

L'AVIFAUNE DU MONT VENTOUX
ESSAI DE SYNTHÈSE BIOGÉOGRAPHIQUE ET ÉCOLOGIQUE

par Jacques BLONDEL *

Avec la collaboration de

P. DAVID (**), J. LEPART (***) et F. ROMANE (**)

pour les analyses d'information mutuelle et des correspondances

I. — INTRODUCTION

La position biogéographique du Mont Ventoux aux confins des biomes médioeuropéen, alpin et méditerranéen, sa puissance altitudinale de quelque 1 600 m et sa situation d'éperon avancé de l'arc préalpin français poussant une extrême avancée vers le sud-ouest, font de ce massif un « univers biologique » de tout premier plan où s'affrontent et s'entremêlent des tendances écologiques et biogéographiques singulièrement contrastées. Nous en verrons la nature et les implications théoriques et pratiques tout au long de ces pages. Par ailleurs, l'histoire mouvementée et exemplaire à plus d'un titre qu'a connue la montagne, et qui fut retracée par Maury (1960), permet au biologiste d'apprécier et parfois de mesurer les effets des manipulations forestières sur les communautés. Tous ces atouts d'ordre biologique ainsi que l'impulsion donnée par la Délégation Générale à la Recherche Scientifique et Technique à une étude d'ensemble du massif justifient largement l'étude de longue haleine que nous avons menée dans le Ventoux depuis six ans, et dont le présent article se veut être une synthèse.

Nous avons déjà consacré tout ou partie de deux articles sur l'avifaune du Ventoux, l'un d'ordre méthodologique à propos duquel notre matériel « Ventoux » a servi d'exemple (Blondel, 1975), l'autre traitant plus spécialement de l'influence des reboi-

* Laboratoire d'Ecologie et de Phytosociologie, Institut de Botanique, 5, rue Auguste-Broussonet, F. 34000 Montpellier.

** Centre d'Etudes phytosociologiques et écologiques Louis Emberger (C.N.R.S.), B.P. 5051, F. 34033 Montpellier Cédex.

*** Ecothèque méditerranéenne, B.P. 5051, F. 34033 Montpellier Cédex.

sements sur les communautés d'oiseaux (Blondel, 1976). Nous reportons le lecteur à ces travaux dont nous ne reprendrons au plus que quelques conclusions d'ordre très général.

II. — MATERIEL ET METHODES

Nous ne reviendrons pas ici sur la description du Mont Ventoux ; elle est rappelée ailleurs dans ce fascicule par du Merle et Guende. Notre prospection a couvert la partie du massif circonscrite au nord par la vallée du Toulourenc, à l'ouest et au sud par la courbe de niveau 350 m et à l'est par le col de la Frache. Les méthodes d'inventaire des communautés d'oiseaux ainsi que le protocole d'échantillonnage des stations dans les différentes formations végétales ont été exposés dans les articles précités ; nous n'y reviendrons pas. Au total un échantillon de 340 relevés, répartis sur l'ensemble du territoire ci-dessus délimité, fut effectué par échantillonnage fréquentiel progressif dont 43 par la méthode des I.P.A. Chaque relevé sur station fut assorti d'une diagnose des habitats réalisée au stratiscope (Blondel et Cuvillier, 1977) sur les stations de type I.P.A., et selon une procédure d'estimation plus expéditive (Blondel *et al.*, 1976 et *in prep.*, cf. annexe 2) sur les stations de type E.F.P. Le but de cette diagnose est de tester l'efficacité des descripteurs du milieu jugés les plus aptes à apporter une information sur les normes de distribution des espèces et des groupes d'espèces dans l'« univers écologique » concerné, ce qui sera l'objet du chapitre IV.

III. — BIOGEOGRAPHIE DU MONT VENTOUX

III.1. — L'AVIFAUNE NICHEUSE.

Elle comporte 100 espèces dont la liste figure dans l'annexe 1. 9 ne sont que nicheuses probables au sens donné à ce mot par l'E.O.A.C. (Yeatman, 1976). Ce sont : la Buse, la Bondrée, le Faucon hobereau, l'Oedicnème criard, le Hibou moyen-duc, le Pigeon colombin, le Pic épeichette, la Pie-grièche grise et la Pie-grièche à tête rousse. Sur ces 100 espèces, 83 ont été relevées au moins une fois par échantillonnage ponctuel. Les autres ont été observées de façon plus ou moins fortuite à l'occasion de sorties non normalisées. Il s'agit d'espèces très localisées dans le massif (Hirondelle de rocher, Martinet alpin, Merle de roche par exemple) ou dont le mode de vie exclut qu'elles puissent être « saisies » par nos méthodes de relevés (Rapaces nocturnes, Engoulevent). Cet inventaire qualitatif peut être considéré comme quasi exhaustif, dans les limites spatio-temporelles de l'étude, puisque en appliquant la statistique de Ferry (1976) qui permet de connaître

à partir de quelle intensité d'échantillonnage la richesse observée se confond avec la richesse réelle, nous avons montré (Blondel, 1975) qu'il faudrait théoriquement ajouter 62 relevés supplémentaires pour joindre une nouvelle espèce à la liste.

En raison de la position géographique stratégique du Ventoux et de son remarquable étagement bioclimatique qui lui a fait bénéficier d'influences méditerranéennes, médioeuropéennes et alpines, il nous a paru particulièrement intéressant de situer son avifaune dans un contexte régional élargi aux montagnes préalpines et provençales. L'objet de ce chapitre est de tester l'hypothèse d'une position intermédiaire qui ferait bénéficier cette montagne d'une interpénétration de faunes aux origines biogéographiques et aux exigences écologiques très variées. Songeons qu'une distance planimétrique de moins d'un kilomètre sépare la Fauvette mélanocéphale, la plus thermophile de nos fauvettes, de la Chouette de Tengmalm, « espèce boréale des grandes forêts nordiques » (Géroudet, 1965). Cet extraordinaire « télescopage » laisse à penser qu'une analyse détaillée des communautés d'oiseaux sera riche d'enseignements sur les modalités du partage de l'espace écologique entre les différentes espèces.

III.2. — LA PLACE DU MONT VENTOUX DANS LE CONTEXTE DES MASSIFS MONTAGNEUX CALCAIRES PRÉALPINS ET PROVENÇAUX.

Les massifs faisant l'objet de cet essai sont au nombre de sept. Au nord du Ventoux trois massifs préalpins sont alignés le long de l'arc préalpin qu'ils jalonnent. Ce sont le Faucigny-Chablais (Desmet, 1975 ; Blondel et Desmet, *in prep.*), le massif de la Grande-Chartreuse (Atlas du C.O.R.A. et C.O.R.A., *in litt.*), et le Vercors (Ariagno et Delage, 1970). Les trois montagnes provençales sises au sud du Ventoux et qui appartiennent au système orographique pyrénéo-provençal sont : la Sainte-Victoire (Cheylan, 1974, 1976), le Lubéron (Blondel et Gallardo, *inédit*) et les Alpilles (Blondel, *obs. person.*). Toutes ces montagnes sont trop dissemblables dans leur étendue, leur altitude moyenne et maximale ainsi que dans leur diversité physiographique pour qu'on puisse pousser très loin les comparaisons, surtout que des analyses quantitatives manquent pour plusieurs d'entre elles. C'est pourquoi, seules les richesses spécifiques, c'est-à-dire les listes d'espèces nicheuses, seront prises en considération pour chiffrer les ressemblances entre les différents massifs pris deux à deux. Remarquons d'ailleurs que la richesse spécifique d'un territoire étant fonction du logarithme de sa superficie, comme le rappellent MacArthur et Wilson (1967) et May (1975), les listes d'espèces plafonnent à partir d'une certaine superficie que nous avons pu mesurer dans deux cas : 520 km² dans la basse vallée de la Durance (Blondel et Gallardo, *inédit*), 450 km² dans le Ventoux. Les sept massifs étudiés ayant une superficie au moins égale à 500 km², la comparaison des richesses observées nous paraît licite.

Le nombre total d'espèces nicheuses dans chaque massif est indiqué sur le tableau I et on trouvera dans l'Atlas du C.O.R.A. (1977) les listes d'espèces des trois massifs préalpins. Ont été exclues de l'analyse quatre espèces liées aux cours d'eau (Cincla, Bergeronnette des ruisseaux, Martin-pêcheur, Chevalier guignette) du fait de l'absence de réseau hydrographique de surface dans les montagnes provençales.

TABLEAU I

*Coefficients de corrélation de point
des sept massifs montagneux préalpins et provençaux pris 2 à 2.*

| Nombre d'Espèces : | FAU | CHA | VER | VEN | LUB | S.V | ALP |
|--------------------|-------|-------|-------|------|------|------|-----|
| | 109 | 96 | 111 | 100 | 99 | 85 | 83 |
| CHA | .669 | | | | | | |
| VER | .549 | .632 | | | | | |
| VEN | .088 | .359 | .278 | | | | |
| LUB | -.193 | .066 | -.035 | .668 | | | |
| S.V. | -.159 | .021 | .031 | .541 | .734 | | |
| ALP | -.368 | -.146 | -.192 | .459 | .712 | .746 | |

Note : FAU = Faucigny, CHA = Grande Chartreuse, VER = Vercors, VEN = Ventoux, LUB = Lubéron, S.V = Sainte-Victoire, ALP = Alpilles.

Pour effectuer les comparaisons entre massifs, nous avons dû faire appel à une statistique ne faisant intervenir que la présence ou l'absence des espèces dans les milieux à comparer, par exemple celle des « coefficients de corrélation de point » dont les calculs et l'interprétation sont rappelés par Daget (1976) et qui se calculent par la formule :

$$r = \frac{ad - bc}{\sqrt{(a + b)(a + c)(b + d)(c + d)}}$$

où *a* est le nombre d'espèces coprésentes dans les deux massifs,

b le nombre d'espèces présentes uniquement dans l'un des deux,

c le nombre d'espèces présentes uniquement dans l'autre,

d le nombre d'espèces absentes des deux massifs.

r varie entre -1 s'il n'y a aucune coprésence ou coabsence et $+1$ si les mêmes espèces sont présentes ou absentes dans les deux massifs. Les 21 coefficients des sept massifs pris deux à deux figurent sur le tableau I.

Les coefficients varient entre — 0,368 pour les deux massifs les plus dissemblables (Alpilles - Faucigny) et 0,746 pour les deux massifs les plus semblables (Alpilles - Sainte-Victoire). On remarquera que dans la plupart des cas, les coefficients d'un massif avec chacun des autres sont d'autant plus faibles que ces derniers sont plus éloignés géographiquement. Ainsi par exemple en est-il des coefficients du Faucigny avec chacun des six autres massifs avec lesquels il est comparé (colonne 1 du tableau I).

Pour ce qui est du Ventoux, l'hypothèse avancée plus haut d'une position intermédiaire se confirme, mais on notera toutefois que ce massif présente davantage d'affinités avec la Grande-Chartreuse qu'avec le Vercors pourtant situé plus près de lui (respectivement 0,36 et 0,28). De toute façon, l'avifaune du Ventoux présente beaucoup plus d'affinités avec le groupe des montagnes méditerranéennes (Lubéron, Sainte-Victoire, Alpilles) qu'avec celui des Préalpes en dépit de l'importance non négligeable au Ventoux d'éléments biogéographiques boréaux et montagnards absents du groupe méditerranéen.

Une façon synthétique de représenter et d'interpréter ces résultats est de construire un dendrogramme de communautés selon la méthode indiquée par Cody (1974) et Daget (1976). Bien que sujette à critiques notamment parce que l'information est « écrasée » dans un espace à deux dimensions et que le choix de l'algorithme conditionne en partie les niveaux de regroupement des objets, la méthode visualise les hiérarchies entre les différents massifs pour ce critère de composition spécifique. En fait, les critiques dont ce procédé graphique est justiciable ne sont pas graves dans cet exemple car les « objets » sont très distincts. De fait, nous avons effectué les calculs des niveaux de similitude avec l'algorithme de Lance et Williams et celui de Sokal et Sneath (qui fut utilisé pour construire la figure 1) : à quelques nuances près qui ne modifient pas l'ordre de la classification, nous trouvons les mêmes résultats qui situent clairement nos sept montagnes les unes par rapport aux autres et établissent une hiérarchie entre elles. De plus, une analyse en composantes principales effectuée au C.E.P.E. Louis-Emberger par David et Godron aboutit exactement aux mêmes résultats. Deux groupes se distinguent nettement : ce sont d'une part les trois massifs préalpins Faucigny - Chartreuse - Vercors reliés au niveau de similitude 0,609, d'autre part le complexe franchement méditerranéen Lubéron - Sainte-Victoire - Alpilles reliés au niveau 0,723. Bien qu'occupant une position intermédiaire, le Ventoux se rattache franchement à cette dernière constellation, au niveau relativement élevé de 0,584. En conclusion de cette analyse, nous retiendrons qu'en dépit des affinités européennes et montagnardes de l'avifaune du Ventoux que nous allons maintenant étudier, ce sont tout de même les éléments thermophiles et méditerranéens qui dominent le

peuplement et qui font pencher la balance du côté de l' « univers méditerranéen » (au sens large).

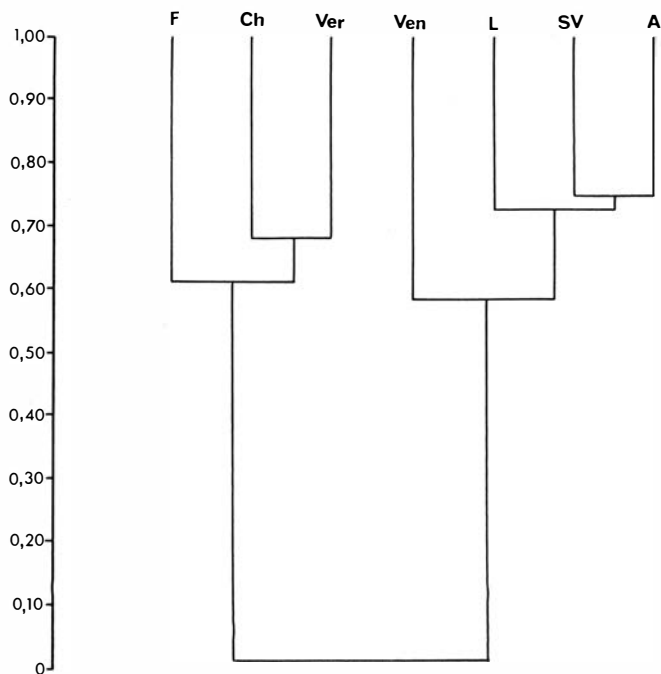


Figure 1. — Dendrogramme exprimant les affinités faunistiques de sept massifs montagneux préalpins et provençaux (l'échelle indique les niveaux de similitude) : F = Faucigny, Ch = Grande Chartreuse, Ver = Vercors, Ven = Ventoux, L = Lubéron, SV = Sainte-Victoire, A = Alpilles.

III.3. — COMPOSITION BIOGÉOGRAPHIQUE.

Qu'en est-il maintenant de la composition biogéographique de ces massifs analysée d'après la classification de l'avifaune européenne établie par Voous (1960) ? Pour simplifier l'interprétation, nous avons effectué parmi les quinze « types fauniques » représentés dans l'ensemble de ces montagnes, des regroupements permettant de définir cinq grandes catégories biogéographiques :

- 1) Faune méditerranéenne au sens large originaire des régions chaudes et semi-arides de plaine et de moyenne montagne de l'Europe méditerranéenne et de l'Asie du sud-ouest (types fauniques *méditerranéen*, *turkestano-méditerranéen*, *paléoxérique* et *paléoxéromontagnard* auxquels nous rattachons par commodité trois espèces d'origine *indo-africaine* et une espèce d'origine *éthiopienne*).

- 2) Faune des régions tempérées et méridionales d'Europe et d'Asie du sud-ouest (type faunique *européo-turkestanien*).
- 3) Faune d'Europe tempérée (type faunique *européen*).
- 4) Faune boréale et/ou montagnarde « froide » (types fauniques *paléarctique, sibérien, paléomontagnard*).
- 5) Faune très largement distribuée dans l'ensemble de la région holarctique et/ou de l'Ancien Monde (types fauniques *holarctique, Vieux Monde, cosmopolite*).

Les proportions atteintes par ces différentes catégories dans nos sept montagnes de référence figurent sur le tableau II et sur la figure 2 qui conduisent aux conclusions suivantes :

TABLEAU II

Composition biogéographique des peuplements d'oiseaux des sept massifs montagneux préalpins et provençaux.
N. Sp. = nombre d'espèces.

| Catégories fauniques | FAU | | | CHA | | | VER | | | VEN | | | LUB | | | S.V | | | ALP | | |
|---|------|------|---|------|------|---|------|------|---|------|------|---|------|------|---|------|------|---|------|------|---|
| | N | Sp | % | N | Sp | % | N | Sp | % | N | Sp | % | N | Sp | % | N | Sp | % | N | Sp | % |
| Méditerranéen (IA, M, TM, Eth, PX, PXM) | 10 | 9,2 | | 8 | 8,3 | | 15 | 13,5 | | 18 | 18,2 | | 27 | 27,5 | | 23 | 27,1 | | 27 | 32,5 | |
| Holarctique (H, VM, C) | 16 | 14,7 | | 14 | 14,6 | | 15 | 13,5 | | 13 | 13,1 | | 11 | 11,2 | | 11 | 12,9 | | 8 | 9,6 | |
| Paléarctique et Paléomontagnard (P, A, Sib, PM) | 54 | 49,5 | | 48 | 50,0 | | 51 | 45,9 | | 38 | 38,5 | | 32 | 32,7 | | 26 | 30,6 | | 22 | 26,5 | |
| Européen (E) | 18 | 16,5 | | 15 | 15,6 | | 18 | 16,2 | | 17 | 17,2 | | 15 | 15,3 | | 13 | 15,3 | | 13 | 15,7 | |
| Européo-turkestanien (ET) | 11 | 10,1 | | 11 | 11,5 | | 12 | 10,9 | | 13 | 13,1 | | 13 | 13,3 | | 12 | 14,1 | | 13 | 15,7 | |
| Diversité biogéographique | 1,99 | | | 1,98 | | | 2,07 | | | 2,18 | | | 2,19 | | | 2,23 | | | 2,20 | | |

Note : IA = Indo-Africain, M = Méditerranéen, TM = Turkestan-méditerranéen, Eth = Ethiopien, PX = Paléoxérique, PXM = Paléoxéromontagnard, H = Holarctique, VM = Vieux Monde, C = Cosmopolite, P = Paléarctique, A = Arctique, Sib = Sibérien, PM = Paléomontagnard, E = Européen, ET = Européo-turkestanien.

1) En dépit de la diversité physiographique et bioclimatique de cette série de montagnes qui s'alignent sur une distance nord-sud de plus de 300 kilomètres, elles sont toutes dominées par une avifaune européenne et boréale à vaste répartition dans la région paléarctique. C'est cette faune qui constitue le fond de l'avifaune

(67 % dans les Alpilles à plus de 80 % dans le Faucigny), les nuances n'étant apportées que par la présence d'éléments alpins et montagnards dans les massifs nordiques et d'éléments méditerranéens (au sens large) dans les massifs provençaux. Ce résultat confirme l'hypothèse que Ferry et Hortigue (1962) avaient avancée sans pouvoir l'étayer par des chiffres : « il ne semble pas exister de différences notables dans la structure qualitative de l'avifaune des étages subalpin et alpin entre les Alpes françaises du sud et celles du nord » ; ce propos est également pertinent pour les étages montagnard et collinéen.

2) Cela dit, on observe tout de même un fléchissement progressif des éléments paléarctiques et boréaux au fur et à mesure qu'on descend le long de l'arc préalpin en direction des montagnes méditerranéennes. Le relais est pris par une représentation croissante des catégories thermophiles et/ou xérophiles qui culminent dans les Alpilles. Remarquons toutefois que ce maximum ne dépasse pas 32,5 %, ce qui nous conduit à cette troisième remarque :

3) Même en plein domaine méditerranéen, plus de la moitié des espèces sont de type boréal au sens large. On remarquera en particulier que le type européen reste très constant du Faucigny aux Alpilles, ce qui signifie que tous les massifs étudiés, y compris les plus méridionaux sont au cœur d'une vaste région peuplée d'une avifaune très homogène dans ses origines biogéographiques.

Tout se passe comme si le fond de l'avifaune de la région méditerranéenne est essentiellement composé d'espèces paléarctiques auxquelles s'est en quelque sorte surimposée une faunule thermophile qui n'a d'ailleurs probablement pas évolué dans l'actuel bassin méditerranéen mais qui l'a colonisé à partir des zones semi-arides situées dans sa périphérie méridionale. Nous avons d'ailleurs la preuve que cette colonisation secondaire a été largement favorisée par l'homme : l'artificialisation des habitats, leur ouverture et leur morcellement favorisent les espèces méditerranéennes au détriment des espèces européennes comme il apparaît clairement le long des successions écologiques et des gradients de structure de la végétation (Blondel et Frochot, 1976 ; Ferry *et al.*, 1976 ; Blondel, *à paraître*). L'inconvénient de ne travailler que sur les listes d'espèces est de donner le même poids à toutes. Si nous pouvions pondérer chaque espèce par une indication de son abondance comme nous le ferons un peu plus loin à propos du Ventoux, les différences ci-dessus indiquées seraient singulièrement renforcées. Comme l'avaient déjà souligné Ferry et Hortigue (1962) à propos du massif du Mercantour, les espèces « nordiques » sont souvent rares et localisées dans les montagnes méridionales alors qu'elles sont omniprésentes dans les Alpes du nord où elles trouvent dans les étages forestiers d'altitude un

AVIFAUNE DES PRÉALPES
et des montagnes de Provence

Analyse biogéographique

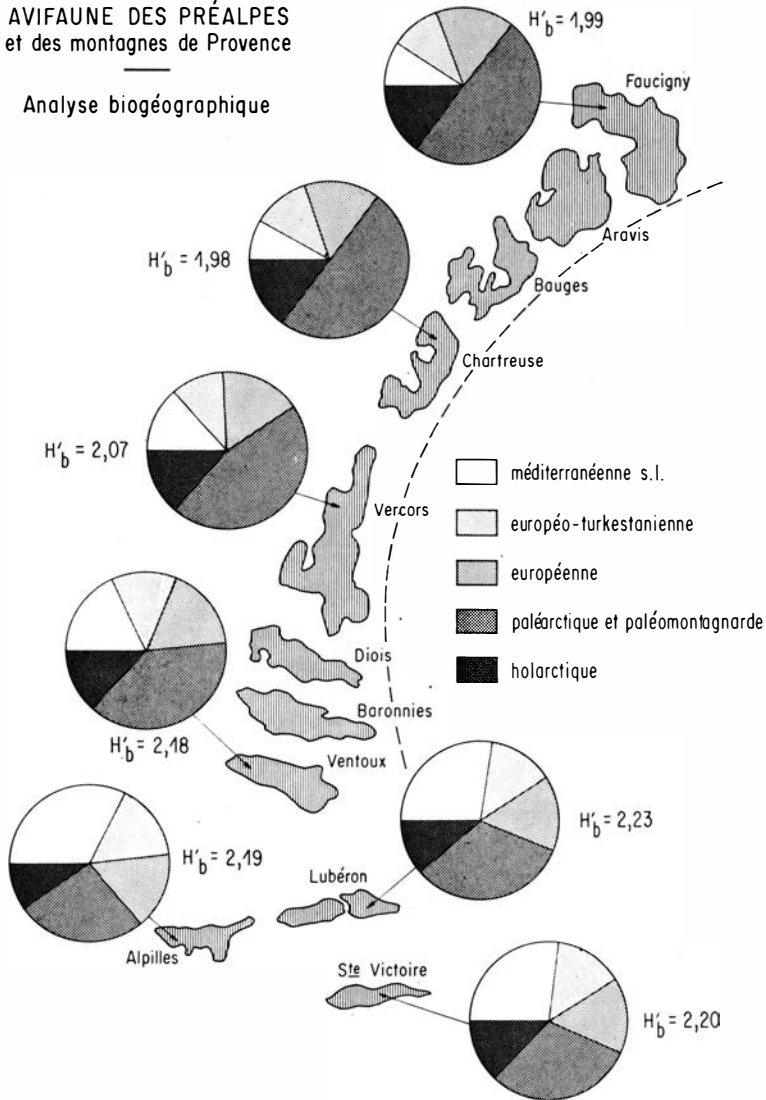


Figure 2. — Composition biogéographique, basée sur les listes d'espèces, de l'avifaune des sept massifs montagneux préalpins et provençaux ; H'_b = diversité biogéographique calculée par la fonction de Shannon, cf. texte.

prolongement des biotopes qu'elles habitent dans les plaines voisines (Grive musicienne, Accenteur mouchet, Pipit des arbres par exemple). L'inverse est évidemment vrai pour les espèces méditerranéennes qui s'infiltrent dans les montagnes du nord à la

faveur des rares « micro-biotopes » qui leur sont favorables (Fauvette passerinette, Pouillot de Bonelli, Merle de roche).

Quoi qu'il en soit, la convergence en région méditerranéenne de faunes dont l'origine est variée devrait se traduire par une augmentation des diversités biogéographiques régionales. De fait, si nous comparons par la fonction de Shannon la diversité biogéographique moyenne des montagnes préalpines à celle des montagnes provençales (Tableau II, Fig. 2), nous trouvons une différence hautement significative ($P < 0,01$) : les montagnes provençales sont plus composites que les massifs préalpins, conséquence probable de la situation « stratégique » de la région méditerranéenne aux confins des masses continentales eurasienne, africaine et à proximité de la grande ceinture semi-aride encerclant le bassin méditerranéen de l'Atlantique à la mer Caspienne. On assiste bien dans le midi à une interpénétration de faunes médioeuropéennes et de faunes méridionales, d'où une valeur maximale de la diversité biogéographique dans les trois montagnes méditerranéennes (Fig. 2) en dépit du fait qu'elles ne comptent que deux à trois étages bioclimatiques contre sept dans le Ventoux (cf. Blondel et Huc, 1978).

Quant au Ventoux, bien qu'il se rattache franchement au groupe provençal comme nous l'avons vu plus haut, l'analyse biogéographique de son avifaune souligne sa position charnière entre le complexe nordique et le complexe méridional. Il occupe en effet une situation intermédiaire que l'on pourra vérifier sur le tableau II et la figure 2.

Les chiffres acquis au Ventoux par échantillonnage fréquentiel permettent de pousser l'analyse par la prise en considération des fréquences réalisées par chaque espèce : en pondérant la participation de chacune par son abondance relative, l'image du peuplement se précise.

D'abord, à l'échelle des 340 relevés effectués sur l'ensemble du massif, on remarquera une différence notable entre le spectre biogéographique établi sur les seules listes d'espèces (Fig. 2) et celui qui le fût sur les fréquences spécifiques (Fig. 3). Il apparaît clairement sur cette dernière figure que le « poids » des espèces boréales (au sens large : européennes, paléarctiques, holarctiques) est bien plus important dans la réalité que lorsque n'est considérée que la composition qualitative des peuplements. Il s'ensuit un fléchissement symétrique des catégories méridionales qui entrent pour 13,8 % seulement du total des individus contre 31,3 % des espèces. Ainsi se confirme le caractère partiel évoqué plus haut des analyses réalisées sur les seules listes d'espèces du fait de la sur-représentation des espèces biogéographiquement et écologiquement marginales. Si nous examinons l'évolution de la composition biogéographique de l'avifaune le long d'un gradient altitu-

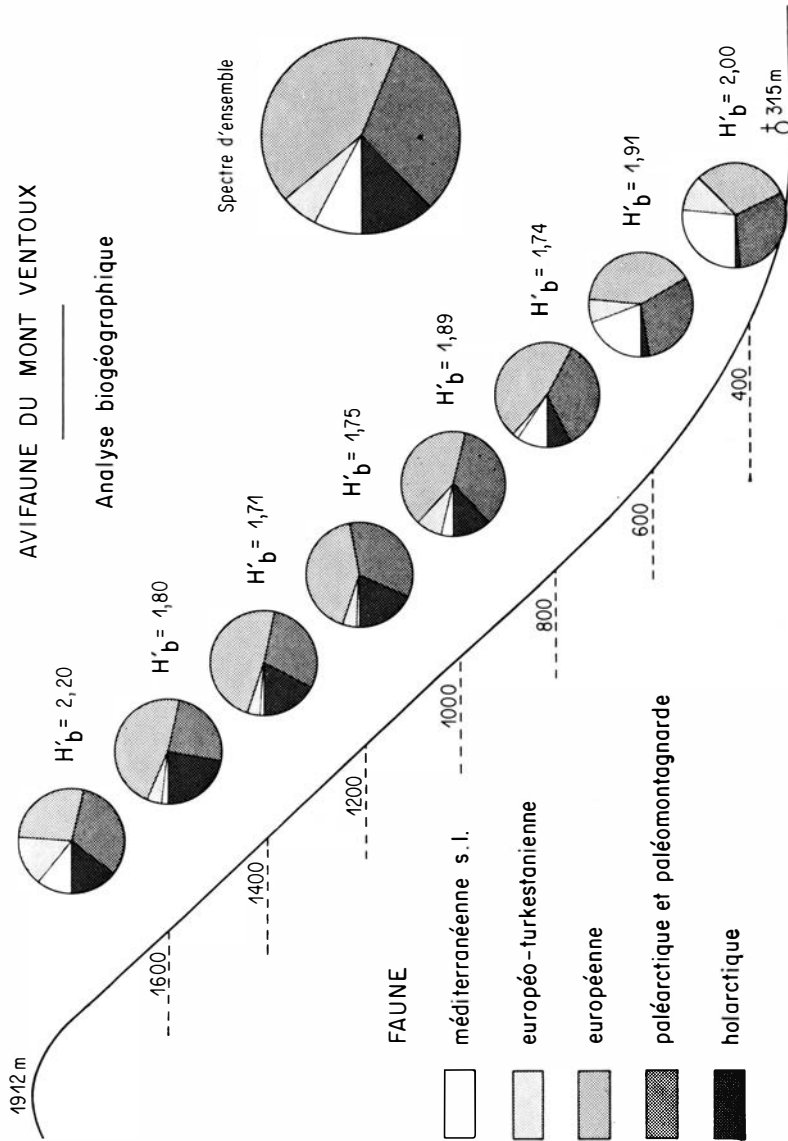


Figure 3. — Variation de la composition biogéographique, basée sur les fréquences relatives, de l'avifaune du Ventoux en fonction de l'altitude ; le spectre hors graphique de droite représente la composition d'ensemble ; H'_b = diversité biogéographique, cf. texte.

dinal s'échelonnant, par tranches de 200 m de dénivelée, du piémont au sommet de la montagne, nous remarquons que c'est surtout aux altitudes intermédiaires, entre 800 m et 1 600 m, que la participation des espèces « nordiques » est la plus forte. Ce phénomène est moins dû à un effet d'altitude qu'à l'influence considérable des massifs forestiers, souvent artificiels, qui réalisent aujourd'hui un manteau presque continu sur des milliers d'hectares, précisément entre les altitudes 800 et 1 600 m. Il est certain que les reboisements ont favorisé les espèces européennes et paléarctiques qui n'ont probablement jamais été absentes du massif, sauf sans doute le Pic noir dont on connaît l'extension récente, mais qui étaient autrefois confinées dans les quelques boisements épargnés par l'homme. Nul doute que la composition biogéographique du massif a beaucoup évolué depuis un siècle en raison du gigantesque effort de reboisement qui, conformément au scénario classique en milieu méditerranéen, a créé les conditions d'une recolonisation par l'avifaune européenne de milieux qui, au début du siècle dernier, devaient être habités par une faune assez différente à affinités plus méridionales (Fauvettes, Bruants, Fringilles). Les reboisements du Ventoux ont réintroduit la Sittelle et les Roitelets là où les bûcherons et pasteurs de jadis avaient mis la Fauvette pitchou. Le raccourci peut surprendre mais il traduit une réalité que l'étude diachronique des peuplements d'oiseaux en région méditerranéenne rend indiscutable : à titre d'exemple, 99 % de l'avifaune est d'origine « boréale » dans une vieille futaie de Chênes verts en Provence contre 42 % dans une garrigue de Chênes verts et 14 % dans une garrigue de Chênes kermès (Blondel, à paraître).

Quant aux éléments méridionaux au sens large, qui évitent la forêt, ils sont relégués soit aux altitudes inférieures, dans les garrigues, cultures et milieux variés inaccessibles à de nombreuses espèces sylvatiques européennes, soit au contraire dans les milieux dépourvus de couvert forestier de la tranche d'altitude la plus élevée où se rencontrent plusieurs espèces de type « azonal » largement distribuées dans les milieux herbacés et buissonnants bas : Pipit rousseline, Linotte par exemple. Nous retrouvons à l'échelle du Ventoux la conclusion à laquelle nous étions arrivés dans l'analyse des diversités biogéographiques régionales : de même que le groupe des montagnes provençales était en moyenne plus diversifié que le groupe des montagnes préalpines du fait de la convergence de faunes aux origines variées, de même en est-il le long de ce gradient d'altitude : c'est au pied et au sommet du Ventoux que se rassemblent les espèces aux origines les plus diverses, les grands massifs forestiers ayant une avifaune foncièrement homogène participant pour son immense majorité du vieux stock sylvatique européen.

Ce schéma simplifié de milieux ouverts encadrant une ceinture forestière située aux altitudes moyennes doit bien entendu être nuancé dans le détail, d'abord parce que de part et d'autre de cette ceinture se rencontrent des milieux intermédiaires : reboisements de Chênes verts partout très ouverts en aval, boisements de Pins à crochets, également assez ouverts en amont ; d'autre part parce qu'à toutes les altitudes, y compris dans les tranches les plus boisées, se trouvent des clairières et des zones plus ou moins déboisées. De tels milieux ne modifiant pas nos conclusions d'ensemble, nous n'en parlerons pas davantage dans ce travail de synthèse.

IV. — ANALYSE ECOLOGIQUE

Le protocole standardisé de relevés d'avifaune que nous avons élaboré et dont la première partie seulement est publiée (Blondel, 1975) a pour but de proposer une explication aussi détaillée que possible des normes de sélection de l'habitat et du partage de l'espace écologique par les différentes espèces et groupes d'espèces des communautés. A chaque relevé d'E.F.P. l'observateur note, outre la liste des espèces d'oiseaux, un certain nombre de descripteurs du milieu que nous appellerons conventionnellement « variables écologiques », quelle que soit leur nature, par exemple la position topographique de la station, le numéro du rectangle de référence codé par ses coordonnées géographiques comme indiqué par Blondel (1975 : 564), la formation végétale, etc. Au total, une douzaine de variables sont notées puis codées en vue d'être analysées¹.

Désirant présenter ici une synthèse de nos résultats, nous n'entrerons pas dans le détail des analyses non plus que dans l'exposé des particularités écologiques propres à chaque espèce mais tenterons de brosser un tableau très général de la façon dont le cortège d'oiseaux que nous avons « photographiés » par E.F.P. se distribue dans la mosaïque d'habitats représentés dans le Ventoux.

Nous discuterons successivement les résultats d'une analyse d'information mutuelle espèces-variables écologiques puis ceux que fournit une analyse factorielle des correspondances. La plupart des calculs ont été réalisés au Centre d'Etudes Phytosociologiques et Ecologiques Louis-Emberger à Montpellier sur ordinateur CII Mitra 15.

(1) Il serait trop long de présenter et de commenter ici le formulaire de « relevé de reconnaissance du milieu » qui fera l'objet, exemples à l'appui, de la deuxième partie de l'article sur le diagnostic écologique des peuplements d'oiseaux. Pour la compréhension de ce texte, nous nous contenterons de définir dans l'annexe 2 les cinq variables discutées ici ainsi que les classes que nous y avons reconnues.

IV.1. — INFORMATION MUTUELLE ESPÈCES-VARIABLES ÉCOLOGIQUES.

Nous allons brièvement explorer, à l'aide de cette méthode d'analyse, la réponse des oiseaux aux différents états que prennent les variables énumérées dans l'annexe 2, ce qui nous conduira à préciser la valeur indicatrice de ces variables pour les espèces et éventuellement de discerner des groupes écologiques réunissant les espèces présentant les mêmes types de profils écologiques. Il serait trop long d'exposer ici le principe et les justifications théoriques de cette méthode d'analyse ; le lecteur désireux de les connaître pourra consulter les travaux de Godron (1968), Gounot (1969), Guillermin (1971), Daget *et al.* (1972) entre autres. Précisons simplement que la méthode consiste : 1) à établir la distribution des fréquences de chaque espèce dans les différentes classes de chaque variable (*profils écologiques*), 2) à calculer la quantité d'information apportée par ces distributions de fréquences pour la variable considérée (*information mutuelle*). La *valeur indicatrice des espèces* vis-à-vis des différents états de la variable est fonction de cette quantité d'information et des caractéristiques de leurs profils écologiques.

La méthode a révélé que, dans le cas particulier de l'E.F.P. du Ventoux¹, un petit nombre seulement de variables sont « actives », c'est-à-dire apportent une information sur la distribution des espèces dans l'univers écologique considéré. Deux démarches préliminaires sont nécessaires pour les identifier, la première consiste à calculer ce que les auteurs précités appellent l'*entropie-variable* qui rend compte de la répartition des relevés dans chaque classe de la variable (= niveau d'équirépartition de l'échantillonnage), la seconde à mesurer l'*entropie-espèce* qui permet de chiffrer l'information potentielle que chaque espèce peut apporter relativement à une variable ; nous y reviendrons plus concrètement un peu plus loin.

IV.1.1. — *Calcul de l'entropie-variable et de l'équirépartition de l'échantillonnage.*

La répartition des relevés dans les différentes classes permet d'établir un *profil d'ensemble*. Si chaque classe de la variable a reçu exactement le même nombre de relevés, cette variable est « parfaitement » échantillonnée (à condition toutefois que le

(1) Dans chaque cas concret, il faut toujours garder présentes à l'esprit les conditions dans lesquelles a été fait l'échantillonnage, notamment son échelle (sectorielle, régionale), les critères de définition des variables, le nombre et l'amplitude des classes qu'on y reconnaît, etc. C'est ainsi par exemple que l'échantillonnage des communautés du Ventoux a été réalisé à trop grande échelle pour que les variables géographiques puissent apporter une quelconque information sur la distribution des espèces. Il en ira autrement le jour où ce même matériel sera incorporé dans une étude d'ensemble à beaucoup plus petite échelle (ensemble de la région méditerranéenne).

TABLEAU III

Profils d'ensemble, nombre de classes (NC), nombre de relevés (NR), entropie variable observée (Ho), entropie variable maximale (Hm) et qualité de l'échantillonnage (Ho/Hm) pour onze variables écologiques.

| Variables | Classes | | | | | | | | | | | | | | NC | NR | Ho | Hm | Ho/Hm |
|------------------------------------|---------|-----|-----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|-----|------|------|-------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 |
| Latitude ⁺ | 33 | 30 | 39 | 23 | 54 | 61 | 35 | 38 | 11 | | | | | | 9 | 324 | 3,05 | 3,17 | 0,962 |
| Longitude ⁺ | 19 | 27 | 18 | 25 | 23 | 17 | 50 | 69 | 38 | 38 | | | | | 10 | 324 | 3,17 | 3,32 | 0,955 |
| Mois du relevé ⁺ | 24 | 40 | 189 | 25 | | | | | | | | | | | 4 | 325 | 1,59 | 2,00 | 0,795 |
| Exposition | 28 | 51 | 10 | 8 | 31 | 75 | 83 | 11 | 28 | | | | | | 9 | 325 | 2,79 | 3,17 | 0,880 |
| Position topogr. | 87 | 139 | 26 | 48 | 12 | 13 | | | | | | | | | 6 | 325 | 2,09 | 2,59 | 0,807 |
| Toit ⁺ | 20 | 25 | 22 | 51 | 36 | 31 | 13 | 12 | 11 | | | | | | 9 | 221 | 3,00 | 3,17 | 0,946 |
| Forme de végétat. | 84 | 40 | 75 | 16 | 11 | 10 | | | | | | | | | 6 | 236 | 2,15 | 2,59 | 0,830 |
| Formation végétale | 15 | 26 | 20 | 26 | 54 | 34 | 42 | | | | | | | | 7 | 217 | 2,69 | 2,81 | 0,958 |
| Première espèce végétale dominante | 26 | 10 | 17 | 28 | 29 | 21 | 47 | 32 | 6 | | | | | | 9 | 216 | 2,99 | 3,17 | 0,943 |
| Elément particulier | 31 | 15 | 17 | 8 | 7 | | | | | | | | | | 5 | 78 | 2,11 | 2,32 | 0,909 |
| Altitude ⁺ | 33 | 17 | 22 | 19 | 32 | 26 | 17 | 21 | 23 | 28 | 35 | 31 | 8 | 13 | 14 | 325 | 3,72 | 3,81 | 0,976 |

Note : les variables suivies d'une croix suivent une progression scalaire.

nombre de relevés soit assez grand et compte tenu des données de base de l'échantillonnage). Son indétermination est alors maximale et on démontre (Daget *et al.*, 1972) que dans ce cas, l'entropie relative à cette variable est égale au \log_2 du nombre de classes (on retrouve le terme H_{max} de l'équation d'équirépartition). En pratique, l'entropie observée pour chaque variable est toujours inférieure à l'entropie maximale et le rapport des deux mesure l'équirépartition de l'échantillonnage qui sera d'autant plus élevée que ce rapport est proche de 1. Le tableau III contient l'inventaire des données, à savoir les profils d'ensemble (14 premières colonnes où chaque numéro correspond à une classe de variable), le nombre de classes que contient chaque variable (colonne 15), le nombre de relevés par variable (colonne 16), l'entropie facteur observée (colonne 17), l'entropie facteur maximale (colonne 18) et le rapport des deux qui mesure l'équirépartition de l'échantillonnage (colonne 19). Les variables dont le nom est suivi d'une croix sont scalaires, c'est-à-dire que leurs classes suivent une progression graduelle (par exemple la hauteur du toit de la formation végétale et l'altitude).

Les valeurs consignées dans la dernière colonne montrent qu'en moyenne les onze variables paraissent assez bien échantillonnées, bien qu'il ne faille pas surestimer la valeur indicatrice de cette expression de la qualité de l'échantillonnage qui dépend des critères retenus pour définir les variables et les limites de classes dont certaines ont dû être regroupées au moment de l'analyse.

IV.1.2. — Entropie-espèce et information mutuelle.

En pratique, l'entropie-espèce est une mesure de l'aptitude d'une espèce à « répondre » à une variable. On démontre (Godron, 1968 ; Guillerm, 1971) que cette valeur est nulle (0) lorsque l'espèce est présente ou absente dans tous les relevés, et maximale (1) quand elle l'est dans la moitié des relevés. Dans le cas de l'échantillon du Ventoux, qui comporte 325 relevés, l'entropie-espèce varie de 0,150 pour la Corneille noire qui n'a été relevée que 7 fois et 0,999 pour la Mésange noire qui a été relevée 159 fois (soit dans près de la moitié des relevés : $325/2 = 162,5$). Quel que soit le profil de la Corneille, cette espèce apportera très peu d'information alors que la Mésange noire pourra en apporter beaucoup plus. Les réactions d'une espèce aux différents états d'une variable sont fonction des valeurs prises à la fois par l'entropie-facteur et l'entropie-espèce, d'où l'importance d'avoir précisé au préalable ces deux notions. C'est alors qu'on peut calculer pour chaque espèce l'information mutuelle espèce variable qui mesure la sensibilité de l'espèce à cette variable ; nous en donnerons quelques exemples un peu plus loin.

A l'échelle de l'ensemble du peuplement, il convient maintenant de déceler quelles sont, parmi les onze variables, les plus actives, c'est-à-dire celles qui ont une réelle signification écologique pour l'avifaune du Ventoux. Pour ce faire, on peut localiser chaque variable sur un graphique où les abscisses représentent son entropie, et les ordonnées, la moyenne des informations mutuelles que l'ensemble des espèces apportent relativement à cette variable (Fig. 4). Les variables les plus actives sont celles qui ont un rapport information mutuelle sur entropie élevé ; elles sont situées en haut et à droite du graphique, dans le quadrant supérieur droit matérialisé par la croix en tireté sur la figure 4. Par contre, les variables situées en bas et à droite apportent peu d'information bien que suffisamment échantillonnées. On notera par exemple que la « variable mois » n'apporte pratiquement rien et s'avère mal échantillonnée, et pour cause : l'étude s'applique aux oiseaux nicheurs entre avril et juillet. Du point

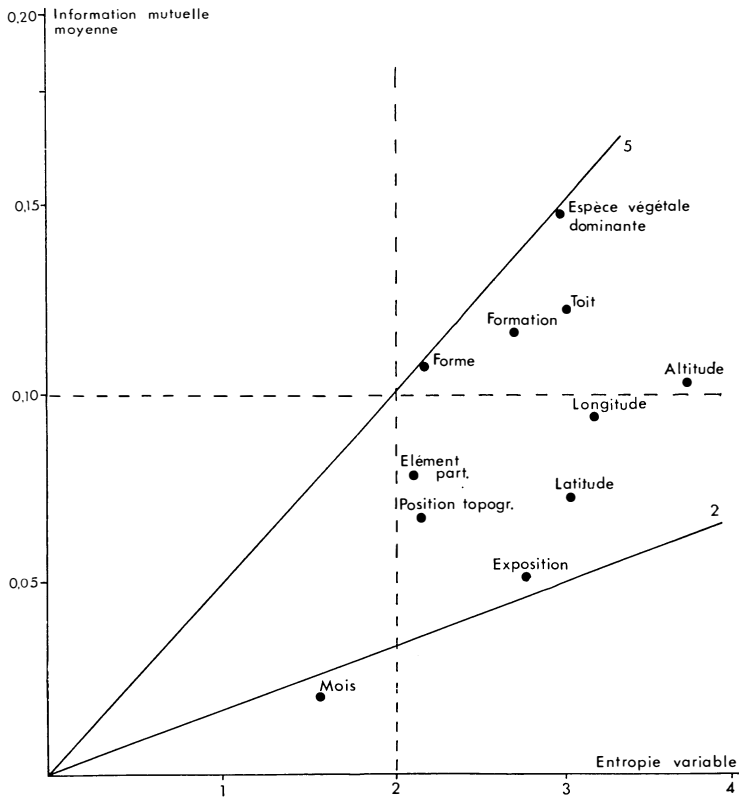


Figure 4. — Relation entre information mutuelle moyenne (en bits) et entropie variable (en bits) pour onze variables écologiques.

de vue de la méthode de dénombrement, il est réconfortant qu'il en soit ainsi, cela prouve qu'en moyenne les espèces se détectent de la même façon au cours de la saison de reproduction. Quelques espèces montrent toutefois une tendance à se manifester préférentiellement à certaines époques : l'Autour, le Geai, la Mésange charbonnière, la Mésange à longue queue, la Sittelle, tous nicheurs précoces, en avril et le Pouillot véloce en mai. Toutes les autres espèces sont « indifférentes » à cette variable : l'observateur les contacte avec une probabilité à peu près constante tout au long de la saison.

On pourra retenir dans un premier temps et sans préjuger d'un affinement de l'échantillonnage, les variables suivantes énumérées par ordre d'activité décroissante :

- 1) première espèce végétale dominante,
- 2) forme de végétation,
- 3) formation végétale,
- 4) toit de la formation,
- 5) altitude.

On remarquera d'emblée que les quatre premiers facteurs actifs ont trait à la structure de la végétation, ce qui confirme une fois de plus l'expérience acquise en ce domaine (cf. Recher, 1971 ; Blondel *et al.*, 1973). La cinquième variable active est l'altitude, ce qui n'a rien pour nous surprendre puisque cette montagne s'élève d'un coup, sur une distance planimétrique de quelques kilomètres, de la cote 350 m à plus de 1 900 m en son sommet. Par contre, les autres variables sont moins actives, soit en raison de l'étendue modeste du territoire étudié — à cette échelle la latitude et la longitude ne sauraient influencer sur la distribution des espèces — soit qu'il s'agisse de variables auxquelles les oiseaux sont réellement peu sensibles comme l'exposition et la position topographique de la station.

Cela dit, on remarquera que dans l'ensemble, la moyenne des informations mutuelles est assez faible, même pour les variables les plus actives. De deux choses l'une : ou bien les descripteurs que nous avons retenus apportent réellement peu d'information sur la sélection de l'habitat par les espèces, ou bien les moyennes sont abaissées par une proportion importante d'espèces peu sensibles aux variables retenues mais certaines espèces très sensibles ont une forte valeur indicatrice et déterminent des groupes écologiques bien individualisés. Nous verrons que le deuxième terme de cette alternative doit être retenu : globalement les communautés d'oiseaux du Ventoux sont dominées par une masse d'espèces omniprésentes dans les massifs forestiers à l'intérieur desquels existe un profond brassage, mais quelques bons indicateurs qu'il convient de déceler rendent compte avec précision des différentes conditions d'habitat réalisées dans le territoire étudié. Nous

retrouvons cette masse d'oiseaux « ubiquistes » d'origine européenne et paléarctique que nous avons identifiée dans la première partie de ce travail ; elle constitue le fond de l'avifaune forestière du Ventoux comme nous l'avons montré ailleurs (Blondel, 1976) et reviendra comme un leitmotiv car elle s'impose dans toutes les analyses et tend à estomper les nuances importantes que nous avons pu détecter.

IV.1.3. — *Etude de quelques variables.*

L'examen des profils réalisés par chaque espèce pour chaque descripteur écologique permet de déceler et de situer les préférences des espèces (s'il y en a) et de regrouper celles qui présentent les mêmes types de profils, indiquant de ce fait des conditions d'habitat particulières. Nous ne discuterons pas la « forme de végétation » qui mène pratiquement aux mêmes conclusions que la variable « formation végétale », ces deux descripteurs étant largement redondants.

« *Formation végétale* ».

Sept classes ont été définies au moment de la stratification de l'échantillonnage, à savoir une formation herbacée, une ligneuse basse, quatre ligneuses hautes et une ligneuse très haute. À chacune est affecté un indice de complexité de la végétation H_v selon un protocole plus souple que celui du stratiscope (Blondel et Cuvillier, 1977) et que nous avons exposé ailleurs (cf. Blondel *et al.*, 1978 et annexe 2). Rappelons qu'à l'échelle collective des peuplements il existe une relation linéaire hautement significative entre la diversité informatrice de Shannon H' des communautés et la complexité de la végétation H_v . Dans le cas particulier, le diagnostic effectué dans douze habitats homogènes quant à la structure de la végétation, nous a permis de confirmer cette relation puisque nous trouvons $r = 0,68$ ($P < 0,01$) entre H' et H_v . À l'échelle individuelle des espèces, l'examen des profils réalisés dans les sept classes de la variable « formation végétale » a permis de définir les groupes d'espèces suivants (ne sont mentionnées que les espèces présentant un optimum significatif dans l'une et/ou l'autre des classes en question) :

Formation herbacée (N° de code = 1, cf. annexe 2) : Alouette des champs, Traquet motteux, Pipit rousseline, Pipit spioncelle.

Formation ligneuse basse (N° 420) : Perdrix rouge, Pie, Rossignol, Mésange charbonnière, Mésange à longue queue, Traquet oreillard, Fauvette orphée, Fauvette passerinette, Fauvette pitchou, Pouillot de Bonelli.

Formations ligneuses hautes (N°s 64, 641, 6420, 74) : Mésange noire, Mésange nonnette, Sittelle, Grimpereau des jardins, Troglodyte, Accenteur mouchet, Beccroisé, Pinson, Bruant fou.

Formation très haute (N° 9642) : Autour, Pic noir, Mésange noire, Grimpereau des jardins, Troglodyte, Rougegorge, Merle, Fauvette à tête noire, Roitelet huppé, Roitelet triple-bandeau, Pinson.

A titre d'exemple, quelques profils sont indiqués sur la figure 5. Ils rendent bien compte des préférences écologiques des espèces : l'Alouette des champs dans les milieux herbacés, le Traquet oreillard dans les garrigues basses, ouvertes et dégradées, la Fauvette orphée dans les taillis ouverts, le Roitelet triple-bandeau et le Pic épeiche dans les milieux forestiers les plus développés. Quant à la Fauvette à tête noire, ubiquiste par excellence, elle habite tout le gradient avec cependant une préférence marquée pour la vieille forêt.

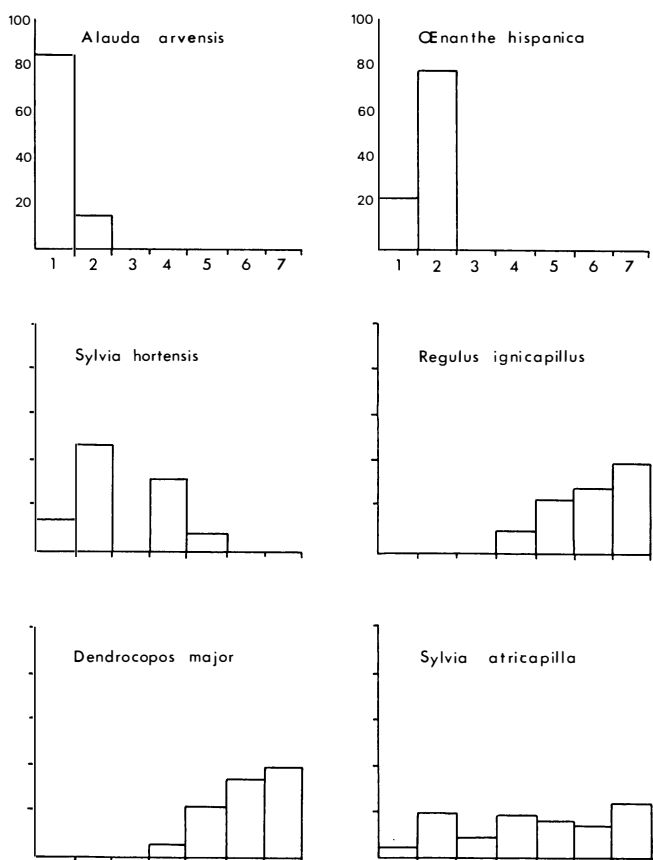


Figure 5. — Profils écologiques (en fréquences centésimales) de quelques espèces pour la variable formation végétale. Les formations sont rangées sur l'axe des abscisses par ordre de complexité croissante : numéros de code = 1, 420, 64, 641, 6420, 74, 9642, cf. texte et annexe 2.

A noter que les formations ligneuses très hautes qui, dans l'univers sylvatique considéré, sont la cédraie (vieux reboisement) et la hêtraie-sapinière (formation spontanée) rassemblent les six espèces (Grimpereau, Troglodyte, Rougegorge, Merle, Fauvette à tête noire et Pinson) qui ont la plus forte amplitude d'habitat c'est-à-dire qui sont les plus uniformément répandues comme nous l'avons montré ailleurs (Blondel, 1976). Pour la variable formation, l'amplitude d'habitat d'ordre 7 (7 classes de variable), AH_7 calculée par la formule $e^{H'}$ où H' est la fonction de Shannon calculée avec les logarithmes népériens, est en moyenne de 3,69 pour les 50 premières espèces alors qu'elle atteint 5,85 pour ces 6 espèces qui sont donc beaucoup plus « généralistes » dans le choix de leur habitat ; la différence entre ces deux valeurs est hautement significative ($P < 0,001$). Ces oiseaux reflètent en quelque sorte le degré de réalisation d'une « ambiance forestière » qui trouve son apogée dans les plus vieux boisements du Ventoux aujourd'hui habités par une faune forestière de type européen. Mises à part les formations herbacées qui représentent un milieu particulier limité aux pelouses sommitales, toutes les autres formations sont à un stade plus ou moins lointain de cet état forestier. Elles sont toutes habitées de façon plus ou moins marginale par les 6 espèces précitées mais il s'infiltré en plus dans les formations les moins hautes et les plus ouvertes, notamment aux altitudes inférieures, une faunule méditerranéenne qui disparaît peu à peu au fur et à mesure que la forêt se développe (cf. les barycentres de ces espèces sur les tableaux IV et V).

« Toit de la formation ».

La hauteur moyenne de l'habitat, son toit, est l'un des descripteurs les plus simples à chiffrer et les plus actifs. Il est largement redondant avec la variable formation puisque cette dernière intègre déjà la hauteur du milieu mais il présente sur elle un gros avantage : étant une variable scalaire, on peut chiffrer pour chaque espèce sa préférence le long du gradient au moyen de la position du barycentre g ($g = x_1 + 2x_2 + 3x_3 + \dots nx_n / \sum x$, Daget, 1977) et regrouper les espèces présentant à la fois le même type de profil écologique et un barycentre du même ordre de grandeur (tableau IV). Si nous ajoutons au regard de chaque espèce l'amplitude d'habitat réalisée pour cette variable, nous précisons encore l'information en exprimant l'amplitude de la répartition des individus de part et d'autre du barycentre. C'est ainsi que si une espèce a un barycentre de 5 et une AH_9 de 1, cela signifie que l'espèce n'a été rencontrée que dans la classe 5 ; par contre si pour un même barycentre de 5, l'espèce présente une AH_9 de 9, cela signifie qu'elle est parfaitement insensible à la variable puisque l'oiseau est équiréparti dans toutes ses classes ; le barycentre se trouve alors sur la médiane du gradient.

TABLEAU IV

*Classification de l'avifaune du Mont Ventoux
en fonction des valeurs du barycentre g
et de l'amplitude d'habitat AH₉
pour la variable toit de la formation.*

| <u>Espèces caractéristiques</u> <u>des milieux herbacés</u> | <u>g</u> | <u>AH₉</u> | <u>Espèces caractéristiques</u> <u>des milieux lign. très bas</u> | <u>g</u> | <u>AH₉</u> |
|---|------------|-----------------------|--|------------|-----------------------|
| Alouette des champs | 1,4 | 2,0 | Alouette lulu | 2,4 | 3,8 |
| Traquet motteux | 1,0 | 1,0 | Fauvette mélanocéphale | 2,4 | 4,5 |
| Bouscarle de Cetti | 1,0 | 1,0 | Fauvette pitchou | 2,4 | 3,7 |
| Pipit spioncelle | 1,5 | 1,6 | Pie | 1,8 | 2,7 |
| Pipit rousseline | 1,0 | 1,0 | Bruant zizi | 2,0 | 2,9 |
| | | | Rossignol | 1,9 | 2,7 |
| | | | Traquet oreillard | 1,8 | 1,6 |
| | | | Rouge queue noir | 2,0 | 2,2 |
| | | | Fauvette passerinette | 2,4 | 3,0 |
| | | | Fauvette orphée | 2,5 | 2,5 |
| <u>Moyenne</u> | <u>1,2</u> | <u>1,3</u> | <u>Moyenne</u> | <u>2,2</u> | <u>3,0</u> |
| <u>Espèces caractéristiques</u> <u>des milieux ligneux bas</u> | | | <u>Espèces caractéristiques</u> <u>des milieux lign. hauts</u> | | |
| Linotte | 3,4 | 4,0 | Pigeon ramier | 7,2 | 4,0 |
| Tourterelle | 3,2 | 3,7 | Roitelet triple-bandeau | 6,8 | 5,6 |
| Bruant fou | 3,8 | 4,3 | Pic noir | 7,2 | 3,8 |
| Mésange à longue queue | 5,4 | 4,5 | Roitelet huppé | 7,1 | 2,8 |
| Bouvreuil | 5,8 | 3,1 | Grive musicienne | 7,1 | 3,0 |
| | | | Autour | 7,7 | 3,8 |
| | | | Pic épeiche | 7,0 | 5,8 |
| | | | Sittelle | 7,1 | 4,4 |
| | | | Verdier | 6,5 | 5,2 |
| | | | Mésange nonnette | 6,4 | 5,6 |
| <u>Moyenne</u> | <u>4,3</u> | <u>3,9</u> | <u>Moyenne</u> | <u>7,0</u> | <u>4,4</u> |
| <u>" Ubiquistes "</u> | | | | | |
| Serin cini | 3,0 | 5,5 | Mésange charbonnière | 4,5 | 7,0 |
| Accenteur mouchet | 4,2 | 7,1 | Chardonneret | 4,9 | 7,2 |
| Grive draine | 5,8 | 6,7 | Pouillot de Bonelli | 4,2 | 6,2 |
| Mésange bleue | 4,2 | 6,7 | Merle | 5,7 | 8,0 |
| Geai | 5,4 | 7,3 | Fauvette à tête noire | 5,6 | 8,5 |
| Mésange huppée | 6,0 | 7,7 | Rougegorge | 5,7 | 8,2 |
| Mésange noire | 6,0 | 7,6 | Pinson | 5,7 | 8,2 |
| Coucou | 5,9 | 6,2 | Troglodyte | 6,3 | 7,3 |
| Pouillot véloce | 6,0 | 7,7 | Beccroisé | 5,7 | 6,5 |
| Grimpereau des jardins | 6,4 | 7,0 | | | |
| <u>Moyenne = g = 5,3</u> | | | | | |
| <u>AH₉ = 7,2</u> | | | | | |

Le tableau IV montre qu'on peut classer l'avifaune du Ventoux en 5 grands groupes en fonction de la combinaison de ces trois données : profils écologiques, barycentre, amplitude d'habitat :

1) *Avifaune des milieux herbacés* : 5 espèces, g voisin de 1, AH₉ faible ; espèces très spécialisées.

2) *Avifaune des milieux très bas*, en pratique des garrigues basses et ouvertes de l'étage méditerranéen : 10 espèces, *g* compris entre 1,5 et 2,5, *AH*₉ un peu plus élevé que celle du groupe précédent mais qui demeure faible. Les espèces de ce groupe sont donc également spécialisées ; on y trouve le cortège classique des espèces méditerranéennes et thermophiles (cf. tableau IV).

3) *Avifaune des milieux bas* : 5 espèces, *g* compris entre 3 et 6, *AH*₉ moyenne ; groupe mal individualisé dont les profils montrent une préférence pour les taillis de Chêne vert et de Chêne pubescent de l'étage méditerranéen supérieur.

4) *Avifaune des milieux hauts* : 10 espèces, *g* supérieur à 6 ; *AH*₉ variable, souvent faible comme c'est le cas par exemple pour le Roitelet huppé, la Grive musicienne et le Pic noir qui, au Ventoux, ne se rencontrent que dans les boisements les plus hauts. Toutes ces espèces traduisent une « ambiance forestière » très développée.

5) *Avifaune peu sensible à la variable « toit »* : 19 espèces ; *g* variable (moyenne = 5,3), ces espèces présentent toutes une grande amplitude d'habitat, au moins égale à 5. Il s'agit du long cortège des ubiquistes dont nous avons déjà parlé avec en tête de liste la Fauvette à tête noire, le Pinson, le Rouge-gorge, le Merle, etc.

L'analyse de cette variable conduit aux mêmes conclusions que celles de la formation, ce qui n'est pas surprenant en raison de la redondance de ces deux descripteurs. Elle permet en outre d'identifier ce groupe des « ubiquistes » particulièrement souples dans le choix de leur habitat et ce, pour toutes les variables considérées. Ces 5 groupes d'espèces se retrouveront dans l'analyse des correspondances : ce sont eux qui, à l'échelle collective des peuplements, définissent le plus clairement les conditions actuelles d'habitat pour l'avifaune du Ventoux.

« Altitude ».

L'examen de l'évolution du spectre biogéographique des espèces le long du gradient altitudinal (fig. 3) nous a donné l'occasion de tester à petite échelle ce phénomène souvent évoqué (Tramer, 1974) d'une diminution de la richesse spécifique au fur et à mesure que l'altitude augmente. En calculant la richesse moyenne (= nombre moyen d'espèces par relevé) de l'avifaune par tranche de 200 m de dénivelée, nous avons effectivement trouvé une diminution hautement significative ($P < 0,01$) de ce paramètre du piémont au sommet de la montagne (fig. 6), à raison de 0,8 espèce en moyenne pour 200 m. La richesse d'un habitat étant fonction de la structure de la végétation comme démontré plus haut (cf. aussi Blondel, 1976), on pourra nous objecter que cette variation pourrait être liée à un gradient de complexité de la végétation, lui-même lié à l'altitude. Il est vrai que ce facteur joue, notamment

pour l'étage supraméditerranéen où les forêts complexes font remonter la richesse moyenne sur notre graphe aux altitudes 800-1 000 m. En réalité, comme nous le faisait remarquer P. du Merle, le point « aberrant » serait plutôt celui qui correspond à la tranche 600-800 m où dominent les reboisements en Chêne vert caractérisés par un cortège floristique appauvri et une structure très simplifiée de la végétation, d'où une chute brutale de la richesse des communautés d'oiseaux. Mais à l'inverse, on remarquera la très grande richesse des zones de basse altitude pourtant couvertes de garrigues et landes dégradées dont la structure de la végétation est peu complexe. Cet « effet d'altitude » sur la richesse des communautés paraît donc indiscutable. Il est certain que dans le cas du Ventoux et de façon plus générale dans les régions à forte variation altitudinale, cet effet joue beaucoup pour diminuer

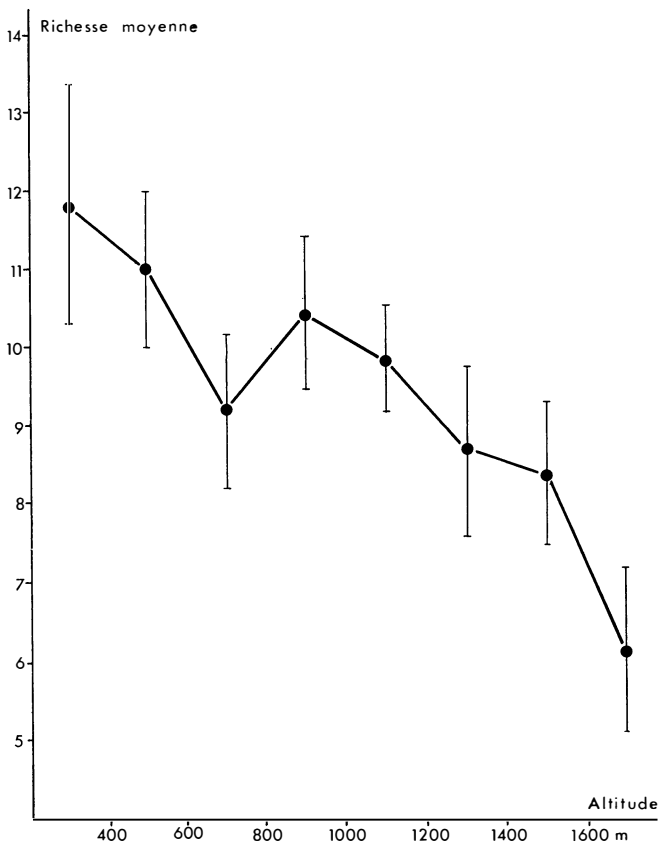


Figure 6. — Diminution de la richesse moyenne des peuplements en fonction de l'altitude ; les intervalles de confiance sont indiqués pour $P < 0,05$.

la valeur des coefficients de corrélation entre diversité des avifaunes et complexité de la structure de la végétation.

Quant aux profils écologiques réalisés par les espèces, nous en avons donné quelques exemples à propos des Fauvettes (Blondel, 1975). Le tableau V où figurent le barycentre g et l'amplitude d'habitat AH_{14} pour la variable altitude, situe exactement la position et l'extension de chaque espèce sur ce gradient. L'ordination des barycentres rend compte de l'ordre dans lequel le voyageur rencontre les espèces en gravissant la montagne, les espèces étant d'autant mieux séparées dans l'espace altitudinal que les barycentres sont plus distants et les amplitudes d'habitat plus faibles.

TABLEAU V

*Classification de l'avifaune du Mont Ventoux
en fonction des valeurs du barycentre g
et de l'amplitude d'habitat AH_{14} pour l'altitude.*

| <u>g inférieur à 4 (400-700m)</u> | | <u>g compris entre 4,1 et 7 (700-1000m)</u> | | | |
|-----------------------------------|------------------------|---|---------------------------|-----|-------|
| <u>g</u> | <u>AH₁₄</u> | <u>g</u> | <u>AH₁₄</u> | | |
| Pie | 1,2 | 1,70 | Pouillot de Bonelli | 4,1 | 8,05 |
| Fauvette mélanocéphale | 1,5 | 2,24 | Mésange charbonnière | 4,2 | 8,86 |
| Corneille noire | 1,6 | 2,61 | Bruant ortolan | 4,7 | 5,43 |
| Bruant zizi | 1,9 | 3,24 | Fauvette grisette | 5,6 | 5,94 |
| Chardonneret | 2,5 | 4,41 | Mésange bleue | 5,7 | 9,50 |
| Tourterelle | 2,6 | 5,12 | Geai | 5,8 | 11,52 |
| Rossignol | 2,7 | 5,43 | Pigeon ramier | 5,9 | 6,19 |
| Traquet oreillard | 2,8 | 3,74 | Rouge-queue à front blanc | 5,9 | 6,82 |
| Fauvette pitchou | 2,9 | 5,49 | Merle | 5,9 | 11,86 |
| Pic vert | 2,9 | 3,74 | Coucou | 6,3 | 9,42 |
| Choucas | 2,9 | 3,65 | Autour | 6,3 | 5,41 |
| Fauvette orphée | 3,0 | 5,17 | Martinet noir | 6,6 | 8,50 |
| Fauvette passerinette | 3,2 | 6,16 | Grimpereau des jardins | 6,6 | 11,08 |
| Serin cini | 3,5 | 7,27 | Fauvette à tête noire | 6,9 | 12,64 |
| Verdier | 3,8 | 6,38 | | | |
| Alouette lulu | 3,9 | 6,95 | | | |
| Mésange à longue queue | 3,9 | 6,52 | | | |

| <u>g compris entre 7,1 et 10 (1000-1300m)</u> | | <u>g supérieur à 10 (1300-1912m)</u> | | | |
|---|------------------------|--------------------------------------|------------------------|------|------|
| <u>g</u> | <u>AH₁₄</u> | <u>g</u> | <u>AH₁₄</u> | | |
| Pouillot véloce | 7,1 | 11,50 | Rouge-queue noir | 10,2 | 5,33 |
| Pinson des arbres | 7,4 | 13,46 | Grive draine | 10,5 | 8,40 |
| Roitelet huppé | 7,5 | 3,57 | Beccroisé | 10,6 | 8,72 |
| Mésange huppée | 7,6 | 12,31 | Accenteur mouchet | 10,6 | 8,91 |
| Bruant fou | 7,7 | 12,17 | Linotte | 10,8 | 6,46 |
| Rouge-gorge | 7,8 | 13,26 | Grand Corbeau | 11,0 | 6,65 |
| Pipit des arbres | 7,9 | 5,04 | Pipit rousseline | 11,5 | 5,41 |
| Grive musicienne | 8,0 | 4,75 | Traquet motteux | 11,9 | 4,14 |
| Pic épeiche | 8,1 | 8,24 | Alouette des champs | 12,0 | 3,45 |
| Mésange noire | 8,4 | 11,58 | Venturon | 12,3 | 4,11 |
| Mésange nonnette | 8,4 | 4,77 | Pipit spioncelle | 13,4 | 2,75 |
| Sittelle | 8,5 | 5,47 | | | |
| Roitelet triple-bandeau | 8,5 | 9,72 | | | |
| Troglodyte | 8,8 | 10,43 | | | |
| Pic noir | 9,0 | 3,75 | | | |
| Bouvreuil | 9,9 | 6,43 | | | |

« Première espèce végétale dominante ».

« Globalement, les formations résineuses artificielles abritent à peu de chose près le même cortège d'oiseaux que les formations

spontanées... les reboisements n'ont pas " sélectionné " un type d'avifaune qui les individualiserait par rapport aux autres forêts » avons-nous écrit (Blondel, 1976).

L'analyse d'information mutuelle est une contre-épreuve permettant de tester d'une autre façon ce phénomène. Si cette affirmation se vérifie, on ne devrait pas trouver de préférences décelables de certaines espèces ou groupes d'espèces pour telle ou telle essence forestière, qu'elle soit spontanée ou en reboisement. De fait, l'analyse des profils montre qu'aucune espèce n'est liée à une essence végétale particulière ; tout au plus certaines présentent-elles quelque préférence, par exemple la Mésange huppée et le Beccroisé dans les Pins à crochets, l'Autour et le Verdier dans les Cèdres. Nous confirmons donc par cette analyse le caractère d'ubiquité de l'avifaune dans l'univers sylvatique de moyenne altitude du Ventoux.

IV.2. — ANALYSE FACTORIELLE DES CORRESPONDANCES.

Le chapitre précédent nous a conduit à préciser quelques aspects de la réponse des espèces ou groupes d'espèces à différents descripteurs écologiques envisagés séparément. Afin de parvenir à une perspective synthétique des normes de distribution de l'avifaune du Ventoux dans l'espace écologique, une analyse factorielle des correspondances a été effectuée sur 58 espèces et 39 états de variables. Les nuages des p points-variables et des n points-espèces se déterminent selon des axes dont les quatre premiers abordent respectivement 39 %, 24 %, 7,2 % et 6,2 % de l'inertie totale du nuage. Nous allons nous efforcer d'extraire de cette analyse quelques conclusions d'ordre général sur la répartition des espèces et groupes d'espèces dans cet espace à plusieurs dimensions en gardant à l'esprit le souci de proposer des interprétations concrètes facilement accessibles au lecteur. Nous discuterons la représentation des points-espèces et des points-variables sur les axes 1 et 2 ainsi que dans le plan factoriel 1-2 mais n'entrerons pas dans le détail d'une analyse exhaustive d'autant plus que les axes d'allongement 3 et 4 n'apportent que des renseignements secondaires sur lesquels il n'y a pas lieu de s'étendre ici.

Axe 1.

Avec 39 % de l'inertie totale, cet axe explique une partie importante de la détermination du nuage. Dix espèces contribuent pour 51,5 % à sa détermination ; ce sont le Rossignol, le Serin cini, la Fauvette passerinette, le Troglodyte, la Fauvette mélanocéphale, le Bruant fou, la Mésange noire, la Mésange charbonnière, le Roitelet triple-bandeau et le Pic épeiche. Quant aux points-variables, c'est-à-dire les états que prennent les différents descripteurs écologiques, onze d'entre eux se rapportant à la structure de la végétation (complexité de la formation, hauteur du toit) contri-

buent pour 43 % à la détermination de l'axe. Les coordonnées de neuf de ces dix espèces (auxquelles a été ajouté le Geai en raison de sa position intermédiaire) et de neuf états pris par les descripteurs sur le premier axe sont indiquées sur la figure 7 où le diamètre de chaque cercle est proportionnel à la contribution relative de chaque « objet ».

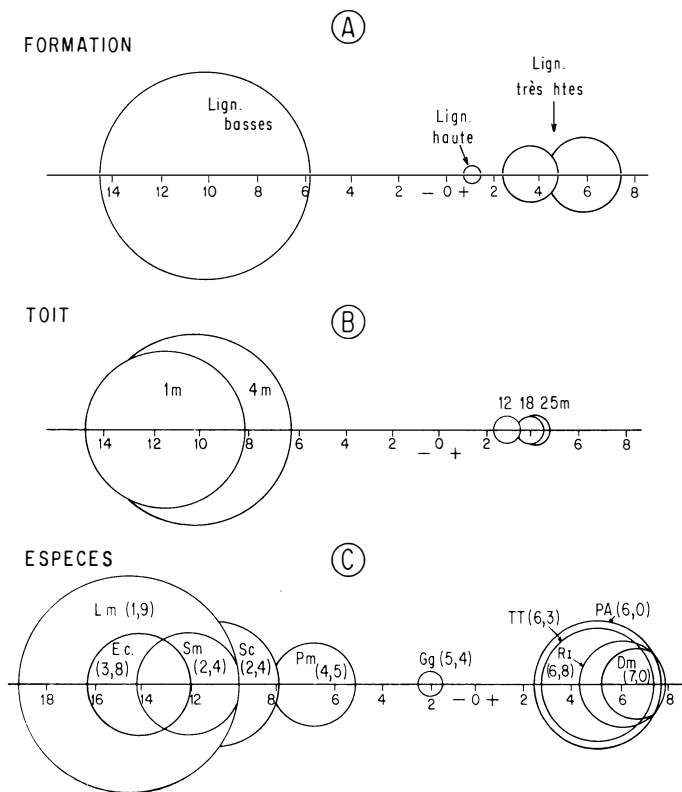


Figure 7. — Position de neuf états de variables et de dix espèces d'oiseaux le long de l'axe 1 (gradient de complexité de la végétation). Le diamètre des cercles est proportionnel à la participation des « objets » dans la détermination de l'axe. Lm = Rossignol, Ec = Bruant fou, Sm = Fauvette mélanocéphale, Sc = Fauvette passerinette, Pm = Mésange charbonnière, Gg = Geai, Tt = Troglodyte, Ri = Roitelet triple-bandeau, PA = Mésange noire, Dm = Pic épeiche. Les initiales des noms d'oiseaux sont suivies, entre parenthèses, de la valeur du barycentre pour le descripteur « formation végétale ».

Le facteur écologique exprimé par l'axe 1 concerne les habitats ligneux (garrigues, taillis, forêts) et les ordonne selon un gradient de complexité croissante en partant des garrigues basses et ouvertes pour aboutir aux vieilles forêts complexes. On notera le poids

considérable exercé par les formations les plus simples (ligneuses basses et très basses) qui entrent pour une part prépondérante dans la détermination de ce premier axe. Ceci est probablement dû à la très forte spécialisation, déjà signalée, des oiseaux qui les habitent : Traquet oreillard, Rossignol, Fauvette mélanocéphale, Fauvette passerinette pour les formations ligneuses basses. Quant aux formations complexes et hautes, elles ne contribuent que faiblement à la détermination de l'axe en raison de la faible spécialisation de leur cortège faunistique qui explique sans doute que les espèces soient « ramassées » sur la partie droite de la figure 7 C. Rappelons en effet que si l'avifaune des milieux bas est bien typée (espèces à faible amplitude d'habitat et barycentre inférieur à 2,5 pour la variable toit, cf. tableau IV), celle des milieux hauts l'est beaucoup moins. Le fond de l'avifaune sylvatique est essentiellement constitué de ce long cortège d'« ubiquistes » ayant une amplitude d'habitat supérieure à 5 (tableau IV) et qui habitent l'ensemble des formations ligneuses, certaines espèces s'infiltrant largement dans les milieux moins développés de type taillis, voire garrigue.

L'axe 1 ordonne aussi les formations en fonction de leur hauteur (figure 7 B) mais ce descripteur est largement redondant avec la complexité de la formation. L'illustration de ces propos est donnée par la figure 7 qui exprime mieux qu'un long discours la séquence allant des milieux bas ouverts « à Bruants et Fauvettes » aux milieux hauts et complexes « à Roitelets, Mésanges et Pics ».

Axe 2.

Il absorbe 24 % de l'inertie du nuage et oppose l'ensemble des formations ligneuses, quelle que soit leur nature, à cet univers écologique très original que constituent les pelouses et éboulis d'altitude de la calotte sommitale. La masse que représentent ces milieux et espèces y afférentes est considérable puisque les états pris par les trois descripteurs écologiques (formation végétale, toit, altitude) contribuent pour 77 % à la détermination de cet axe et que six espèces (Alouette des champs, Traquet motteux, Pipit spioncelle, Pipit rousseline, Grand Corbeau, Rouge queue noir) y contribuent pour 66 %.

Plan factoriel 1-2.

La projection des points-espèces et des points-variables sur le plan factoriel 1-2 ajoute une nouvelle dimension à l'analyse, qui résume et intègre l'essentiel de ce que notre diagnostic a pu apporter à la connaissance de l'avifaune du Ventoux envisagée à l'échelle de communautés se partageant un espace écologique complexe (fig. 8).

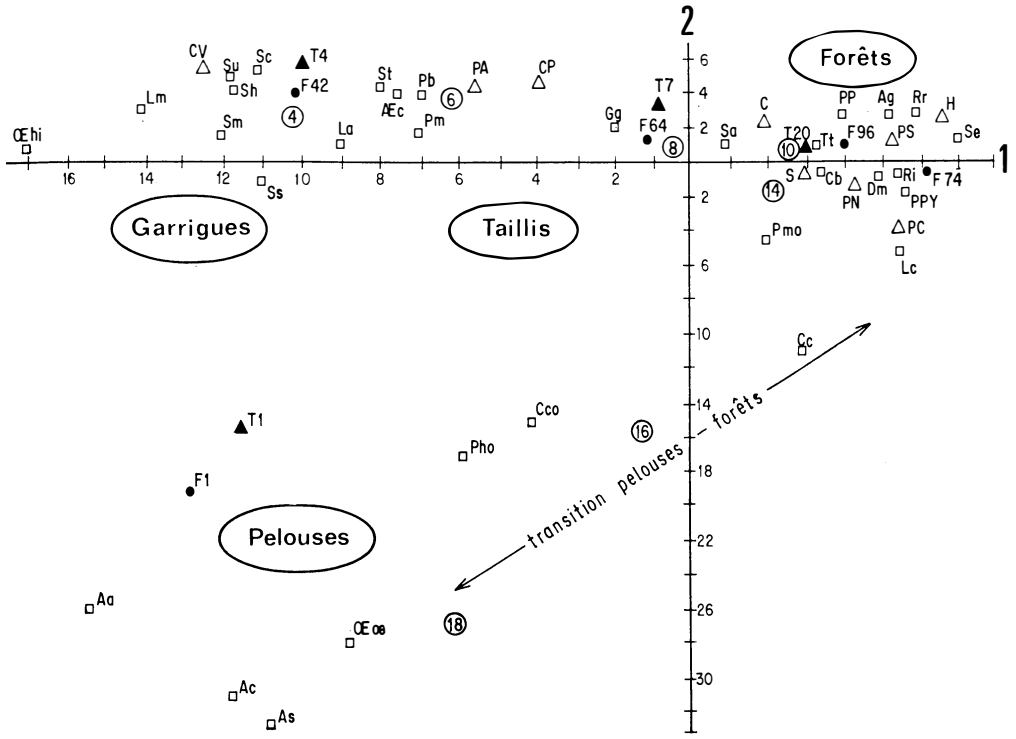


Figure 8. — Représentation des principaux états de variables et de trente-deux espèces d'oiseaux dans le plan factoriel 1-2.

□ = oiseaux : OEhi = Traquet oreillard, Lm = Rossignol, Su = Fauvette pitchou, Sh = Fauvette orphée, Sm = Fauvette mélanocéphale, Sc = Fauvette passerinette, Ss = Serin cini, La = Alouette lulu, St = Tourterelle, AEc = Mésange à longue queue, Pb = Pouillot de Bonelli, Pm = Mésange charbonnière, Gg = Geai, Sa = Fauvette à tête noire, Pmo = Accenteur mouchet, Tt = Troglodyte, Cb = Grimpereau des jardins, PP = Mésange nonnette, Ag = Autour, Rr = Roitelet huppé, Se = Sittelle, Ri = Roitelet triple-bandeau, Ppy = Bouvreuil, Lc = Beccroisé, Dm = Pic épeiche, Cc = Venturon, Cco = Grand Corbeau, Pho = Rouge-queue noir, OEoe = Traquet motteux, Aa = Alouette des champs, Ac = Pipit rousseline, As = Pipit spioncelle.

△ = espèces végétales dominantes : CV = Chêne vert, PA = Pin d'Alep, CP = Chêne pubescent, C = Cèdre, S = Sapin, PN = Pin noir, PS = Pin sylvestre, H = Hêtre, PC = Pin à crochet.

▲ = Toit de la formation en mètres.

● = Formation végétale, voir la signification des chiffres dans l'annexe 2.

④ = Altitude en centaines de mètres.

Notons d'abord la séquence de complexité croissante des formations et celle des oiseaux qui leur sont liés de gauche à droite sur la figure. Ce phénomène fut expliqué plus haut, mais on notera l'accumulation et le tassement vers la droite de l'axe 1 des états

de variables et des espèces qui se rapportent tous à cet « univers sylvatique » évoqué plus haut et qui rassemble entre les altitudes 800 et 1500 m l'ensemble des forêts. Celles-ci se regroupent en une constellation serrée à l'intérieur de laquelle les forêts spontanées ne se démarquent pas des reboisements. L'analyse confirme donc les conclusions tirées de l'information mutuelle espèces-variables et celles de notre précédent travail (Blondel, 1976) à savoir que les reboisements ont reconstruit une avifaune très voisine de celle des formations spontanées, les nuances que nous avons mises en évidence (Blondel, *loc. cit.*) ne pouvant apparaître dans ce genre d'analyse.

Notons ensuite l'« expulsion » vers le bas de la figure 8, c'est-à-dire vers le sommet du Ventoux, des pelouses et éboulis de la calotte sommitale. L'analyse factorielle révèle ce qui frappe et émerveille le voyageur gravissant la montagne : son entrée soudaine, après qu'il eût quitté la forêt, dans ce monde nouveau et fascinant. La séquence des espèces telle qu'elle apparaît sur la figure 8 est alors très exactement celle que l'ornithologue trouve sur le terrain entre la forêt et le sommet du Ventoux. En parcourant cette « formation interrompue de cônifères isolés, bas et touffus qui alternent avec des buissons divers » pour reprendre l'heureuse définition de Meylan (*in* Ferry et Hortigue, 1962), puis à travers les pelouses et les pierrailles, il rencontre dans l'ordre les espèces suivantes (figure 8) : Beccroisé, Accenteur mouchet, Venturon, Merle de roche (observé mais non noté par échantillonnage), Grand Corbeau, Rouge queue noir, Traquet motteux, Alouette des champs, Pipit rousseline, Pipit spioncelle, ce dernier étant le plus haut en altitude et le plus bas sur la figure 8.

Ajoutons enfin qu'il se superpose au gradient de complexité un gradient altitudinal qui provient de ce que, mis à part les milieux herbacés de la calotte sommitale, les formations basses et dégradées se trouvent aux altitudes inférieures. Elles sont ensuite relayées en altitude par les taillis de Chênes verts et de Chênes pubescents (souvent artificiels) puis par les reboisements et les vieilles forêts spontanées. Il y a donc un parallélisme fortuit entre ces deux variables. Il en résulte *grosso modo* que de l'étage méditerranéen à l'étage oroméditerranéen (*sensu* Barbero et Quézel, 1976) l'analyse des correspondances aligne à partir des communautés d'oiseaux les séries de végétation reconnues par le phytogéographe selon l'étagement suivant (espèces introduites entre parenthèses) :

Chêne vert → Pin d'Alep → Chêne pubescent → (Cèdre) → Sapin → (Pin noir) → Pin sylvestre → Hêtre → Pin à crochets.

Cette analyse confirme et complète celle d'information mutuelle qui avait permis de ranger l'avifaune du Ventoux en cinq groupes principaux en fonction de la nature de la formation (complexité et hauteur).

SUMMARY

Bird censuses were made at 340 sites, and 83 % of the species known to nest in the Mont Ventoux were recorded at least once. Despite a considerable Central European and montane element, the avifauna is more similar to that of the Provence than to that of the Prealps. Reafforestation has led to the restoration of a European woodland fauna at the expense of Mediterranean species which had established themselves with the destruction of the primary forests.

The dominant plant species, vegetation structure, canopy height and altitude were the features which bore most information about the habitat selection of a species. Many general woodland species are present in the primary forest and in those reafforested areas where there has been considerable disturbance ; on the other hand, several good indicator species of environmental conditions in the different vegetation series were also found. The bird life in reafforested areas scarcely differs from that in the remaining areas of primary forest ; and rich, balanced bird communities have appeared in these new forests (particularly those with *Cedrus atlantica*).

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient Ph. DAGET, P. DU MERLE et M. GODRON qui ont bien voulu relire le manuscrit. Ce travail a été réalisé avec l'appui financier de la Délégation Générale à la Recherche Scientifique et Technique, contrat n° 74.70.100, et du Centre National de la Recherche Scientifique, A.T.P. *Dynamique des populations*, Décision n° 1893.

BIBLIOGRAPHIE

- ARIAGNO, D. & DELAGE, R. (1970). — Oiseaux et Mammifères du Haut-Vercors. *Alda*, 38 : 204-236.
- BARBERO, M., DU MERLE, P. & QUÉZEL, P. (1976). — Les peuplements sylvatiques du Mont Ventoux (Vaucluse). *Documents phytosociologiques*, 15-18 : 1-14.
- BLONDEL, J. (1975). — L'analyse des peuplements d'oiseaux, élément d'un diagnostic écologique. I. — La méthode des *Echantillonnages Fréquentiels Progressifs (E.F.P.)*. *La Terre et la Vie*, 29 : 533-589.
- BLONDEL, J. (1976). — L'influence des reboisements sur les communautés d'oiseaux, l'exemple du Mont Ventoux. *Ann. Sci. Forest.*, 33 (4) : 221-245.
- BLONDEL, J., BIBER, O., DEBUSSCHE, M., DAVID, P., LEPART, J., ROMANE, J. (1976). — Structure et dynamique des peuplements d'oiseaux dans un secteur de moyenne altitude du Parc National des Cévennes. *Trav. Sci. Parc Nat. Cévennes*, sous presse.
- BLONDEL, J. & CUVILLIER, R. (1977). — Une méthode simple et rapide pour décrire les habitats d'oiseaux : le stratiscope. *Oikos*, 29 : 326-331.
- BLONDEL, J., FERRY, C. & FROCHOT, B. (1973). — Avifaune et végétation : essai d'analyse de la diversité. *Alda*, 41 : 63-84.

- BLONDEL, J. & FROCHOT, B. (1976). — Caractères généraux de l'avifaune corse ; effets de l'insularité et influence de l'homme sur son évolution. *Bull. Soc. Sci. Hist. et Nat. de la Corse*, 619/620 : 63-74.
- BLONDEL, J. & HUC, R. (1978). — Atlas des oiseaux nicheurs de France et Biogéographie écologique. *Alauda*, sous presse.
- CHEYLAN, G. (1974). — Biogéographie d'une montagne méditerranéenne : la Sainte-Victoire (Bouches-du-Rhône). I. — Inventaire ornithologique. *Alauda*, 42 : 57-78.
- CHEYLAN, G. (1976). — Biogéographie d'une montagne méditerranéenne : la Sainte-Victoire (Bouches-du-Rhône). II. — Analyse du peuplement. *Alauda*, 44 : 23-45.
- CODY, M.L. (1974). — *Compe and structure of bird communities*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- C.O.R.A. (1977). — *Atlas des Oiseaux nicheurs de la Région Rhône-Alpes*. Centre ornithologique Rhône-Alpes et Ministère de la Qualité de la Vie.
- DAGET, J. (1976). — *Les modèles mathématiques en écologie*. Paris, Masson.
- DAGET, Ph. (1977). — Ordination des profils écologiques. *Naturalia monspeliensia, sér. Bot.*, 26 : 109-128.
- DAGET, Ph, GODRON, M. & GUILLERM, J.L. (1972). — Profils écologiques et informations mutuelles entre espèces et facteurs écologiques. *Comm. Assoc. Intern. Phytos. 14^e symposium, Rinteln-sur-Weser* : 121-149.
- DESMET, J.F. (1975). — Essai d'inventaire des vertébrés de la vallée du Haut Giffre (Haute-Savoie). *Ann. Centre Univ. Savoie, tome spécial* : 179-200.
- FERRY, C. (1976). — Un test facile pour savoir si la richesse mesurée d'un peuplement se rapproche de sa richesse réelle. *Le Jean le Blanc*, 15 : 21-28.
- FERRY, C., BLONDEL, J. & FROCHOT, B. (1976). — Plant successional stage and avifaunal structure on an island. *Proc. 16th Int. Orn. Cong. Australian Academy of Science, Canberra* : 643-653.
- FERRY, C. & HORTIGUE, M. (1962). — Observations en montagne dans les Alpes-Maritimes. *L'Oiseau*, 32 : 145-162.
- GEROUDET, P. (1965). — *Les Rapaces*. Delachaux & Niestlé, Neuchâtel.
- GODRON, M. (1968). — Quelques applications de la notion de fréquence en écologie végétale. *Oecol. Plant.*, 3 : 185-212.
- GOUNOT, M. (1969). — *Méthodes d'études quantitatives de la végétation*. Masson, Paris.
- GUILLERM, J.L. (1971). — Calcul de l'information fournie par un profil écologique et valeur indicatrice des espèces. *Oecol. Plant.*, 6 : 209-225.
- MACARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. (1967). — *The Theory of Island Biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- MAURY, P. (1960). — Le reboisement de la forêt de Bédoin et son enseignement. *Ann. Ecole Nat. E. et F.*, 17 : 119-149.
- MAY, R.M. (1975). — Patterns of Species abundances and Diversity. In Cody, M.L. & DIAMOND, J.M. Eds. : *Ecology and Evolution of Communities*. Cambridge (Mass.) and London : 81-120.
- RECHER, H.F. (1971). — Bird species diversity : a review of the relation between species number and environment. *Proc. Ecol. Soc. of Australia*, 6 : 135-152.
- TRAMER, E.J. (1974). — On latitudinal gradients in avian diversity. *Condor*, 76 : 123-130.
- VOOUS, K.H. (1960). — *Atlas of European Birds*. Nelson, London.
- YEATMAN, L. (1976). — *Atlas des Oiseaux nicheurs de France*. Soc. Orn. France, Paris.

ANNEXE 1

Liste des oiseaux nicheurs du Mont Ventoux (la reproduction des espèces dont le nom est suivi d'un astérisque n'est pas encore prouvée).

| | |
|--|--|
| Buse variable *, <i>Buteo buteo</i> | Mésange noire, <i>Parus ater</i> |
| Epervier, <i>Accipiter nisus</i> | Mésange huppée, <i>Parus cristatus</i> |
| Autour, <i>Accipiter gentilis</i> | Mésange nonnette, <i>Parus palustris</i> |
| Bondrée apivore *, <i>Pernis apivorus</i> | Mésange à longue queue, <i>Aegithalos caudatus</i> |
| Circaète Jean le Blanc, <i>Circaetus gallicus</i> | Sittelle, <i>Sitta europaea</i> |
| Faucon hobereau *, <i>Falco subbuteo</i> | Grimpereau des jardins, <i>Certhia brachydactyla</i> |
| Faucon crécerelle, <i>Falco tinnunculus</i> | Troglodyte, <i>Troglodytes troglodytes</i> |
| Perdrix rouge, <i>Alectoris rufa</i> | Grive draine, <i>Turdus viscivorus</i> |
| Faisan, <i>Phasianus colchicus</i> | Grive musicienne, <i>Turdus philomelos</i> |
| Oedichnème criard *, <i>Burrhinus oedichnemus</i> | Merle noir, <i>Turdus merula</i> |
| Pigeon colombin *, <i>Columba oenas</i> | Merle de roche, <i>Monticola saxatilis</i> |
| Pigeon ramier, <i>Columba palumbus</i> | Traquet motteux, <i>Oenanthe oenanthe</i> |
| Tourterelle, <i>Streptopelia turtur</i> | Traquet oreillard, <i>Oenanthe hispanica</i> |
| Coucou, <i>Cuculus canorus</i> | Traquet pâte, <i>Saxicola torquata</i> |
| Chouette effraie, <i>Tyto alba</i> | Rouge-queue à front blanc, <i>Phoenicurus phoenicurus</i> |
| Hibou petit-duc, <i>Otus scops</i> | Rouge-queue noir, <i>Phoenicurus ochrurus</i> |
| Hibou moyen-duc *, <i>Asio otus</i> | Rosignol, <i>Luscinia megarhynchos</i> |
| Hibou grand-duc, <i>Bubo bubo</i> | Rouge-gorge, <i>Erithacus rubecula</i> |
| Chouette chevêche, <i>Athene noctua</i> | Bouscarle de Cetti, <i>Cettia cetti</i> |
| Chouette hulotte, <i>Strix aluco</i> | Hypolaïs polyglotte, <i>Hippolais polyglotta</i> |
| Chouette de Tengmalm, <i>Aegolius funereus</i> | Fauvette orphée, <i>Sylvia hortensis</i> |
| Engoulevent, <i>Caprimulgus europaeus</i> | Fauvette à tête noire, <i>Sylvia atricapilla</i> |
| Martinet noir, <i>Apus apus</i> | Fauvette des jardins, <i>Sylvia borin</i> |
| Martinet alpin, <i>Apus melba</i> | Fauvette grisette, <i>Sylvia communis</i> |
| Huppe, <i>Upupa epops</i> | Fauvette mélanocéphale, <i>Sylvia melanocephala</i> |
| Pic vert, <i>Picus viridis</i> | Fauvette passerinette, <i>Sylvia cantillans</i> |
| Pic épeiche, <i>Dendrocopos major</i> | Fauvette pitchou, <i>Sylvia undata</i> |
| Pic épeichette *, <i>Dendrocopos minor</i> | Pouillot véloce, <i>Phylloscopus collybita</i> |
| Pic noir, <i>Dryocopus martius</i> | Pouillot de Bonelli, <i>Phylloscopus bonelli</i> |
| Torcol, <i>Jynx torquilla</i> | Roitelet huppé, <i>Regulus regulus</i> |
| Cochevis huppé, <i>Galerida cristata</i> | Roitelet triple-bandeau, <i>Regulus ignicapillus</i> |
| Alouette lulu, <i>Lullula arborea</i> | Gobemouche gris, <i>Muscicapa striata</i> |
| Alouette des champs, <i>Alauda arvensis</i> | Accenteur mouchet, <i>Prunella modularis</i> |
| Hirondelle de cheminée, <i>Hirundo rustica</i> | Pipit des arbres, <i>Anthus trivialis</i> |
| Hirondelle de fenêtre, <i>Delichon urbica</i> | Pipit spioncelle, <i>Anthus spinoletta</i> |
| Hirondelle de rocher, <i>Riparia rupestris</i> | Pipit rousseline, <i>Anthus campestris</i> |
| Loriot, <i>Oriolus oriolus</i> | Bergeronnette grise, <i>Motacilla alba</i> |
| Grand Corbeau, <i>Corvus corax</i> | Pie-grièche grise *, <i>Lanius excubitor</i> |
| Corneille noire, <i>Corvus corone</i> | |
| Choucas, <i>Corvus monedula</i> | |
| Pie, <i>Pica pica</i> | |
| Geai, <i>Garrulus glandarius</i> | |
| Mésange charbonnière, <i>Parus major</i> | |
| Mésange bleue, <i>Parus caeruleus</i> | |

Pie-grièche à tête rousse *,
Lanius senator
 Pie-grièche écorcheur, *Lanius collurio*
 Etourneau, *Sturnus vulgaris*
 Verdier, *Carduelis chloris*
 Chardonneret, *Carduelis carduelis*
 Linotte, *Carduelis cannabina*
 Venturon, *Carduelis citrinella*
 Serin cini, *Serinus canaria*
 Bouvreuil, *Pyrrhula pyrrhula*

Beccroisé des sapins,
Loxia curvirostra
 Pinson, *Fringilla coelebs*
 Bruant proyer, *Emberiza calandra*
 Bruant zizi, *Emberiza cirulus*
 Bruant ortolan, *Emberiza hortulana*
 Bruant fou, *Emberiza cia*
 Moineau domestique,
Passer domesticus
 Moineau friquet, *Passer montanus*
 Bécasse, *Scolopax rusticola*

ANNEXE 2

Définition et codification des variables écologiques.

- Variables 1 : *Latitude* : 9 classes d'amplitude 0,01 grade (49,02 à 49,10).
 2 : *Longitude* : 10 classes d'amplitude 0,2 grade (3,10 à 3,28 est).
 3 : *Mois du relevé* : 4 classes : avril, mai, juin, juillet.
 4 : *Exposition* : 9 classes : sans exposition définie, N, NE, E, SE, S, SW, W, NW.
 5 : *Position topographique* de la station : 6 classes : haut de versant, mi-versant, replat, bas de versant, sommet, dépression fermée.
 6 : *Toit de la formation* : 9 classes : 1 m et moins, 4 m, 7 m, 9 m, 12 m, 16 m, 18 m, 20 m, 25 m.
 7 : *Forme de végétation* : exprime la physionomie générale de la végétation ; 6 classes : futaie irrégulière, taillis, reboisement, pelouse, prairie, garrigue.
 8 : *Formation végétale* : rend compte de la structure de la végétation et notamment de la stratification. La formation est codée selon les conventions suivantes :

| N° de code | Caractérisation | Limites de strates (plancher et plafond) | Recouvrement estimé | Indice de recouvr. |
|------------|-----------------------------|--|---------------------|--------------------|
| 9 | ligneuse très haute dense | 16 m et + | > 50 % | 100 |
| 8 | ligneuse très haute claire | 16 m et + | 25 — 50 % | 50 |
| 7 | ligneuse haute dense | 4 — 16 m | > 50 % | 100 |
| 6 | ligneuse haute claire | 4 — 16 m | 25 — 50 % | 50 |
| 5 | ligneuse basse fermée | 1 — 4 m | > 50 % | 100 |
| 4 | ligneuse basse ouverte | 1 — 4 m | 25 — 50 % | 50 |
| 3 | ligneuse très basse fermée | 1 m | > 50 % | 100 |
| 2 | ligneuse très basse ouverte | 1 m | 25 — 50 % | 50 |
| 1 | herbacée fermée | 1 m | > 50 % | 100 |
| 0 | herbacée ouverte | 1 m | 25 — 50 % | 50 |

Exemple : une formation très haute claire, basse ouverte, très basse fermée sera codée 843. L'indice de complexité de structure

H_p se calcule par la formule : $H_p = \log_2 \frac{R_1 R_2 \dots R_n}{C_N}$
 où N = somme des coefficients potentiels de recouvrement des

strates présentes sous le toit de la formation (100 pour les formations herbacées, 200 pour les formations très basses, 300 pour les formations basses, 400 pour les formations hautes et 500 pour les formations très hautes) et $R_1, R_2 \dots R_n$ = coefficients de recouvrement réalisés dans les différentes strates (Exemple pour une

formation codée 843, $H_v = \log_2 C_{500}^{80+80+100} = 774$).

Dans la présente étude, la variable formation admet 7 classes : 1, 420, 64, 641, 6420, 740, 96420.

9 : *Altitude* : 14 classes de 100 m d'amplitude entre 400 m et 1 800 m et plus.

10 : *Première espèce végétale dominante* : 9 classes : Chêne vert, Chêne pubescent, Pin d'Alep, Cèdre, Pin noir, Pin sylvestre, Pin à crochet, Sapin, Hêtre.