèces non-migratrices, voire rigoureusement sédentaires (Pie, Corneille) ; le régime est omnivore, à forte tendance détritivore (espèces anthropophiles).

Si l'on exclut — ce qui est normal du point de vue systématique — le Bruant des roseaux, il s'agit enfin des Fringillidés : 7 espèces (n° 43-44-45-54-71-76 et 78) occupant les milieux 19 à 25, arborés. Le régime hivernal est à dominante granivore ; les espèces en grand nombre « sédentaires », Serin cini excepté.

Il est donc flagrant que ces 3 familles, ici écologiquement « spécialisées », ont en commun un caractère terrestre, arboricole (voire anthropophile), et que leurs représentants n'ont que rarement un comportement insectivore et — corrélativement — migratoire marqué. A priori banales, dans ce contexte « humide » elles n'en constituent pas moins l'essentiel de la richesse et de la densité des milieux pré-climatiques ligneux, eux-mêmes de diversité et de densité végétales élevées.

b) - 3.2.2.2. - Groupes à amplitude écologique moyenne :

Les Rallidés (4 espèces seulement, n° 14-16-19 et 23) occupent nombre de milieux aquatiques ou, plus précisément, hygrophiles (herbacés et ligneux : n° 4-7-8 et 9 d'une part, 17-18 et 19 d'autre part). La Foulque est surtout herbivore et hiverne sur les eaux libres de gel ; mais le Râle d'eau et la Poule d'eau sont plus insectivores et moins sédentaires sous nos latitudes. Le Râle de genêts est un migrateur total.

6 rapaces diurnes se partagent en fait entre deux sous-groupes, l'un avec les Busards (Busard des roseaux n° 13, caractéristique du milieu 4 ; Busard Saint-Martin n° 27, caractéristique du milieu 11) ; l'autre avec 4 espèces nettement arboricoles : Buse, Milan noir, Crécerelle et Autour (milieux 22, 23 et 24). Le régime est bien entendu strictement carnivore, le comportement migra-

toire nul (Autour) à total (Busard des roseaux, Milan noir).

c) - 3.2.2.3. - Groupes à forte amplitude écologique :

Tout d'abord les Turdidés, au nombre de 7 (répartis des n° 8 à 61), occupant des milieux bornés par les n° 3 et 25. 5 espèces sur 7 sont à la fois insectivores et migratrices ; mais le Merle noir est en hiver à la fois relativement baccivore et sédentaire.

Plus nettement encore les Sylviidés, au nombre de 15, représentés dès l'espèce n° 9 (Fauvette grisette) et jusqu'à l'espèce n° 78 (Fauvette babillarde), et ceci dans pratiquement tous les milieux, toutes les strates. On peut distinguer les espèces paludicoles (Rousserolles...) des espèces arboricoles (Pouillots...), mais toutes (14 sur 15) sont insectivores et migrateurs stricts. La Fauvette à tête noire, partiellement baccivore, très partiellement sédentaire sous les latitudes savoyardes, n'est même pas une exception. La seule est par contre la Bouscarle, insectivore et sédentaire, en marge il est vrai ici de sa distribution géographique générale, et décimée par les hivers sévères (1).

Cette analyse « éco-systématique » révèle certains paradoxes, plus apparents que réels, et certaines lois générales renforçant la notion de séquence ornithologique :

— les familles à faible amplitude écologique (= spécialisées) caractérisent ici les milieux ligneux, sans que telle ou telle de leurs espèces soit caractéristique d'un milieu considéré. Le régime alimentaire n'est pas spécialisé, ce qui facilite la sédentarité. Ces familles sont donc le « fond » des peuplements aviens pré-climaciques, fond stable ayant corrélativement une fragilité minimale ;

— les familles à amplitude écologique moyenne ou grande possèdent au contraire des espèces (Rousserolles turdoïde et verderolle, Hypolaïs polyglotte, Pouillot siffleur, Pouillot de Bonelli, Bouscarle, Fauvette babillarde, Gorgebleue, Verdier, Chardonneret, Gros-bec, Sizerin) caractéristiques de tel ou tel milieu (les

(1) A l'intérieur de chacune des familles considérées, l'ordre écologique des espèces peut être apprécié, soit par le tableau ordonné des espèces, soit par les « abscisses » fournies par l'analyse factorielle ; les résultats concordent en nous indiquant :

1) - *Sylviidés aquatiques* :

Rousserolle turdoïde - Locustelle luscinoïde - Rousserolle effarvatte - Locustelle tachetée - Rousserolle verderolle - Bouscarle de Cetti.

2) - *Sylviidés terrestres* :

Fauvette grisette - Fauvette des jardins et Fauvette à tête noire - Pouillot fitis - Pouillot de Bonelli et Pouillot siffleur - Pouillot véloce - Fauvette babillarde.

3) - *Turdidés* :

Traquet tarier et Traquet pâtre - Gorgebleue - Rossignol - Merle noir - Rougegorge - Grive musicienne.

4) - *Fringilles* :

Verdier et Chardonneret - Pinson - Gros-bec - Bouvreuil - Serin cini - Sizerin.

espèces peuplent 1 ou 2 milieux seulement) ; elles sont très souvent insectivores ou migratrices. Celles qui peuplent des milieux spécialisés, aquatiques et herbacés — eux-mêmes fugaces — sont elles-mêmes peu « stables » à divers titres. Ce sont donc des indicateurs de la santé des milieux humides savoyards ;

— mais ce dernier rôle est surtout dévolu aux représentants de « micro-familles » qui peuplent de manière caractéristique des milieux spécialisés : Petit Gravelot et Gravières nues (étymologie révélatrice...) ; Martin-pêcheur et Berges, Chevalier guignette ou Goéland argenté et Gravières colonisées ; voire Foulque ou Grèbes et Phragmitaie aquatique. Cette constellation de micro-familles constitue un ensemble aquicole, à haute signification écologique, à la fois globale et particulière.

3.2.3. - *Remarques* :

Nous avons évoqué la notion de séquence ornithologique à partir des milieux palustres de plaine auxquels a été ajoutée la ripisylve subalpine. La même analyse pourrait être appliquée aux séquences lotiques et lentiques d'altitude, avec des conclusions sensiblement identiques. Néanmoins, pour ces séquences, on notera que les stades pionniers sont plus pauvres en espèces (effet de la température), mais dans l'avifaune du climax se retrouvent les mêmes caractères, si ce n'est aussi quelques changements au niveau des espèces, soit par l'effet de la température, soit par la composition végétale du climax (conifères en altitude). Si les stades pionniers sont partout spécialisés, on observe une convergence des avifaunes au niveau du climax.

Ferry et Frochot (1970) ont étudié deux successions écologiques (Futaie régulière et Taillis sous futaie) d'une forêt de Chênes pédonculés de Bourgogne ; ces successions concernent l'évolution de forêts soumises au régime forestier, à partir de coupes périodiques. Ces auteurs constatent aussi une convergence de l'avifaune vers le climax au niveau qualitatif (présence des mêmes espèces dans les derniers stades de ces deux successions), au niveau du nombre d'espèces, de la densité, de la biomasse consommante et du poids individuel moyen. Mais les stades initiaux de ces successions ne sont pas placés aussi « bas » dans le processus évolutifs que ceux que nous avons étudiés et beaucoup d'espèces sont alors communes aux deux stades initiaux et communes aux stades initiaux et terminaux.

D'autre part, il est aussi constaté une proportion de migrants plus forte dans les stades initiaux de ces deux successions (moins importante toutefois que dans les stades pionniers de nos milieux). Les séquences que nous avons étudiées concernent une « tranche » d'évolution plus importante, des milieux plus différents d'un bout à l'autre de la série, un éventail d'espèces plus grand aussi, et de biologie très diverse, dont la succession écolo-

gique forestière ne représente que la partie terminale. Nous avons en fait considéré l'avifaune des principaux stades (milieux) qui ponctuent toute une série de végétation.

3.3. - RELATIONS STRUCTURALES ENTRE MILIEUX ET AVIFAUNE :

3.3.1. - *Introduction*

Les relations entre les différents paramètres des milieux végétaux et des peuplements aviens ont fait l'objet d'études diverses et documentées, notamment celles de Blondel (1969), Ferry et Frochot (1970), Frochot (1971). Par l'étude des successions écologiques d'une forêt de Chênes pédonculés, ces derniers auteurs définissent ainsi une corrélation entre densité et richesse de l'avifaune : « La densité d'un stade quelconque est sensiblement proportionnelle au logarithme de sa richesse. » (1) Ces auteurs rejettent une intervention du volume de végétation, de la quantité de matière verte ou de sa surface. Ils notent toutefois que cette interprétation va à l'encontre de celles proposées par exemple par Souvairan (1967) et McNeil (1969), qui établissent dans les forêts du Québec et dans un bocage de Bourgogne, une corrélation positive entre la densité des passereaux nicheurs et le volume de la végétation ligneuse.

Reprenant et affinant ces concepts, Blondel, Ferry et Frochot (1973) mettent en évidence d'autres corrélations, à partir notamment de la diversité avienne (DA) et de la diversité de la stratification (DS). C'est donc apporter une dimension logarithmique par rapport au nombre d'espèces d'une part, par rapport au nombre de strates d'autre part. Une intervention éventuelle de la hauteur des strates n'est donc pas explicitement retenue.

A travers l'étude des milieux ligneux de Provence et de Bourgogne, les auteurs précités parviennent aux principales conclusions suivantes :

— Il existe des relations d'ordre linéaire entre le nombre d'espèces aviennes d'un milieu et son nombre de strates. Mais les points s'alignent sur deux droites de pentes distinctes selon qu'il s'agit des milieux (bas) provençaux ou des milieux (élevés) bourguignons.

— La relation entre le logarithme du nombre d'espèces aviennes et la valeur DS se traduit par une courbe sigmoïde. Il en est de même si l'on porte en ordonnées la valeur DA, et en abscisse le taux de recouvrement général de la végétation.

— En fin de compte, il existe une excellente relation linéaire

(1) Il en est de même si la densité est exprimée par la biomasse consommante totale. La richesse représente le nombre d'espèces nicheuses constantes et accessoires.

(● points individuels - $r_1 = 0,923$ - $p < 0,001$)

(▲ moyenne - $r_2 = 0,984$ - $p < 0,001$)

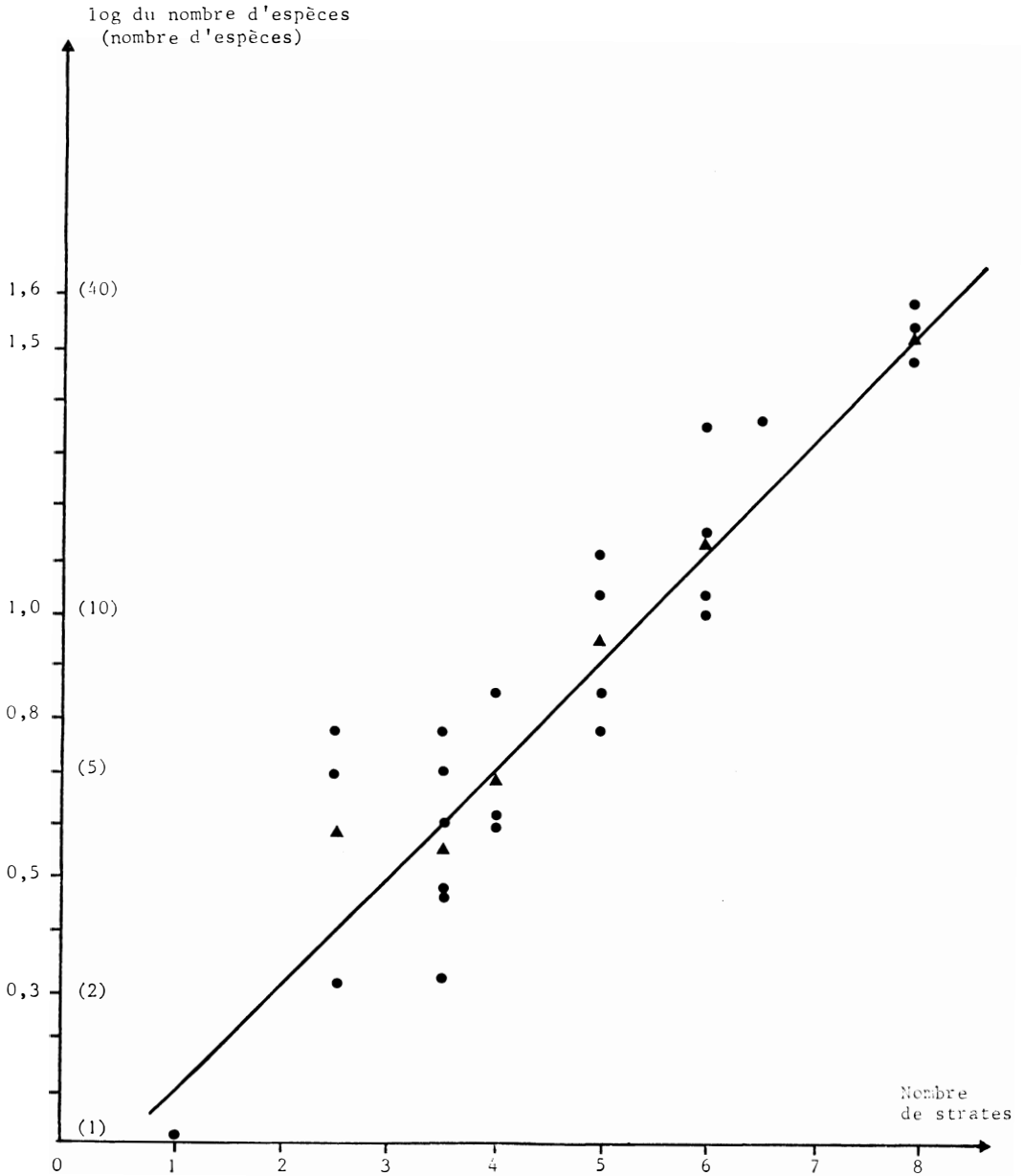


Figure 4. — Relation entre le logarithme du nombre d'espèces d'oiseaux et le nombre de strates végétales

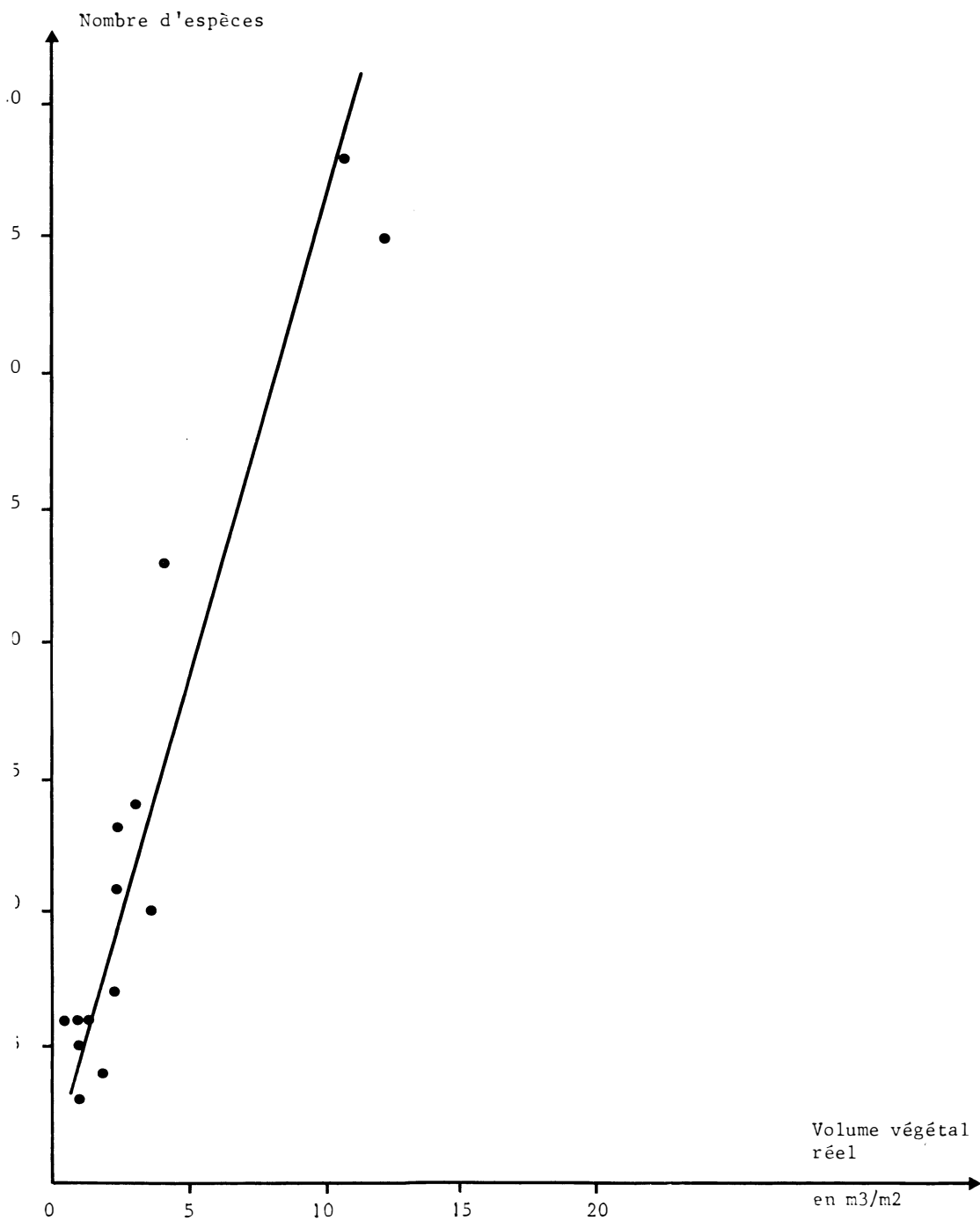


Figure 6. — Relation entre le nombre d'espèces d'oiseaux et le volume végétal réel
($r = 0,906$, $p < 0,001$)

entre les grandeurs DA et DS, quels que soient les milieux ligneux envisagés. Ce résultat semble rejoindre les conclusions d'auteurs américains comme Mc Arthur et Mc Arthur, Karr, Reecher, Cody *op. cit. in* Blondel et *al.* (1973).

3.3.2. - Résultats et discussion

— Relation de type N-S :

Si nous portons en coordonnées (x, y) les points N-S, une courbe de type exponentiel est obtenue. Ce caractère est vérifié par régression semi-logarithmique (fig. 4), qui montre une excellente relation linéaire entre les grandeurs $\log N$ et S ($r = 0,92$).

En d'autres termes, à travers tous les milieux considérés, c'est-à-dire des stades pionniers (herbacés, ouverts) aux stades « climaciques » (ligneux, fermés) des séries hygrophiles savoyardes, le logarithme de la richesse avienne est ici une fonction linéaire du nombre de strates offertes. La pente correspond à une progression géométrique de raison proche de 2.

— Relation de type N-V :

La formulation précédente évoque immédiatement une seconde corrélation : puisque le nombre de strates est lui-même une fonction logarithmique, de raison 2 également, du volume végétal, il doit exister une relation linéaire entre les grandeurs N et V .

Effectivement (fig. 5) une relation linéaire ($r = 0,95$) est mise en évidence entre les points N-V. Nous avons de plus cherché la relation entre le nombre d'espèces et le volume végétal réel. Ce dernier a été évalué, pour quelques milieux, à partir du recouvrement et de la hauteur de la végétation (1). On constate aussi une relation linéaire (fig. 6, $r = 0,90$).

L'ensemble des résultats (volume « efficace » ou réel de végétation) tendrait donc à démontrer, pour les milieux considérés, que le nombre d'espèces est proportionnel au volume de la végétation occupant les diverses strates (terrestres et aquatiques).

Il s'agirait donc de l'influence d'un paramètre quantitatif du milieu sur la valeur quali-quantitative de l'avifaune :

— à la hauteur de la végétation (S en étant la mesure logarithmique, par l'intermédiaire de la notion de strate) est lié le nombre de niches du milieu, conditionnant directement le nombre d'espèces, comme ici constaté ; la richesse avienne est alors en cause ;

(1) Pour la strate 1-2 m, par exemple, si elle présente un recouvrement de 50 %, le volume végétal réel sera de $\frac{1 \times 50}{100} = 0,5 \text{ m}^3/\text{m}^2$ (dans ce cas, le volume efficace aurait été de $1 \text{ m}^3/\text{m}^2$).

— mais au volume réel de végétation (ou phytomasse), est liée par ailleurs la productivité primaire des écosystèmes, c'est-à-dire la possibilité énergétique offerte aux consommateurs aviens d'occuper les niches disponibles ; la végétation conditionnerait alors plutôt la densité avienne.

En fin de compte, la composition quali-quantitative de l'avifaune pourrait donc être conditionnée par la végétation par deux voies différentes, mais complémentaires : c'est se conformer à la définition intégrant dans le concept de niche écologique les deux aspects habitat et nourriture. Nous retrouvons cette conclusion dans une formulation très générale due à Blondel *et al.* (*op. cit.*) : « La végétation est bien le meilleur intégrateur des variables écologiques du milieu pour les oiseaux puisque, à des conditions écologiques différentes, qui se traduisent en particulier par des différences d'abondance et de composition qualitative considérables, les peuplements d'oiseaux reflètent de la même façon la physionomie de la végétation. Quels que soient leur répartition spécifique, leur abondance globale et le milieu où ils se trouvent, les oiseaux se partagent l'espace global selon le même mode général. »

Il existe donc une relation entre la structure de la végétation (exprimée par le nombre de strates) et la richesse de l'avifaune (mesurée par le nombre d'espèces) ; la notion de strate (des milieux pionniers, herbacés et ouverts, aux milieux climaciques, ligneux et fermés) étant liée à la notion de série de végétation, nous saisissons mieux maintenant la signification de la notion de séquence ornithologique précédemment énoncée. Loin de posséder un déterminisme interne et automatique, comme la série végétale, la séquence ornithologique est conditionnée « de l'extérieur » par la structure même de cette végétation, la niche écologique de l'oiseau englobant les nécessités de l'habitat et de la nourriture.

La séquence ornithologique ici définie, n'est donc pas autonome mais subordonnée à la série végétale ; la réaction de l'oiseau sur son milieu, indéniable dans certains cas particuliers (transport de graines, consommation d'insectes phytophages ravageurs), reste d'une ampleur limitée ; cette relation est par contre bien plus marquée pour le végétal aux niveaux pédologique et mésoclimatique. Mais si l'oiseau ne présente pas la signification « dialectique » que possède au plus haut point le végétal, il n'en demeure donc pas moins un excellent indicateur des milieux en cause.

RESUME

Une étude a été conduite de la répartition qualitative de 78 espèces d'oiseaux dans 25 milieux humides de Savoie, détermi-

nés par leur structure végétale. Cette matrice de données a été analysée par la technique des coefficients d'affinité (Jaccard, Czekanovski) et celle, plus moderne, de l'analyse factorielle des correspondances.

Les milieux jugés à travers leur avifaune s'ordonnent selon un axe paludicole principal, sur lequel se greffent deux axes latéraux d'eau libre, courante et stagnante. Correspondant à la notion de *série de végétation* et déterminée par elle, se dégage la notion de *séquence ornithologique*.

Diverses relations ont été établies concernant le nombre d'espèces aviennes en relation avec le nombre de strates végétales, ainsi que la répartition de l'avifaune en espèces migratrices et/ou plus généraux de structure des peuplements aviens en relation carnivores. Le présent travail est donc un apport aux problèmes plus généraux de structure des peuplements aviens en relation avec leur milieu.

SUMMARY

A study was carried out in Savoie, France, on the distribution of 78 bird species in 25 wetland areas having different structural characteristics. The matrix of data so obtained has been analysed in two main ways : by using the affinity coefficient of Jaccard and Czekanovski and the more modern method of correspondence factor analysis. Differences in distribution of birds in marshes with running or stagnant water have been recognized, and the concept of " ornithological sequence " can be related to the concept of " seres of vegetation ", which seems largely to determine the distribution pattern of the bird species. Relationships have been established between the number of bird species and the number of vegetation strata, as well as details about the particular distribution of migratory and/or carnivorous species.

REFERENCES

- BLONDEL, J. (1969). — *Synécologie des passereaux résidents et migrants dans le midi méditerranéen français*. Faculté des Sciences de Dijon, Thèse, 339 p.
- BLONDEL, J., FERRY, C. et FROCHOT, B. (1973). — Avifaune et végétation, essai d'analyse de la diversité. *Alauda*, 41 : 63-84.
- FERRY, C. et FROCHOT, B. (1970). — L'avifaune nidificatrice d'une forêt de Chênes pédonculés en Bourgogne : étude de deux successions écologiques. *La Terre et la Vie*, 24 : 153-250.
- FROCHOT, B. (1971 a). — *Ecologie des oiseaux forestiers de Bourgogne et du Jura*. Faculté des Sciences de Dijon, Thèse, 144 p.

- OZENDA, P. *et al.* (1962-1977). — *Documents de la Carte de Végétation des Alpes*, vol. I-XVIII. Lab. Biol. Végét. Université Scientifique et Médicale de Grenoble.
- TOURNIER, H. (1976).. — *Contribution à la connaissance écologique de l'avifaune des milieux humides savoyards*. Université Scientifique et Médicale de Grenoble, Thèse de spécialité, 160 p.