

L'ANALYSE DES PEUPELEMENTS D'OISEAUX,
ELEMENTS D'UN DIAGNOSTIC ECOLOGIQUE
I. LA METHODE
DES ECHANTILLONNAGES FREQUENTIELS PROGRESSIFS
(E.F.P.)

par Jacques BLONDEL (1)

1. INTRODUCTION : LES PROBLÈMES POSÉS.

L'expression « *diagnostic écologique* » appliquée aux oiseaux traduit notre conviction que l'étude de ceux-ci peut apporter une importante contribution à la connaissance des écosystèmes tant sur le plan de la recherche fondamentale que sur celui de l'évaluation de l'environnement, cette expression étant prise dans son sens le plus large.

Pour plusieurs raisons, les oiseaux constituent un excellent modèle de référence pour tester certaines hypothèses actuelles sur la structure, le fonctionnement et la dynamique des biocénoses :

- 1) ils ne posent pas de problèmes d'ordre systématique et un observateur averti peut tous les déterminer sur le terrain,
- 2) le mode de vie diurne et les manifestations visuelles et auditives de la plupart des espèces les rendent aisément accessibles à l'observateur,
- 3) vertébrés homéothermes, ils peuvent occuper tous les niveaux trophiques, et de nombreuses espèces sont capables de moduler leur régime alimentaire au rythme des saisons,

(1) Adresse de l'auteur : Laboratoire d'Ecologie et de Phytosociologie, Institut de botanique ; 5, rue Auguste-Boussonet, 34000 - Montpellier.

Travail réalisé avec une participation financière de la D.G.R.S.T. ; contrats n°s 72.7.0106 et 72.7.0219.

- 4) ils sont distribués dans les trois dimensions de l'espace, ce qui permet d'évaluer l'importance sur les communautés du développement de la dimension verticale des habitats,
- 5) on en trouve dans tous les milieux, même les plus artificialisés,
- 6) leur sensibilité aux habitats et à leurs modifications est telle qu'ils sont de bons indicateurs écologiques,
- 7) leur mobilité leur permet de réagir instantanément à toute modification des milieux.

Ces raisons expliquent pourquoi les oiseaux sont si souvent utilisés comme modèle dans l'étude des écosystèmes. Elles expliquent aussi le rôle exemplaire qu'ils ont toujours joué dans le domaine de la protection de la nature, essentiellement animée par des amateurs éclairés.

Certains auteurs (Svensson, 1970 ; Williamson, 1970, 1972 ; Järvinen & Sammalisto, 1973 ; Bezzel & Ranftl, 1974) n'hésitent pas à utiliser des expressions encore plus hardies telles que « *environmental monitoring* » ou même « *countryside-planning* ».

En fait, il serait audacieux et simpliste de considérer que les oiseaux suffisent à eux seuls à formuler un diagnostic écologique des milieux terrestres, car ce serait admettre implicitement qu'ils intègrent l'ensemble des conditions écologiques qui règlent la structure et le fonctionnement des écosystèmes. Aucun ornithologue, bien entendu, n'a de telles prétentions.

Cela dit, nous nous proposons dans le présent travail de montrer qu'un même protocole d'observation qui est à la fois simple, objectif, très standardisé et peu coûteux en même temps, peut concourir à réaliser un tel diagnostic à *différents niveaux de précision fixés à l'avance* et qui dépendent tout à la fois de *l'objectif de recherche*, du *temps* dont dispose l'observateur, de *l'extension spatiale* du territoire à étudier (de quelques hectares dans le cas d'études stationnelles à plusieurs milliers de km² pour certains grands Parcs Nationaux) et des *caractéristiques écologiques* de ce territoire.

Nous allons donc nous placer dans l'optique très large d'une problématique visant à « *connaître l'avifaune d'un territoire donné* ».

Formulée de façon aussi générale, la proposition implique que soient précisées trois choses :

- 1) la nature et le degré de précision de la connaissance souhaitée, notamment sous le rapport des relations entre l'avifaune et son milieu,
- 2) l'étendue spatiale et les caractéristiques écologiques du territoire étudié,
- 3) la signification du mot avifaune.

La nature et le degré de précision de la connaissance souhaitée peuvent être très divers. Sans en épuiser la liste, on peut citer à titre d'exemple les objectifs suivants :

- inventaire qualitatif des oiseaux présents sur le territoire,
- étude de la répartition géographique des espèces,
- étude de la distribution des espèces en fonction de certaines variables écologiques,
- mesure d'une quantité d'individus ressortissant à une ou plusieurs espèces,
- étude de la composition et de la structure des peuplements en fonction des paysages végétaux, notamment de leur artificialisation sous l'effet des traitements forestiers (*sensu lato*),
- étude de l'évolution dans le temps et dans l'espace de cette structure, etc.

Quant à la dimension du territoire, qui est souvent fonction de l'objectif de recherche, elle va conditionner le nombre et les caractéristiques écologiques des paysages qu'il peut être important de définir, de classer et de décrire.

La connaissance de l'avifaune enfin, comporte en allant du plus simple au plus complexe trois mesures qui sont :

- le nombre et l'identité des espèces présentes sur le territoire,
- la quantité d'individus ressortissant à chaque espèce,
- les relations d'ordre existant au sein du peuplement.

Une gamme aussi variée de problèmes à résoudre nécessite que soient définies des méthodes rigoureuses au niveau : 1) du *plan d'échantillonnage*, 2) du *protocole de collecte de l'information*, 3) de *l'interprétation des données*.

Une définition univoque de l'objectif de recherche notamment sous le rapport de la nature de la connaissance recherchée compte tenu de l'étendue du territoire et du temps dont on dispose, est la condition *sine qua non* du plan de travail et de la mise en œuvre de la méthode appropriée.

Nous disposons en ornithologie quantitative de tout un arsenal de méthodes (cf. Blondel, 1969 b) dont nous retiendrons ici celle des Plans quadrillés (voir Blondel, 1965, 1969 b), celle des I.K.A. (Ferry & Frochot, 1958) et celle des I.P.A. (Blondel *et al.*, 1970) sur le principe desquelles nous ne reviendrons pas ici.

Ces méthodes ont donné lieu à une série de travaux dont la motivation était essentiellement de connaître la composition et la structure de peuplements dans certaines formations végétales — ainsi que l'évolution de cette structure le long de successions

écologiques (voir en particulier Ferry, 1960, Ferry & Frochot, 1970, Ferry *et al.*, à paraître).

Mais la variété des objectifs de recherche qui peuvent se présenter à l'ornithologue dans l'optique élargie envisagée ici montre qu'en pratique, les méthodes classiques ne sauraient permettre de résoudre tous les problèmes posés, notamment en raison de la dépense « temps » qu'elles impliquent et aussi parce qu'elles fournissent parfois plus d'information que celle dont on a réellement besoin, voire une information différente, notamment dans le cas de travaux cartographiques à petite échelle.

Dans ce but d'aménagement méthodologique nous avons exploré ce que pouvait apporter dans la diagnose des peuplements d'oiseaux la notion de *fréquence* si souvent utilisée par les botanistes (Guinochet, 1954 ; Daget, 1968 ; Godron, 1968) en raison des difficultés qu'ils éprouvent à dénombrer des végétaux. Il semble en effet que les possibilités d'utilisation des fréquences dans les relevés d'avifaune n'aient pas été étudiées comme elles le mériteraient si l'on excepte les travaux de Yapp (1962, 1974), Robbins & van Velzen (1970), Affre (1974), Bezzel (1974), Bezzel & Ranftl (1974) et Reichholf (1974) .

Nous nous empressons de souligner, avec Järvinen & Sammalisto (1973), que la méthode universelle susceptible de résoudre tous les problèmes restera toujours un rêve : à problèmes et objets différents, méthodes différentes ! Il n'est pas question ici de remettre en cause les méthodes traditionnelles qui ont fait leurs preuves.

La démarche que nous avons suivie est la suivante : ayant à notre disposition une grande série de relevés du type I.P.A., il nous était facile de transformer les distributions d'abondances (notées *A* dans la suite de l'exposé) en distributions de fréquences (notées *F*), puis d'étudier les liaisons existant entre les deux modes de représentation d'une même information initiale. La méthode fréquentielle discutée ici est donc dérivée de la méthode des I.P.A. à laquelle elle ne prétend pas se substituer.

Par convention, nous dénommerons méthode des Echantillonnages Fréquentiels Progressifs (E.F.P.) le protocole de relevé d'avifaune en présence-absence. Le qualificatif « progressif » a pour but de montrer que l'information acquise se précise avec l'intensité d'échantillonnage, cela jusqu'à un certain point, d'où la possibilité de résoudre des problèmes différents qui nécessitent en moyenne des échantillons d'autant plus grands que le niveau de précision recherché est plus élevé.

Ce travail comprendra trois parties :

- 1) L'interprétation des données brutes recueillies sur le terrain et l'analyse des relations existant entre les distributions d'*abondance* et les distributions de *fréquence*.

- 2) Un bref exposé des modalités pratiques d'échantillonnage fréquentiel dans une optique élargie d'inventaire géographique et/ou écologique.
- 3) Quelques exemples concrets d'application de la méthode fréquentielle à des problèmes spécifiques.

Dans un autre travail qui fera suite à celui-ci, nous aborderons le problème de la diagnose des habitats qui est le complément logique et nécessaire des relevés d'avifaune.

Nous sommes bien conscient que ce travail aurait pu être l'objet de développements mathématiques beaucoup plus élaborés, nécessitant en particulier des moyens de calcul automatique. Ces développements seront abordés ailleurs ; nous avons voulu proposer ici une approche concrète et pratique qui soit accessible à tout ornithologue de terrain (un seul calcul a été fait à l'ordinateur).

2. ANALYSE DU PEUPLEMENT D'OISEAUX : SA COMPOSITION ET SA STRUCTURE.

Le matériel utilisé dans ce chapitre comporte : 279 relevés * par I.P.A., soit 558 sondages fréquentiels * (dédoublé des I.P.A.-unités * en I.P.A. partiels * ; $N_r = 2 N_A$). Ces relevés ont été réalisés dans 23 formations végétales * réparties en Provence et en Corse (1). Par ailleurs, 7 dénombrements sur Plans quadrillés ont été effectués dans le dessein de calculer les *coefficients de conversion* spécifiques (2) permettant de convertir les I.P.A. en densités * selon l'équation $d = I.P.A. \times C_p$ (voir Blondel *et al.*, 1970).

L'emplacement des 23 milieux de référence a été fixé par échantillonnage stratifié (cf. *infra*, § 3.1.). Chacun d'eux est réputé homogène sur la totalité de l'aire où a été prélevé l'échantillon *.

Nous allons faire subir à ce même matériel originel, c'est-à-dire aux 23 peuplements dont chacun correspond à une formation végétale, deux traitements :

- a) l'analyse des *distributions d'abondances* (interprétation des populations d'I.P.A. et des densités qui en sont déduites),
- b) l'analyse des *distributions de fréquences*.

(*) Les mots suivis d'un astérisque sont définis dans un glossaire figurant en annexe.

(1) Certains relevés de Provence ont été réalisés par E. COULET et les relevés corses l'ont été en collaboration avec B. FROCHOT.

(2) Quelques coefficients n'ayant pu être calculés, ils ont été estimés.

Chacun de ces peuplements peut donc être représenté sur deux matrices où chaque ligne représente une espèce et chaque colonne un relevé. La matrice des fréquences comporte bien entendu autant de lignes que la matrice des abondances, mais deux fois plus de colonnes puis que $N_F = 2N_A$. Un exemple de ces images matricielles (Ph. Daget) figure sur les tableaux IA et IB.

L'interprétation de ces données va nous permettre, de façon concrète et sans épuiser le sujet :

- de préciser les modalités d'expression de la *composition* et de la *structure* des avifaunes. Nous serons donc amenés à reprendre dans le but de les regrouper et, parfois de les préciser, certains points abordés dans des travaux antérieurs (Blondel, 1969 a, b ; Ferry & Frochot, 1970 ; Blondel *et al.*, 1970, 1973) ;
- d'analyser les modifications que la transformation des I.P.A. en E.F.P. entraîne au niveau de l'expression des paramètres remarquables des peuplements d'oiseaux.

L'ensemble des données utilisées dans ce chapitre figurent sur le tableau II.

2.1. *La composition du peuplement.*

C'est la mesure du nombre d'espèces ou *richesse* * et de la *quantité* * exprimée en *abondance* *, en *fréquence* * ou en *densité* * (nous ne parlerons pas ici de biomasses) d'individus contenus dans le peuplement, sans référence particulière à la façon dont ils sont distribués entre les différentes espèces.

2.1.1. *La richesse du peuplement.*

C'est le nombre de lignes figurant sur l'image matricielle. On distinguera la richesse spécifique ou *richesse totale* S qui est le nombre total de lignes (colonne 2 du Tableau II) et la *richesse moyenne* s (colonnes 3 et 9) qui est la moyenne du nombre d'espèces apparues dans chaque colonne, et dont l'écart-type figure sur les colonnes 4 et 10.

Ce paramètre est indépendant du nombre d'individus ressortissant à chaque espèce, donc le même sur les deux modes de représentation du peuplement (A et F), à ceci près que le regroupement des deux I.P.A. partiels dans l'expression des abondances augmente *par construction* la richesse moyenne dans ce mode de représentation (colonne 3 du tableau I) par rapport au mode de représentation fréquentiel (colonne 9).

TABLEAU I A

Matrice des distributions d'abondance du peuplement d'oiseaux d'une ripisilve de Camargue ($N_A = 19$).

Relevés : Espèces	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	I.P.A. moyen
<i>Streptopelia turtur</i>					1	1	2		1	2		2	1	2	2			1	1	0,8
<i>Cuculus canorus</i> ..									1				1					1	1	0,2
<i>Picus viridis</i>	2	4	3	3	3	2	3	4	3	1	2	1	1,5	2	2	3	2	2	2	2,4
<i>Dendrocopos major</i>	3	3	4	3		3	2		2	1	0,5	4	2	2	2	0,5	1	1	1	1,8
<i>Dendrocopos minor</i>	1	1	1	1	0,5		0,5	1		0,5								0,5	0,5	0,4
<i>Oriolus oriolus</i> ..	1,5	2		2	1,5		1		1	1					1		1			0,6
<i>Corvus corone</i> ..	1	0,5	0,5	1			1	2	1			1	1		1		0,5	1	1	0,7
<i>Pica pica</i>	0,5	0,5	0,5	0,5	1,5			2	1		1	1	1		0,5	0,5	2	0,5	1	0,7
<i>Garrulus glandarius</i>						0,5	1	0,5			0,5		1	0,5	1		0,5	1		0,3
<i>Parus major</i>	3	3,5	3	4	4	3,5	2	3	2	3	4	3,5	3	2	5	4,5	4	1,5	1,5	3,2
<i>Parus caeruleus</i> .		1	1	3	3	2	3	2	1,5	0,5	1	2	4	2	2	3	2	2	0,5	1,9
<i>Aegithalos caudatus</i>		2	1	1	1	2	1				1				1	1	0,5		1	0,7
<i>Certhia brachydactyla</i> .	0,5	1,5	4	2	1	1,5	2,5	3	3	2,5	2,5	2	3	2,5	1	1,5	2,5	2,5	2,5	2,2
<i>Turdus merula</i> ..	3	2	2,5	1		1,5	2	1	1	1,5	2	1,5	2,5	2	2	2,5	2	1,5	1,5	1,7
<i>Luscinia megarhynchos</i> .	4	4	5	5	3	6	6	6	5	5	5	5	7	5	4	3	4	4	4	4,8
<i>Erithacus rubecula</i>	2		1	2	2	2	1	1	2	1	2	1	1	3	1,5	2	1	0,5	2	1,5
<i>Cettia cetti</i>	2	4	2	2	1	5	2	1	1	3	4	5	5	5	4	3	4	5	4	3,3
<i>Sylvia atricapilla</i>	4	3	3,5	4	4	3	4	3	4	5	5	6	5	6,5	5	4	5	4	5	4,4
<i>Muscicapa striata</i>							0,5	0,5		1			0,5			0,5		1		0,2
<i>Sturnus vulgaris</i>	0,5	3	5	3,5	3		3		6	9	6	4	6	7	3,5	7,5	7	8	3	4,9
<i>Carduelis chloris</i>	4	4	2,5	1	1	1	5		3	3	2		2	1						1,6
<i>Carduelis carduelis</i>											1			1	1					0,2
<i>Fringilla coelebs</i>	2	4	0,5	1		0,5		1	1	1		0,5						1	1	0,7
<i>Passer domesticus</i>												1,5		1,5		2				0,3

TABLEAU I B

Matrice des distributions de fréquence du peuplement d'oiseaux d'une ripisilve de Camargue ($N_F = 38$).

Relevés : 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	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	FA	FC	
<i>S. turtur</i>										1		1		1				1		1			1		1		1		1						1		1	11	0,29		
<i>C. canorus</i>																		1									1									1		1	4	0,10	
<i>P. viridis</i>	1	1	1		1	1	1		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	35	0,92	
<i>D. major</i>	1	1	1	1	1	1	1	1			1		1	1			1	1	1		1	1	1	1	1	1	1	1		1			1	1	1	1	1	27	0,71		
<i>D. minor</i>	1		1	1		1	1	1	1					1	1						1															1	1	12	0,32		
<i>O. oriolus</i>		1		1				1		1								1		1										1				1				9	0,24		
<i>C. corone</i>		1	1			1	1		1					1	1	1								1		1				1				1	1	1	1	1	17	0,45	
<i>P. pica</i>	1		1			1	1	1		1							1	1				1		1		1	1			1		1	1	1	1	1	1	19	0,50		
<i>G. glandarius</i> ...												1	1	1		1						1				1		1						1		1	10	0,26			
<i>P. major</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	38	1,00	
<i>P. caeruleus</i>			1		1	1	1	1	1		1		1	1	1		1				1		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	27	0,71		
<i>AE. caudatus</i> ...				1	1		1			1	1		1	1								1								1		1	1	1			1	1	14	0,37	
<i>C. brachydactyla</i> .	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	37	0,97	
<i>T. merula</i>	1	1		1	1	1	1	1			1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	34	0,89	
<i>L. megarhynchos</i>		1		1		1		1		1			1		1		1	1	1	1	1	1		1		1		1		1				1		1	1	1	21	0,55	
<i>E. rubecula</i>		1			1	1	1		1	1			1	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	1		1	1	1	1		1	1	1	1	28	0,74	
<i>C. cetti</i>	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	36	0,95	
<i>S. atricapilla</i> ...	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	38	1,00
<i>M. striata</i>														1		1						1												1			1	6	0,16		
<i>St. vulgaris</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	1			1	1			1	1	1	1		1	1		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	30	0,79	
<i>C. chloris</i>	1		1		1	1	1				1		1	1			1				1		1				1			1									13	0,34	
<i>C. carduelis</i>																								1	1		1			1	1								5	0,13	
<i>F. coelebs</i>	1	1	1	1	1	1		1			1				1			1					1													1	1	1	15	0,39	
<i>P. domesticus</i> ...			1		1																			1					1			1	1						6	0,16	
FA	11	13	14	12	14	16	15	13	9	12	11	10	12	19	11	11	13	14	10	16	11	13	15	10	14	16	11	12	14	13	11	15	11	14	12	16	14	14	492	12,9	

TABLEAU II

Valeurs des paramètres de la composition et de la structure des 23 peuplements d'oiseaux utilisés dans l'étude ; la signification des symboles figurant en tête de chaque colonne est précisée dans le texte.

Colonnes	Relevés en Abondances (I.P.A.)							Relevés en Fréquences (E.F.P.)					
	1 N_A	2 S_A	3 s_A	4 σ	5 D	6 H'_A	7 J'_A	8 N_F	9 s_F	10 σ	11 H'_F	12 J'_F	13 a/N
Milieux													
1. Taillis de Chênes pubescents	11	17	12,1	1,51	60,1	3,17	0,77	22	9,7	2,43	3,77	0,92	0,04
2. Hêtraie mésophile	7	13	5,7	1,70	22,7	2,99	0,81	14	3,8	1,25	3,24	0,87	0,21
3. Pîneraie de Pins à crochets	8	20	13,1	2,53	61,0	3,65	0,84	16	10,2	2,48	3,99	0,92	0,19
4. Pîneraie de Pins noirs ...	11	19	12,9	1,64	54,8	3,44	0,81	22	9,3	2,64	3,97	0,93	0,04
5. Cédraie	16	33	16,6	2,36	80,9	4,16	0,82	32	12,1	2,20	4,58	0,91	0,09
6. Taillis de Chênes verts ..	4	24	17,0	2,00	47,8	4,14	0,90	8	11,7	3,45	4,37	0,95	0,25
7. Ripisilve du Rhône (âgée)	19	24	17,3	1,45	74,6	3,85	0,84	38	12,9	2,15	4,33	0,94	0,00
8. Ripisilve du Rhône (jeune)	25	23	14,8	2,42	56,5	3,72	0,82	50	10,7	2,46	4,19	0,93	0,00
9. Garrigue de Chênes Kermès	12	12	7,0	1,13	16,3	3,16	0,85	24	5,2	1,24	3,31	0,92	0,00
10. Garrigue de Chênes Kermès	10	5	2,8	0,63	5,9	1,63	0,70	20	1,9	0,60	1,84	0,79	0,00
11. Garrigue de Chênes verts × Ch. Kermès	10	7	4,4	0,94	10,3	2,12	0,75	20	3,6	1,12	2,39	0,85	0,05
12. Garrigue de Chênes verts × Ch. Kermès	31	7	5,0	0,86	21,8	2,07	0,74	62	4,2	0,85	2,60	0,93	0,00
13. Taillis de Chênes verts ...	10	8	7,5	0,61	34,1	2,70	0,90	20	5,7	0,91	2,93	0,98	0,00
14. Garrigue de Chênes Kermès	15	5	2,1	0,78	5,5	1,04	0,45	30	1,8	0,60	1,20	0,52	0,00
15. Pîneraie de Pins parasols	17	19	9,9	1,76	29,2	3,40	0,80	34	7,6	1,88	3,80	0,89	0,00
16. Junipéraie de Genévriers de Phénicie	13	4	3,5	0,52	17,6	1,66	0,83	26	3,0	0,56	1,89	0,94	0,00
17. Pelouse à Asphodèles	3	12	7,3	3,53	11,5	2,93	0,82	6	5,0	1,41	3,22	0,90	1,00
18. Cistaie de Cistes de Montpellier	4	21	12,2	1,26	27,9	3,82	0,87	8	8,9	1,55	4,18	0,95	0,75
19. Maquis très bas	5	20	12,6	2,07	30,3	3,92	0,91	10	8,6	2,37	3,99	0,92	0,50
20. Maquis bas	8	24	14,5	1,60	39,4	4,00	0,87	16	10,5	2,10	4,14	0,90	0,31
21. Maquis haut	9	22	12,8	1,41	50,1	3,60	0,81	18	10,2	1,79	4,02	0,90	0,28
22. Futaie de Chênes verts ...	14	16	12,6	1,34	63,7	3,41	0,94	28	10,5	1,64	3,83	0,94	0,00
23. Pîneraie de Pins Laricios	17	21	12,6	2,12	51,9	3,58	0,81	34	9,5	2,51	4,10	0,93	0,00

2.1.1.1. La richesse totale S :

C'est le nombre d'espèces contactées au moins une fois au terme des N relevés. L'adéquation de ce paramètre à la richesse réelle est bien entendu d'autant meilleure que le nombre de relevés est plus grand.

Pour un milieu supposé contenir la totalité des espèces composant le peuplement dans les limites de temps retenues pour l'étude — en pratique de mars à juin pour l'étude des oiseaux nicheurs — on peut construire la courbe cumulée de la richesse totale en fonction de l'effort d'observation (taille de l'échantillon). Cette courbe traduit la même réalité que la courbe aire-espèces des botanistes, sauf que la variable de référence n'est pas l'espace mais le temps.

Il est important de connaître à partir de quel moment la distance entre la courbe et son asymptote devient nulle : l'observateur est alors informé qu'il connaît la composition qualitative du peuplement avec une approximation suffisante qu'il peut préciser à l'avance.

La construction de la courbe de la richesse cumulée peut se faire à la main par x tirages au sort des N relevés pris 1 à 1, 2 à 2 ... N à N (voir Ferry & Frochot, 1970), mais l'opération est fastidieuse et l'ordinateur permet de la construire rapidement (Fig. 1).

Dans la pratique, la pente de la courbe de la richesse cumulée qui exprime le manque à gagner pour acquérir la richesse totale, peut se calculer instantanément entre le dernier point S_N et l'avant-dernier S_{N-1} par l'équation :

$$S_{N-1} = S_N - a/N \text{ (Ferry à paraitre)}$$

où a est le nombre d'espèces de fréquence 1 (1) et N le nombre de relevés. La pente de la courbe est nulle quand a est nul ou quand N tend vers l'infini. Un rapport a/N de 0,1 par exemple signifie qu'il faudrait théoriquement effectuer 10 relevés supplémentaires pour ajouter une nouvelle espèce à la liste, en réalité moins du fait de la courbure. Notons que les espèces de fréquence 1 peuvent se répartir de façon diverse sur le tableau espèces/relevés ; ce mode de répartition peut être explicité par la variance du rapport a/N qui est une mesure de l'homogénéité du peuplement (Ferry à paraitre). Godron (1970) a proposé, pour construire la courbe aire-espèces, un modèle basé sur l'analyse combinatoire et qui rend compte de la probabilité d'occurrence de chaque espèce dans une série de relevés en fonction de sa fréquence. Nous nous proposons de revenir ultérieurement sur cette question d'un grand intérêt théorique et pratique, car le modèle de Godron permet lui aussi d'analyser le degré d'homogénéité de la station.

(1) A noter que dans la méthode des IPA une espèce de fréquence 1 peut être notée dans les 2 IPA-partiels.

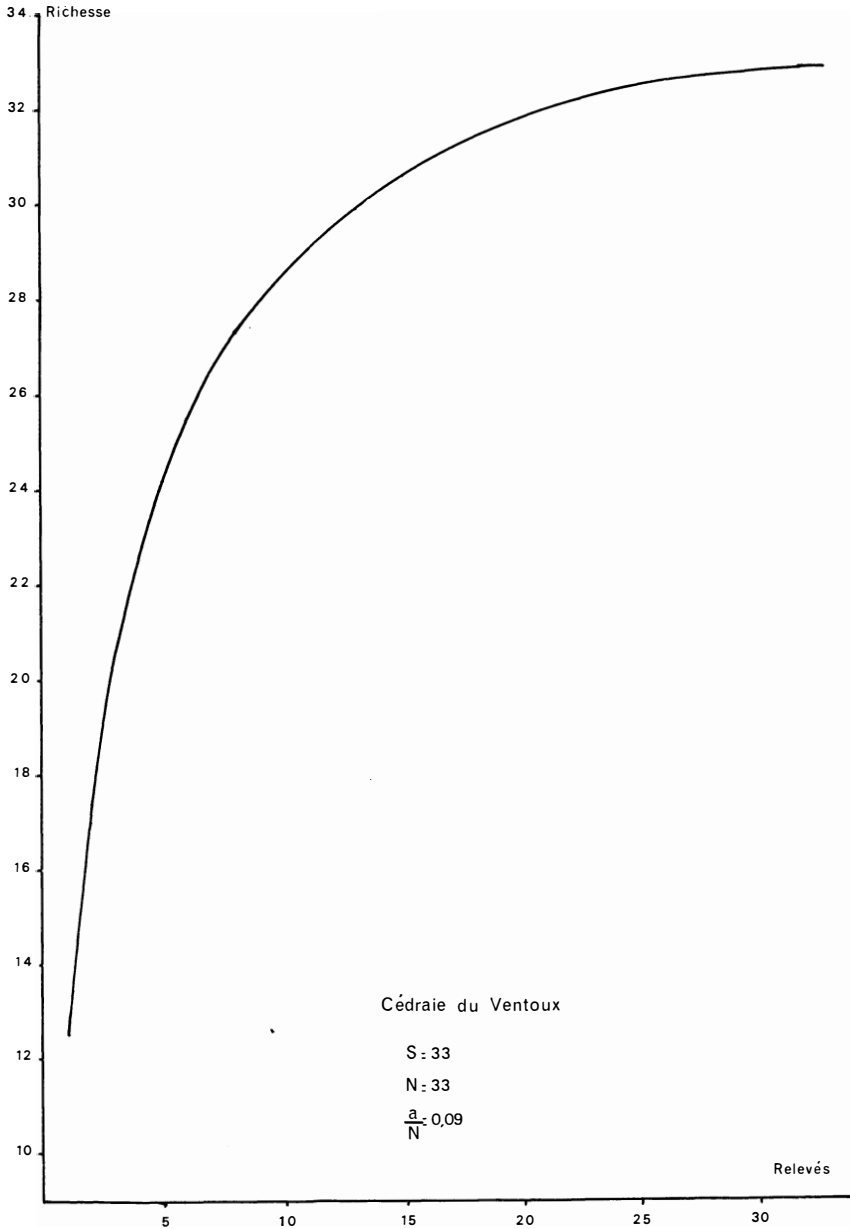


Figure 1. — Courbes cumulées « espèces-temps » de la richesse totale de quatre peuplements d'oiseaux.

Les opérations ont été réalisées sur un ordinateur 10010 cii à l'aide d'un programme élaboré à Dijon par M. VIGNON et remanié par M. DAVID.
Les opérations ont été faites par Mlle HUILLET
au C.E.P.E. Louis Emberger (Montpellier) où le programme est déposé.

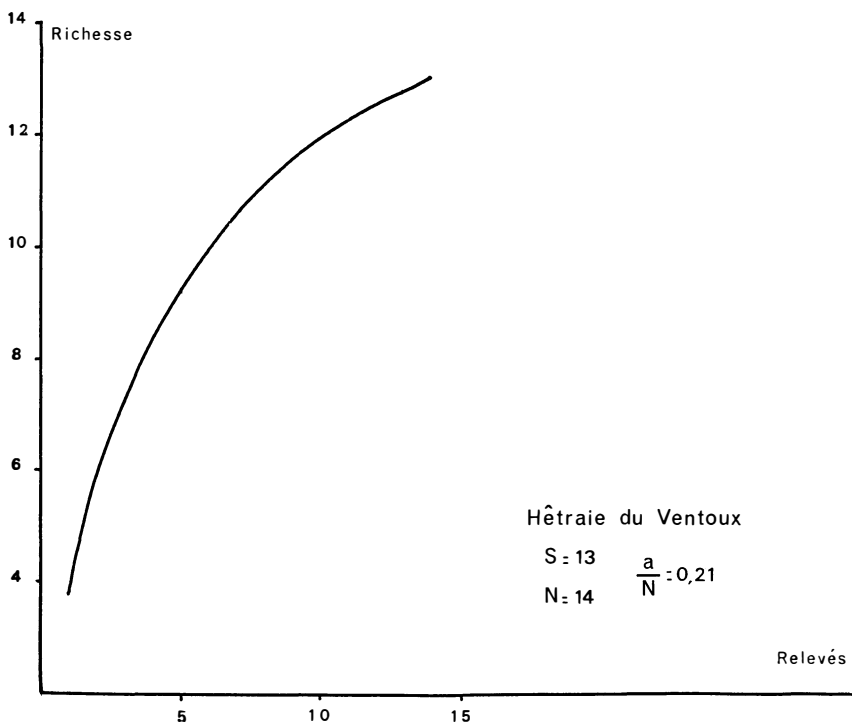
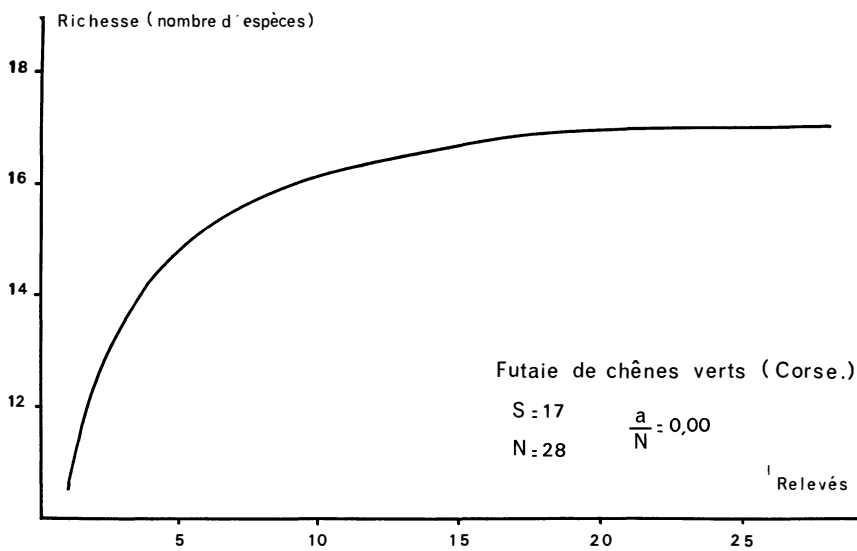


Figure 1. — Suite

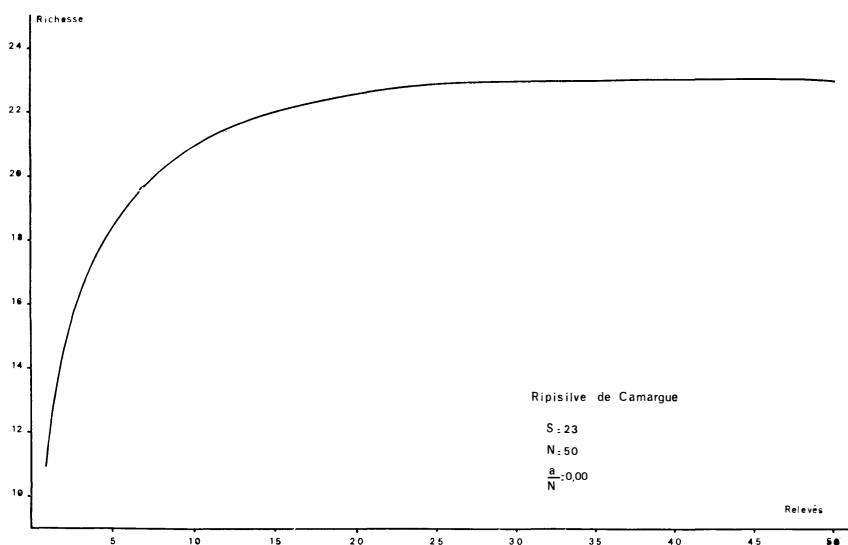


Figure 1. — Suite

La pratique nous apprend que les courbes obtenues pour différents milieux forestiers (*sensu lato*) de la région méditerranéenne sont de forme voisine (Fig. 1), et s'« aplatissent » considérablement à partir d'une vingtaine de relevés (10 I.P.A.) où le rapport a/N est de l'ordre de 0,01 (Tableau III).

TABLEAU III

Valeurs du rapport A/N en fonction de la taille de l'échantillon.

Echantillon (F)	Nombre de cas	a/N	σ	α (test t)
10	13	0,45	0,255	} significatif $P < 0,05$ } significatif $P < 0,001$
11-20	17	0,27	0,201	
20	12	0,01	0,026	

La richesse cumulée devient alors très proche de la richesse réelle. Nous avons là, pour ce qui est du paramètre de *richesse*, un moyen objectif de « guider l'échantillonnage afin de l'arrêter à un niveau de précision donné que l'on peut fixer à l'avance.

2.1.1.2. La richesse moyenne s .

Pour fondamental qu'il soit dans l'étude de la composition des peuplements, dont il est un des caractères remarquables, le paramètre S , considéré en soi, présente plusieurs inconvénients : il ne se prête à aucune comparaison statistique de la richesse de plusieurs peuplements et donne la même importance à toutes les espèces quel que soit leur rang dans la communauté, c'est-à-dire leur abondance relative ou leur fréquence. Or, Ph. Daget (com. orale et à paraître) a montré que les probabilités individuelles d'apparition des espèces dans une unité d'échantillonnage parmi les N unités de l'échantillon, peuvent être ajustées à la loi de distribution binomiale généralisée de Poisson dans la mesure où sont satisfaites certaines conditions de standardisation dans le protocole d'échantillonnage. L'importance à accorder à chaque espèce dans la communauté étant fonction de sa probabilité d'apparition, il est alors intéressant d'utiliser la richesse moyenne s qui est le nombre moyen d'espèces contactées à chaque relevé et qui présente les avantages suivants :

- a) Etant une moyenne dont on peut calculer l'écart-type réel et théorique, il permet de comparer la richesse de deux peuplements quel que soit le nombre de relevés.

Exemple : La richesse moyenne d'un reboisement en Cèdres diffère-t-elle significativement de celle d'un reboisement en Pins noirs ? (exemple emprunté aux communautés du Ventoux) :

	Nombre de relevés (F)	S	s	σ	α (test t)
Cédraie	32	33	12,1	2,20	} $P < 0,001$
Pineraie de Pins noirs ..	22	19	9,3	2,64	

Avec 52 ddl pour $t = 4,24$ la différence est hautement significative.

- b) Il donne à chaque espèce un « poids » proportionnel à sa probabilité d'apparition le long de la séquence de relevés, c'est-à-dire à sa fréquence. De ce fait, la richesse moyenne ne peut que se *préciser* en fonction de l'effort d'observation (taille de l'échantillon) alors que la richesse totale ne peut qu'*augmenter*.

- c) Il permet de calculer un coefficient de variabilité $V = 100 \sigma/s$ qui traduit l'ampleur des fluctuations de la richesse moyenne du peuplement, donc du degré d'homogénéité de la distribution des apparitions des espèces sur l'image matricielle. Plus V est faible, plus la richesse moyenne se rapproche de la richesse totale, plus le peuplement peut être considéré comme « homogène » et plus faible sera l'écart entre le premier point s et le dernier S sur l'axe des ordonnées de la courbe de la richesse cumulée (Fig. 1). Dans la pratique, ceci signifie que plus V est faible, moins la taille de l'échantillon nécessaire pour que le quotient a/N soit nul sera grande. C'est ainsi par exemple que pour la vieille futaie de Corse où $V = 15,62$ la pente de la courbe est nulle au 23^e point (pour 40 opérations réalisées sur l'ordinateur) alors que pour la ripisilve de Camargue où $V = 22,99$ la pente n'est nulle qu'au 43^e point.

2.1.2. La quantité d'individus.

Alors que l'analyse de la richesse consiste à examiner les totaux des *colonnes* de l'image matricielle, l'analyse quantitative revient à analyser les totaux des *lignes*.

2.1.2.1. L'abondance (A).

L'échantillon des N relevés représente pour chaque espèce une population d'indices dont on peut calculer la moyenne — c'est l'I.P.A. moyen — et les variations. Les I.P.A. moyens ne sont ni additifs, ni comparables d'une espèce à l'autre puisque chacune se dévoile à l'observateur selon des modalités différentes sous le rapport de la portée et de la fréquence des émissions sonores. Rappelons en effet que l'indice d'abondance rend compte de la densité de l'espèce sur une aire dont le rayon est égal à sa distance de détection qui varie elle-même avec chaque espèce.

Par contre, l'I.P.A. moyen permet de comparer l'abondance d'une même espèce dans différents milieux et de dresser des profils écologiques qui rendent compte de l'amplitude d'habitat de l'espèce pour différentes valeurs d'une même variable. Cette utilisation fondamentale des I.P.A. suppose que la détectabilité de chaque espèce reste constante, ce qu'en fait nous n'avons pas encore vérifié.

Exemple : L'abondance de la Fauvette passerinette *Sylvia cantillans* varie-t-elle de façon significative dans quatre stades d'une succession écologique en Provence (séquence Chêne kermès - Chêne vert) ? Le tableau IV résume les données :

TABLEAU IV

Variation de l'I.P.A. moyen de la Fauvette passerinette dans quatre stades de la série du Chêne vert en Provence.

Stades :	1	2	3	4
IPA	0,92	1,73	2,93	4,45
σ	0,92	0,43	1,37	0,26
N	12	17	53	20

L'analyse de variance révèle que les variations d'abondance sont hautement significatives sur l'ensemble des quatre échantillons ($F = 30,16$ pour 101 ddl ; $P < 0,001$).

Les comparaisons par le test de Wilcoxon des échantillons pris 2 à 2 sont représentées sur la figure 2 ; elles montrent que les différences sont hautement significatives avec $P < 0,001$ dans 5 cas et $P < 0,01$ dans un cas.

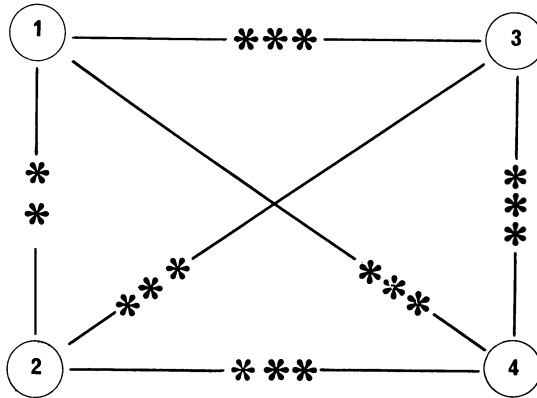


Figure 2. — Seuils de signification des différences d'abondance de la Fauvette passerinette *Sylvia cantillans* dans 4 stades de la série du Chêne vert en Provence (** = $P < 0,01$; *** = $P < 0,001$).

2.1.2.2. La densité.

Les différents indices spécifiques d'abondance n'étant pas additifs, l'abondance totale du peuplement, c'est-à-dire sa *densité* conventionnellement rapportée à l'unité de surface de 10 hectares ne pourra être connue que par sommation des densités spécifiques

après que chaque I.P.A. moyen ait été converti à l'aide des coefficients spécifiques connus par le rapport $C_i = d_i / I.P.A._i$, d_i et $I.P.A._i$ ayant été simultanément mesurés sur un plan quadrillé de référence. Le coefficient C « corrige » les différences de détectabilité des espèces — portée du chant et fréquence des émissions. Il est d'autant plus élevé que l'espèce est plus discrète. Nous avons pu le mesurer pour 54 espèces ; les valeurs extrêmes que nous avons trouvées sont 0,3 pour le Coucou *Cuculus canorus* et 5,5 pour le Roitelet triple bandeau *Regulus ignicapillus*. Pour la majorité des petits passereaux qui constituent le fond de nos avifaunes forestières, C est compris entre 1 et 2,5. Comme Ferry & Frochot (1970) le faisaient remarquer à propos du coefficient de conversion lié à l'I.K.A., nous pensons que ces coefficients sont fortement marqués par un « facteur personnel » introduit par la façon dont l'observateur réalise ses relevés (pouvoir d'attention, acuité auditive, etc.). Pour cette raison, ils ne sauraient constituer une référence générale applicable en toute circonstance et par n'importe qui ; aussi nous abstenons-nous de les indiquer.

Les mesures de D_i nous ont permis de calculer la densité totale du peuplement $D = \Sigma d_i$ qui figure sur la cinquième colonne du tableau II. Nous n'insisterons pas davantage ici sur ces notions d'abondance et de densité qui ont été développées par Ferry (1959, 1960), Ferry & Frochot (1968-1970), Blondel *et al.* (1970), Ferry *et al.* (*à paraître*). Remarquons cependant que les densités d'une espèce donnée dans différents milieux sont évidemment comparables puisque proportionnelles à l'I.P.A. Par contre, les densités des *peuplements* $D = \Sigma d_i$ ne le sont pas objectivement du fait que la conversion des I.P.A. introduit une erreur supplémentaire actuellement non mesurable.

2.1.2.3. La fréquence F .

Soit un même échantillon d'origine de 19 I.P.A. relevés dans une ripisylve de Camargue d'une quinzaine d'hectares (association du *Populetum albae*) dont les images matricielles en abondances et en fréquences figurent sur les tableaux I A et I B.

Cet échantillon peut être interprété de deux façons, soit en densités par conversion des I.P.A., soit en fréquences.

Vingt-quatre espèces nicheuses y ont été contactées au moins une fois. Leurs distributions d'abondances et de fréquences figurent sur le tableau V, rangées par ordre croissant.

La question posée est la suivante : Existe-t-il une relation simple entre fréquence et densité ; autrement dit, les espèces les plus abondantes sont-elles également les plus fréquentes ? Si oui, nous aurons alors un moyen objectif d'utiliser la fréquence comme mesure de la quantité d'individus contenus dans le peuplement.

TABLEAU V

Distributions d'abondances et de fréquences, rangées par ordre croissant, d'un peuplement d'une vieille ripisilve de Camargue ($N_F = 38$).

1	2	3	4	5	6	7
Espèces	d_i	rang	Espèces	FC_i	rang (d_i)	Nombre d'espèces tombant dans la même tranche de fréquence sur les 2 distributions
<i>C. canorus</i> ...	0,1	1	<i>C. carduelis</i> ..	0,08	2	$FC \leq 0,20$ 3 sur 4 (75 %)
<i>C. carduelis</i> ..	0,3	2	<i>C. canorus</i> ...	0,10	1	
<i>P. domesticus</i> .	0,4	3	<i>M. striata</i> ...	0,16	7	
<i>C. corone</i>	0,5	4	<i>P. domesticus</i> .	0,16	3	
<i>G. glandarius</i> .	0,5	5	<i>O. oriolus</i> ...	0,24	6	$0,21 \leq FC$ $\leq 0,40$ 5 sur 7 (71 %)
<i>O. oriolus</i> ...	0,5	6	<i>G. glandarius</i> .	0,26	5	
<i>M. striata</i> ...	0,8	7	<i>S. turtur</i>	0,29	9	
<i>D. minor</i>	0,8	8	<i>D. minor</i>	0,31	8	
<i>S. turtur</i>	0,8	9	<i>C. chloris</i>	0,34	12	
<i>P. pica</i>	1,0	10	<i>F. coelebs</i> ...	0,39	13	
<i>P. viridis</i>	1,3	11	<i>AE. caudatus</i> .	0,39	14	
<i>C. chloris</i>	1,5	12	<i>C. corone</i>	0,45	4	$0,41 \leq FC$ $\leq 0,60$ 0 sur 3
<i>F. coelebs</i> ...	1,6	13	<i>P. pica</i>	0,50	10	
<i>AE. caudatus</i> .	1,9	14	<i>L. megarhynchos</i> ...	0,55	20	
<i>D. major</i>	1,9	15	<i>P. caeruleus</i> ..	0,71	21	$0,61 \leq FC$ $\leq 0,80$ 2 sur 4 (50 %)
<i>T. merula</i>	2,7	16	<i>D. major</i>	0,71	19	
<i>E. rubecula</i> ..	3,2	17	<i>E. rubecula</i> ..	0,74	17	
<i>C. cetti</i>	4,7	18	<i>St. vulgaris</i> ..	0,79	24	
<i>P. major</i>	5,4	19	<i>T. merula</i>	0,89	16	$FC \geq 0,81$ 3 sur 6 (50 %)
<i>L. megarhynchos</i> ...	5,5	20	<i>P. viridis</i>	0,92	11	
<i>P. caeruleus</i> ..	7,5	21	<i>C. cetti</i>	0,95	18	
<i>C. brachydactyla</i> ..	7,9	22	<i>C. brachydactyla</i> ..	0,95	22	
<i>S. atricapilla</i> .	9,7	23	<i>P. major</i>	1,00	19	
<i>St. vulgaris</i> ..	13,8	24	<i>S. atricapilla</i> .	1,00	23	
$D = \sum d_i = 74,3$			$\sum FC_i = 12,88 (= s)$			

— Relations générales entre densités et fréquences.

Le total des lignes sur le tableau espèces-relevés permet de définir pour chaque espèce sa *fréquence absolue* * FA_i qui est le nombre de fois où l'espèce i est apparue. Ramenée au nombre de relevés N , elle devient sa *fréquence relative* * $FC_i = FA_i/N$ (si elle est exprimée en pourcentage on l'appelle souvent *fréquence centésimale* *). A condition de prendre certaines précautions d'échantillonnage, la fréquence rend compte des probabilités d'occurrence des espèces le long d'une séquence de relevés, c'est-à-dire leur *constance* dans la terminologie que Bodenheimer (1955) a proposée et que nous avons souvent reprise (Blondel, 1969 a ; Ferry & Frochet, 1970).

L'examen du tableau V montre que dans la plupart des cas (22 sur 24) les différentes espèces n'occupent pas le même rang dans les deux séquences. On s'aperçoit toutefois que le rang fréquentiel est souvent voisin du rang d'abondance. De fait, le coefficient de corrélation de rang entre les deux séquences (colonnes 2 et 4 du tableau V) est : $r = 0,85$ ($P < 0,001$ pour 22 ddl).

Si l'on examine maintenant la relation entre fréquence et densité, nous obtenons les chiffres suivants :

$$r = 0,68 \text{ entre } FC_i \text{ et } d_i \quad (P < 0,001 \text{ pour } 22 \text{ ddl})$$

$$r = 0,83 \text{ entre } FC_i \text{ et } \log d_i \quad (P < 0,001 \text{ pour } 22 \text{ ddl}).$$

Calculée sur 15 des 23 peuplements de référence utilisés dans cette étude, nous retrouvons la même valeur du coefficient de corrélation :

$$r \text{ entre } \log d_i \text{ et } FC_i = 0,84 \quad (P < 0,001 \text{ pour } 111 \text{ ddl}).$$

La relation étant meilleure entre FC_i et $\log d_i$ qu'entre FC_i et d_i on peut conclure qu'en moyenne la *fréquence d'une espèce est proportionnelle au logarithme de sa densité*.

Les 23 peuplements utilisés dans cette étude nous ont permis de calculer espèce par espèce la relation entre FC_i et $\log d_i$ pour quelques espèces largement répandues. Dans tous les cas, le coefficient de corrélation est hautement significatif (Tableau VI).

Le coefficient de corrélation moyen pour 13 espèces est $r = 0,93 \pm 0,0117$.

Cette excellente relation pourrait laisser supposer qu'on puisse déduire la densité d'une espèce de sa fréquence. Nous allons voir dans le paragraphe suivant que pour une fréquence donnée, la variation de d autour de sa moyenne est si élevée que la conversion de F en d enlèverait beaucoup de précision à l'expression quantitative ; nous pensons donc plus prudent de nous en abstenir.

TABLEAU VI

Coefficient de corrélation entre FC_i et $\log d_i$
pour différentes espèces.

Espèces	r	ddl	t
<i>Fringilla coelebs</i>	0,97	13	10,6
<i>Sylvia cantillans</i>	0,94	8	7,7
<i>Sylvia melanocephala</i>	0,95	9	9,3
<i>Luscinia megarhynchos</i>	0,85	10	5,2
<i>Turdus merula</i>	0,93	17	10,3
<i>Garrulus glandarius</i>	0,95	16	12,6

— Relation entre densité et fréquence pour différentes valeurs de la fréquence.

L'examen du rang occupé par chaque espèce sur la colonne des densités (tableau V) et sur celle des fréquences montre que ce rang paraît être d'autant plus voisin que l'espèce est moins fréquente. Si nous découpons la colonne des fréquences en cinq tranches délimitées par $FC_i = 20, 40, 60, 80, 100$ (colonne 7 du tableau V), on constate que trois espèces sur quatre (75 %) tombent dans la même tranche sur les deux colonnes (1 et 4) pour $FC_i < 20$, cinq sur sept (71 %) pour $21 < FC_i < 40$, aucune pour $41 < FC_i < 60$, deux sur quatre (50 %) pour $61 < FC_i < 80$ et trois sur six (50 %) pour $FC_i > 81$. Il en résulte que la relation entre d_i et FC_i est d'autant meilleure que la fréquence est plus faible, ce que laissait supposer la transformation logarithmique des densités : la conversion des fréquences en densités serait donc d'autant moins précise que la fréquence est plus élevée.

Un moyen de connaître le degré de précision de cette relation est de calculer la densité moyenne obtenue pour chacune des cinq classes de fréquences (tableau VII, figure 3).

Les valeurs consignées dans le tableau VII et illustrées sur la figure 3, confirment la relation entre la fréquence et le logarithme de la densité ; elles permettent de conclure que :

- 1) les densités et leurs logarithmes augmentent de façon hautement significative avec la fréquence,
- 2) l'écart-type des densités augmente significativement ($P < 0,001$) avec la fréquence alors que celui des logarithmes des densités reste à peu près constant et tend même à fléchir aux fréquences élevées (variation non significative).

TABLEAU VII — Valeurs de d et de $\log. d$ pour cinq classes de fréquences centésimales.

Classes de fréquence	Nombre de cas	d	σ	$\log. d$	σ
0 - 20	63	0,33	0,30	- 0,62	0,34
21 - 40	53	1,11	0,71	- 0,07	0,36
41 - 50	43	1,72	2,09	0,18	0,35
61 - 80	25	3,78	2,79	0,49	0,28
81 - 100	55	6,04	2,60	0,73	0,22

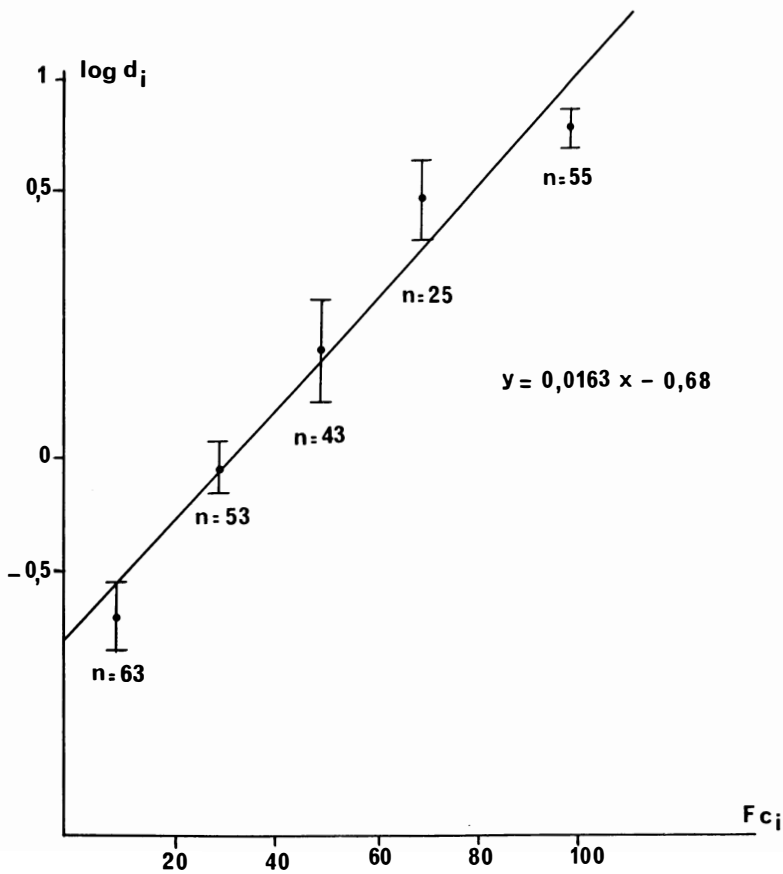


Figure 3. — Relation entre la fréquence centésimale FC_i et le logarithme de la densité $\log d_i$ pour 239 paires de données se rapportant à 57 espèces. L'intervalle de confiance de la moyenne est indiqué pour $P < 0,05$.

— *Relation entre la densité totale du peuplement et la somme des fréquences spécifiques.*

Au niveau des paramètres collectifs des peuplements, nous avons testé la relation entre $D = \Sigma d_i$ et la somme des fréquences centésimales ΣFC_i . Nous trouvons une relation linéaire encore meilleure que dans l'analyse espèce par espèce avec :

r entre $\log D$ et $\Sigma FC_i = 0,914$ ($P < 0,001$ pour 21 ddl).

Remarquons au passage que cette dernière valeur confirme la relation très générale entre la densité d'un peuplement et le nombre d'espèces qui le composent (voir Ferry & Frochot, 1970 ; Blondel *et al.*, 1973), ΣFC_i n'étant ni plus ni moins que la richesse moyenne car $\Sigma FC_i = \Sigma FA/N = s$.

— *Comparaison des fréquences d'une même espèce dans différents milieux.*

Tout comme nous pouvons comparer les indices d'abondance d'une même espèce dans l'espace et le temps, à l'aide du test de Wilcoxon par exemple, nous avons aussi un moyen statistique de comparer les fréquences centésimales d'une même espèce. La méthode de Snedecor (*in* Snedecor & Cochran, 1968, p. 240) que Ph. Daget (*à paraître*) a utilisée dans l'étude des prairies permanentes, définit une statistique Z qui suit une loi de χ^2 et que nous pouvons appliquer ici :

$$Z = \frac{\Sigma N_i (FC_i - FC)^2}{FC (100 - FC)}$$

où $FC = \sum_1^K FC_i / K$ ($K =$ nombre de fréquences à comparer).

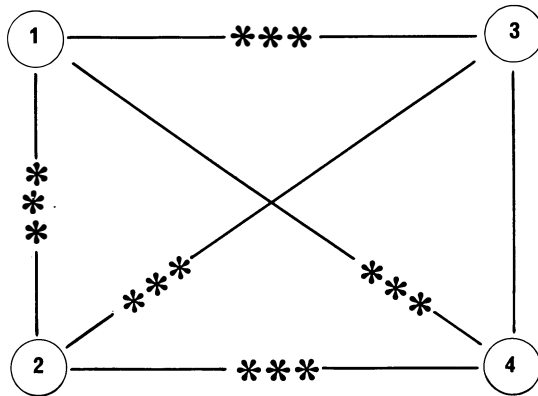


Figure 4. — *Seuils de signification des différences de fréquence de la Fauvette passerinette dans 4 stades de la série du Chêne vert en Provence*
(*** = $P < 0,001$).

Dans l'exemple précédent des variations de la quantité de Fauvettes passerinettes dans les quatre stades de la séquence Chêne Kermès - Chêne vert en Provence, analysons par cette méthode la signification de la variation des fréquences centésimales observées qui figurent sur le tableau VIII.

TABLEAU VIII

Variation des fréquences centésimales de la Fauvette passerinette dans quatre stades de la série du Chêne vert en Provence.

Stades	1	2	3	4
<i>FC</i>	46	75	95	95
<i>N</i>	12	17	53	20

Nous avons :

$$FC = (46 + 75 + 95 + 95) / 4 = 77,75.$$

et :

$$Z = \frac{12(46 - 77,75)^2 + 17(75 - 77,75)^2 + 53(95 - 77,75)^2 + 20(95 - 77,75)^2}{77,75 (100 - 77,75)} = 19,62.$$

Avec trois d.d.l. χ^2 prend les valeurs suivantes : 7,81 pour $P = 0,05$ et 16,27 pour $P = 0,001$. La valeur trouvée de Z étant supérieure à ce dernier seuil, la variation globale des quatre fréquences centésimales est hautement significative.

Cette première conclusion rejoint donc celle à laquelle nous étions parvenu par l'analyse de la variation globale des abondances.

Si l'on étudie maintenant par ce même test les différences de fréquences pour les quatre stades pris deux à deux, nous voyons (Fig. 4) que les différences sont hautement significatives ($P < 0,001$) pour cinq des six paires de fréquences.

La comparaison des deux paramètres IPA et FC_i montre que le premier rend compte avec plus de nuances que le second des différences entre les stades. Nous voyons en particulier que la différence d'abondance est hautement significative entre les stades 3 et 4, alors qu'elle ne saurait l'être dans l'expression fréquentielle puisque les fréquences d'occurrence de la Fauvette passerinette y sont les mêmes. Cet exemple confirme l'importance

de la variation de l'abondance pour une même valeur de la fréquence.

Pour conclure, nous dirons que la relation de proportionnalité entre la fréquence d'une espèce et le logarithme de sa densité autorise à considérer la fréquence comme une mesure objective de la quantité d'individus contenus dans la communauté.

Mais c'est une valeur relative difficilement convertible en densité, donc en biomasse, ce qui limite sérieusement ses possibilités d'applications dans certaines études d'écologie fonctionnelle. Nous allons voir par contre que la fréquence peut très bien rendre compte de la structure du peuplement.

2.2. *La structure des peuplements.*

Les mesures de richesse et de quantité d'individus (densité, abondance ou fréquence) donnent une image de la composition du peuplement mais nullement de sa structure, laquelle rend compte en quelque sorte de la hiérarchie des niches, c'est-à-dire des fonctions remplies par les différentes espèces. A composition égale, deux peuplements pourront avoir une structure différente qu'il peut être fondamental de préciser. La structure exprime les distributions d'abondances spécifiques, c'est-à-dire la façon dont les individus se répartissent entre les différentes espèces.

2.2.1. *La loi de distribution.*

Une première approche pour exprimer la structure peut consister à tester l'ajustement des distributions d'abondances ou de fréquences au modèle log-normal de Galton, très répandu dans la nature, et qui paraît correspondre à un état d'équilibre vers lequel tendent les communautés lorsque les facteurs du milieu gardent une certaine stabilité (J. Daget *et al.*, 1972). Plusieurs auteurs ont montré que dans de nombreuses zoocénoses (Preston, 1948, 1962 ; Williams, 1964 ; J. Daget, 1966 ; J. Daget *et al.*, 1972) et phytocénoses (Whittaker, 1965 ; Ph. Daget, 1968, 1975), les logarithmes des distributions pouvaient être ajustés de façon satisfaisante à la loi normale. Dans l'approche classique, l'ajustement de la distribution observée à la distribution théorique de référence nécessite de regrouper les données en classes d'amplitude géométriquement croissantes appelées octaves (voir par exemple J. Daget, 1966 ; Ph. Daget, 1968 ; J. Daget *et al.*, 1972). Or ce regroupement est très gênant pour les communautés paucispécifiques telles la plupart de nos peuplements d'oiseaux car il entraîne une importante perte de précision. Ph. Daget (*à paraître et com. or.*) vient de proposer, pour contourner cette difficulté, une méthode particulièrement indiquée et facile d'emploi dans le cas très courant de peuplements paucispécifiques. Il s'agit d'une application du test de Kolmogorov-Smirnov (Dagnélie, 1968)

qui évite précisément le regroupement en classes. Nous reportons le lecteur au travail de Ph. Daget pour l'application de ce test.

En prenant le peuplement d'oiseaux de la ripisylve de Camargue pour exemple, nous avons testé l'ajustement des distributions observées (fréquences et abondances) à la distribution théorique. Pour les deux types de distribution, l'ajustement est hautement significatif ($P < 0,01$) (1) ce qui signifie que la distribution observée ne s'écarte pas significativement de la distribution théorique de référence.

Cette conclusion présente plusieurs intérêts pratiques :

— Elle montre que nos méthodes de dénombrement permettent de réaliser un échantillonnage fidèle des peuplements d'oiseaux dans l'hypothèse vérifiée par ailleurs (*cf. supra*) où ces derniers sont structurés selon la loi log-normale de Galton. Ceci signifie que la probabilité de contact est proportionnelle à l'abondance ou la fréquence de chaque espèce, c'est-à-dire que toutes les espèces ont des chances d'être prélevées dans le milieu avec la même efficacité.

— Elle suggère que l'échantillonnage a réellement porté sur un seul et même peuplement (nomocénose de J. Daget *et al.*, 1972), donc que le milieu de référence est homogène sous le rapport de la distribution des espèces. Nous avons là un critère d'homogénéité de l'échantillon de référence que nous avons utilisé dans l'étude de la structure des peuplements d'oiseaux de différentes formations végétales du Mont Ventoux (*cf.* § 4.3). En fait, le test de Kolmogorov-Smirnov doit être interprété avec prudence car, paraissant assez laxiste, l'ajustement à la loi normale pourra se révéler significatif même si le peuplement n'est pas très homogène, soit qu'il lui manque des espèces, soit qu'il comprenne des espèces étrangères qui ont été échantillonnées par hasard, soit enfin qu'il comprenne deux peuplements ou éléments de peuplements différents mais dont la structure est voisine. Il n'en demeure pas moins que ce test peut donner de précieuses indications.

— Elle recoupe les conclusions du paragraphe précédent concernant les relations entre fréquences centésimales et densités, les deux modes d'expression des quantités obéissant à la même loi de distribution.

— Elle suggère que l'erreur attachée au calcul, voire à l'estimation des coefficients de conversion, ne biaise pas sérieusement la mesure des densités spécifiques.

2.2.2. La diversité des peuplements.

Il est souvent plus pratique, pour exprimer la structure d'un peuplement, d'utiliser une méthode indépendante de tout modèle

(1) Nous tenons à la disposition du lecteur les calculs ayant abouti à cette conclusion.

théorique, ce qui permet d'éviter les difficultés soulevées par les méthodes d'ajustement. Certaines mesures synthétiques, telles la diversité, permettent une interprétation des chiffres directement applicable aux développements récents proposés dans le domaine de l'organisation et de l'évolution des communautés par Hutchin'son (1959, 1965), Margalef (1968, 1969), MacArthur (1965, 1972), Cody (1974) et Pianka (1974) entre autres.

Suivant leur nature, plusieurs indices peuvent être utilisés ; nous ne retiendrons ici que ceux qui intègrent les deux éléments de la composition du peuplement, c'est-à-dire la richesse S et l'expression d'une quantité Q , même si cette dernière n'est pas directement exprimée en nombre d'individus (cf. Godron, 1968 ; Odum, 1971, p. 144 ; J. Daget *et al.* (1972). Des différents indices utilisables, la *diversité informatique* (Ph. Daget, 1975) est la plus couramment utilisée en ornithologie quantitative comme le prouvent les très nombreux travaux qui en font état (MacArthur & MacArthur, 1961 ; Tramer, 1969 ; Cody, 1970 ; Recher, 1969 ; Kricher, 1972 ; Blondel *et al.*, 1973 ; Järvinen & Sammalisto, 1973, etc.).

Les limites et les avantages des indices de diversité informatique ont été discutés d'un point de vue théorique par Piéluo (1966, 1969), Lloyd *et al.* (1968) et Hurlbert (1971) entre autres. Mais, comme le souligne Levins (1966, 1968), on demande moins à un modèle de dire la vérité que de susciter des hypothèses de travail que l'on puisse tester à propos de problèmes importants. A cet égard, MacArthur (1965, 1972) a plusieurs fois insisté sur le fait que la diversité présente peu d'intérêt en soi, mais ne prend une véritable signification que lorsqu'on peut la mettre en relation avec certaines variables écologiques du milieu. C'est dans ce but qu'a été tentée avec succès l'hypothèse d'une relation entre la diversité des peuplements d'oiseaux et la structure des habitats (MacArthur & MacArthur, 1961 ; MacArthur, 1964 ; Recher, 1969 ; Cody, 1970 ; Karr & Roth, 1971 ; Blondel *et al.*, 1973, etc.) ou leur évolution dans le temps (Blondel & Isenmann, 1973 ; Ferry *et al.*, *sous presse*). Margalef (1968), Odum (1969), Kricher (1972) ont également insisté sur l'importance de la diversité dans les mécanismes des successions écologiques. Plus généralement, la diversité est une expression de la fonction des écosystèmes ; elle ne doit pas être considérée comme une propriété instantanée de la communauté mais comme le résultat d'un processus successional. C'est donc dans un sens dynamique qu'il faut la concevoir, par référence au temps ou à l'espace. Järvinen & Sammalisto (1973) ont montré que les différents indices informatiques sont hautement corrélés, ce qui d'un point de vue théorique n'est nullement surprenant, et que c'est l'indice de Shannon-Weaver qui est le plus indépendant de la taille de l'échantillon et du rendement (cf. Blondel, 1965, 1969 ; *efficiency* d'Enemar, 1959). C'est donc cet indice que nous allons utiliser.

La diversité informatique repose sur le calcul des probabilités et mesure la quantité d'information ou « degré d'ordre » contenu dans un système (Margalef, 1968).

On démontre que la quantité d'information apportée par l'ensemble des individus des S espèces du peuplement est :

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \log p_i$$

où S = le nombre d'espèces,

p_i = quantité relative d'individus appartenant à l'espèce i (d_i/D ou $FA_i / \sum FA = FC$).

Si la base des logarithmes est 2, l'unité d'information est le binon ou bit (contraction de *Binary unit*) c'est-à-dire la quantité moyenne d'information qu'apporte chaque individu. Plus H' est élevé, plus le peuplement contient d'information, plus il est divers et moins la chance de prédire correctement l'identité spécifique du prochain individu tiré dans le peuplement est grande. On trouvera dans les travaux de Lloyd *et al.* (1968) et de J. Daget *et al.* (1972) d'utiles indications pratiques sur la façon dont on calcule H' (tableau IX). Les deux images matricielles du peuplement, celle des abondances et celle des fréquences, permettent de

TABLEAU IX

Diversité d'abondance H'A et diversité fréquentielle H'F du peuplement d'oiseaux de la garrigue de Santa Fé (N = 41).

Espèces	d_i (A)	p_i (A)	$\log_2 p_i$ (A)	FA_i	p_i (F)	$\log_2 p_i$ (F)
<i>Lanius excubitor</i>	0,10	0,005	0,035	9	0,044	0,199
<i>Clamator glandarius</i>	0,05	0,002	0,020	7	0,034	0,167
<i>Sylvia melanocephala</i> .	7,44	0,340	0,529	41	0,202	0,466
<i>Sylvia cantillans</i> .	5,80	0,266	0,508	41	0,202	0,466
<i>Sylvia undata</i> ...	1,52	0,069	0,268	34	0,168	0,432
<i>Luscinia megarhynchos</i> .	5,99	0,275	0,513	41	0,202	0,466
<i>Garrulus glandarius</i>	0,95	0,043	0,197	30	0,148	0,407
	$D = 21,85$	1,000	$H'A = 2,070$	203	1,000	$H'F = 2,603$

mesurer $H'A$ et $H'F$ qui intègrent en quelque sorte les valeurs portées dans les lignes et dans les colonnes.

On remarque que $H'F$ est supérieur à $H'A$ et ce, pour tous les peuplements étudiés (colonnes 6 et 11 du tableau II). Puisque le nombre S d'espèces est le même dans les deux expressions de la diversité, les valeurs plus élevées de $H'F$ proviennent d'une meilleure équirépartition des individus dans la méthode fréquentielle. De fait, on voit sur le tableau que les quatre espèces qui sont les moins représentées dans le peuplement apportent beaucoup moins d'information quand les quantités sont exprimées en densité que lorsqu'elles le sont en fréquence. Inversement, les trois espèces qui sont présentes dans 100 % des relevés (*Sylvia melanocephala*, *Sylvia cantillans* et *Sylvia undata*) apportent davantage d'information dans l'expression en densité que dans l'expression fréquentielle. On peut donc en conclure que cette dernière estompe les différences de quantité entre les espèces d'où meilleure équirépartition apparente et par conséquent diversité plus élevée (voir le § suivant).

Le phénomène est très constant car les deux indices $H'A$ et $H'F$ sont hautement corrélés avec $r = 0,99$ ($t = 30,52$ pour 21 d.d.l. ; $P < 0,001$). Ce résultat était prévisible car des deux composants qui entrent dans la fonction de Shannon, quantité et richesse, c'est cette dernière qui exerce le poids le plus important (tableau X), ce qu'a également noté Tramer (1969) qui, en étudiant 267 peuplements nord-américains, a trouvé un coefficient de corrélation $r = 0,972$ entre H' et S . Les variations de diversité sont donc essentiellement dues aux variations de la richesse, l'équirépartition restant assez constante d'un peuplement à l'autre comme nous allons le voir maintenant :

TABLEAU X

Valeurs du coefficient de corrélation entre H' , S et D
pour 23 peuplements d'oiseaux méditerranéens.

	S	D	
$H'A$	0,93	0,78	(Les quatre coefficients sont hautement significatifs)
$H'F$	0,93	0,78	

2.2.3. *L'équirépartition* (= *Equitability* de Lloyd & Ghelardi, 1964).

L'équirépartition J' mesure le degré de réalisation de la diversité maximale potentielle. On démontre que la quantité

maximale d'information, H'_{max} , contenue dans un peuplement de S espèces a lieu quand chacune est représentée sous les mêmes effectifs ; dans ce cas $p_i = 1/S$ et $H' = H'_{max} = \log_2 S$. En revanche, elle est minimale si toutes les espèces sauf une sont représentées par un seul individu. Une collection monospécifique d'individus aura donc une diversité nulle (cf. J. Daget *et al.*, 1972 ; Järvinen & Sammalisto, 1973) car $S = 1$, $p_i = 1$, donc $H' = \log_2 1 = 0$. L'indice d'équirépartition est donc le rapport de la diversité observée à la diversité maximale : H'/H'_{max} c'est-à-dire $H'/\log_2 S$. L'indice d'équirépartition J' sera toujours compris entre 0 (une seule espèce) et 1 (toutes les espèces également distribuées dans le peuplement). De ce fait, plus J' est proche de 1, plus la diversité réalisée se rapproche de la diversité potentielle. Les valeurs de J' relatives à nos peuplements de référence sont portées dans les colonnes 7 et 12 du tableau II. On remarquera que dans la plupart des cas, la valeur de $J'F$ est très élevée puisqu'elle égale ou dépasse 0,9 dans 18 peuplements sur 23. Nous rejoignons ainsi une des conclusions de Tramer (1969) à savoir que la plupart des communautés d'oiseaux réalisent un niveau d'équilibre très élevé dont la constance d'un peuplement à l'autre reste encore inexplicée (voir Kricher, 1972). Tramer (*loc. cit.*) a suggéré que les communautés habitant des milieux « écologiquement imprévisibles » ou « contraignants » (1) c'est-à-dire caractérisés par une grande variabilité des facteurs écologiques ou par la dominance d'un seul facteur, sont moins équilibrées, c'est-à-dire moins bien équiréparties que celles qui vivent dans des milieux plus « prévisibles ». Au crédit de cette hypothèse, remarquons que la plupart des milieux étudiés ici sont forestiers (*sensu lato*), donc assez « prévisibles » sauf les cocciféraires dégradées ; or nous voyons précisément sur le tableau II que ce sont les communautés de ces dernières qui ont les plus faibles équirépartitions (milieux 10, 11, 12, 14). Dans le même ordre d'idée, Blondel & Isenmann (1973) ont montré que la dilatation artificielle et considérable d'une seule dimension de la niche alimentaire des Laro-limicoles de Camargue avait rendu l'écosystème « contraignant » pour cette communauté d'oiseaux, d'où une diminution de son équirépartition qui, de 0,73 en 1956 tombe à 0,54 en 1970 (J' recalculé d'après Blondel & Isenmann, *loc. cit.*).

Si la diversité H' dépend peu de l'intensité d'échantillonnage à partir d'une certaine valeur de cette dernière au-delà de laquelle les espèces très peu abondantes apportent une quantité négligeable d'information (cf. *supra*), l'équirépartition par contre en est largement fonction puisque la diversité maximale qui est le logarithme de la richesse est indépendante des distributions d'abondance. De ce fait, les espèces rares augmentent beaucoup plus

(1) La signification écologique de ces mots est donnée par BLONDEL, 1975.

rapidement la diversité maximale que la diversité observée. On ne peut donc, en toute rigueur, calculer la diversité maximale et par conséquent l'équirépartition que lorsque la pente de la courbe de la richesse cumulée est nulle ($a/N = 0$). Järvinen & Sammalisto (1973) ont ainsi montré que la diversité H' dépend peu du rendement alors que l'équirépartition est négativement corrélée avec lui du fait de l'adjonction d'espèces rares avec l'intensité d'échantillonnage. Nous arrivons aux mêmes conclusions en comparant les courbes d'évolution de H' et H'_{max} pour différentes intensités d'échantillonnages, H'_{max} augmentant plus rapidement que H' .

Un des principaux intérêts de l'indice d'équirépartition est de permettre de comparer les diversités de peuplements n'ayant pas le même nombre d'espèces, c'est-à-dire de voir dans quelle mesure ils s'approchent de la diversité maximale qui correspondrait à l'équilibre le plus stable compatible avec le milieu (Ferry *in litt.*). Il est donc intéressant de tester l'hypothèse d'une relation entre la diversité H' et l'équirépartition J' . Nous avons trouvé une corrélation possible entre ces deux indices avec :

$$r = 0,713 \quad (P < 0,001) \quad \text{entre } H'A \text{ et } J'A,$$

$$r = 0,644 \quad (P < 0,001) \quad \text{entre } H'F \text{ et } J'F.$$

Cela suggère que plus le peuplement est diversifié, plus il tend à être équilibré, c'est-à-dire proche de la diversité maximale théorique. Cette remarque rejoint les conclusions d'Odum (1971 : 252) à savoir qu'au long d'une succession écologique, l'équirépartition croît régulièrement, tout comme l'information que les peuplements accumulent au cours de leur évolution dans le temps.

3. MODALITÉS D'APPLICATION DES RELEVÉS PAR E.F.P.

Puisqu'ils ne permettent pas de connaître les densités, les relevés en présence-absence impliquent par rapport aux relevés en I.P.A. une perte d'information qui ne se justifie que si elle est compensée par d'autres perspectives d'application dont nous verrons quelques exemples au chapitre 4. Nous nous contenterons ici de souligner que l'allègement méthodologique autorise un élargissement de la diagnose des peuplements :

- au niveau systématique, au moins dans certaines limites, car les relevés en présence-absence sont assez souples pour être applicables à tous les groupes et non pas seulement aux Passereaux et familles apparentées pour lesquels ont été développées les méthodes des Plans quadrillés et des I.P.A. ;
- au niveau de l'espace prospecté car l'observateur dispose d'un temps utile bien plus important que pour les autres méthodes de dénombrement, d'où la possibilité d'envisa-

ger une véritable cartographie des espèces et des avifaunes ;

- au niveau du temps car la probabilité de contacter une fois une même espèce au cours de la durée de 20 minutes varie moins d'une saison à l'autre que celle de contacter une proportion constante des individus présents sur la station. En d'autres termes, peu importent les variations dans le temps du coefficient de détection des espèces pourvu qu'il ne soit jamais nul sur un laps de temps de vingt minutes. L'approximation est discutable, mais nous l'admettrons provisoirement ici.

Nous allons nous placer dans l'optique de l'ornithologue de terrain confronté aux problèmes pratiques posés par la réalisation d'un échantillonnage sur un territoire donné.

3.1. *L'échantillonnage des stations.*

L'élargissement des possibilités d'application de la méthode rend délicat le problème du choix des stations, c'est-à-dire du mode d'échantillonnage de l'« univers » à étudier, opération fondamentale si l'on veut se mettre dans les conditions d'application des méthodes statistiques. Nous évoquerons brièvement et de façon concrète ce problème complexe dont les fondements théoriques nécessiteraient de plus amples développements. Rappelons que la superficie de la station — unité élémentaire d'échantillonnage — n'est pas définie par l'observateur contrairement à ce qui se passe pour bien d'autres groupes zoologiques et la végétation ; elle est imposée par l'avifaune.

La « station » comporte une série de cercles concentriques, autant qu'il y a d'espèces, le rayon de chacun d'eux étant égal au rayon de détection de l'espèce, c'est-à-dire en pratique la portée de sa voix. C'est donc l'espèce dotée du plus fort rayon de détection qui détermine l'extension de la *station utile* au centre de laquelle se trouve l'observateur. Les modalités d'échantillonnage sont donc largement fonction des caractères de l'avifaune. L'élargissement de la méthode fréquentielle aux autres groupes que les Passereaux, et notamment à des espèces dont le rayon d'action peut être très grand, repose le problème de l'homogénéité des stations. Lorsque les variables de référence sont d'ordre phytoécologique comme c'est très souvent le cas en ornithologie quantitative, les stations présentent rarement un niveau d'homogénéité satisfaisant, surtout quand les paysages sont très morcelés.

Souvent réelle pour les peuplements de Passereaux (*sensu lato*), cette situation limite est encore plus fréquente quand il s'agit de prendre en compte les plus grandes espèces comme les Rapaces. Dans ces conditions et sauf si l'on dispose de méthodes satisfaisantes et interprétables de diagnose des biotopes très

diversifiés, un échantillonnage représentatif de ces grandes espèces suppose que les variables de référence puissent être *contrôlées* par l'observateur : espace géographique ou temps par exemple.

Dans tous les cas, pour que les observations puissent être traitées statistiquement, le plan d'échantillonnage doit être de nature probabiliste. Dans la pratique, un échantillonnage parfaitement aléatoire est bien souvent irréaliste mais il conviendra de s'en approcher le plus possible.

Nous allons examiner rapidement deux situations simples : celle où les critères d'échantillonnage sont d'ordre *géographique* et celle où ils sont d'ordre *écologique*.

3.1.1. *Cas d'un inventaire géographique et chorologique.*

Lorsque l'objectif est de dresser la liste des espèces d'un territoire et/ou la carte de répartition des espèces sans chercher à établir de relations avec leurs habitats, comme c'est le cas par exemple dans les différents « projets Atlas » actuellement en cours de réalisation en Europe, le plan d'échantillonnage consiste à quadriller le territoire en unités élémentaires à l'aide d'une grille dont la maille est fonction de la taille du territoire, du degré de précision souhaité et de l'effort d'observation que l'ornithologue est en mesure de consentir. Il convient ensuite de tirer au sort, par exemple à l'aide d'une table de nombres au hasard ou par tout autre moyen probabiliste, les stations qui seront l'objet des relevés. Ce mode d'échantillonnage a été utilisé pour le premier exemple du chapitre 4 (§ 4.1.). La grille de référence que nous utilisons dans la région méditerranéenne est calée sur les coordonnées géographiques exprimées en grades dont les amorces figurent sur les cartes de l'I.G.N. ; la maille que nous avons retenue pour l'inventaire à moyenne échelle est de 5 centigrades en latitude et 1 décigrade en longitude, ce qui correspond à des rectangles de 5 km sur 7,2 km. Ces rectangles qui sont au nombre de 16 sur une carte au 1/50 000^e peuvent être eux-mêmes subdivisés pour les études à plus grande échelle. C'est ainsi que pour étudier la répartition des oiseaux du Mont Ventoux, chaque rectangle de référence a été subdivisé en 25 rectangles de 1 centigrade sur 2 centigrades (1 km sur un peu plus de 1,4 km). Ce système présente de nombreux avantages, en particulier celui d'être utilisable par quiconque selon les mêmes normes pourvu qu'il dispose des cartes de l'I.G.N., quelle que soit leur échelle. De ce fait, les données recueillies sont facilement transposables à n'importe quelle échelle dès lors que l'observateur a relevé les coordonnées du rectangle de référence (1). Ce système est précieux lorsqu'on

(1) Par convention, nous identifions chaque rectangle par les coordonnées en centigrades de son coin inférieur gauche (voir figure 7).

désire stocker les observations dans une banque de données ou les regrouper aux fins d'une représentation cartographique à petite échelle. Il n'y a aucun obstacle par exemple à regrouper pour une représentation à petite échelle (1/50 000^e) les données à moyenne échelle des 16 rectangles de référence et celles à grande échelle des 400 « sous-rectangles » que comporte la carte au 1/50 000^e. Il est toujours nécessaire de repérer avec précision chacune des stations en notant leurs coordonnées au milligrade (1 milligrade = 100 m en latitude et environ 140 m en longitude sur la feuille de Carpentras).

L'intensité d'échantillonnage à consentir dans chaque unité de la grille est fonction du degré de précision souhaité. Dans le cas le plus simple où l'objectif est de connaître la richesse de l'avifaune, on pourra arrêter l'échantillonnage quand la pente a/N de la courbe de la richesse cumulée à son avant-dernier point tombe à une valeur égale ou inférieure à un seuil fixé à l'avance, par exemple 0,1 (cf. § 2.1.1.1.).

3.1.2. Cas d'un inventaire écologique.

Soit un « univers écologique » dont on se propose de connaître l'avifaune en fonction de certaines variables écologiques. Par variable nous entendons ici tout facteur du milieu, biotique ou abiotique, susceptible d'agir directement ou indirectement sur la composition et la structure de l'avifaune. Parmi la multitude de variables qui pourraient être prises en considération, contentons-nous ici de citer à titre d'exemple celles que nous utiliserons pour illustrer ces propos : l'*altitude* et la *formation végétale* à laquelle on associera le nom de *l'espèce dominante*.

Comme dans le cas précédent où le seul critère retenu était géographique, on pourrait procéder sur cet univers écologique à un échantillonnage strictement aléatoire, donc entièrement probabiliste, qui présenterait l'avantage d'être objectif donc à l'abri de toute intervention arbitraire de l'observateur. De plus, un tel procédé donnerait à chaque espèce et à chaque communauté une importance directement proportionnelle à sa représentation réelle sur le terrain. En revanche, dans l'hypothèse hautement probable où chacune des valeurs prise par la variable ne serait pas également représentée dans l'espace, un tel procédé serait extrêmement coûteux car le nombre de relevés à placer sur l'univers devrait être dicté par la valeur de la variable qui est représentée sur la plus faible surface.

Pour contourner cette difficulté tout en restant autant que possible à l'abri de la part d'arbitraire dans le choix des stations, l'ornithologue peut tirer parti des procédés d'échantillonnage progressif dont le principe et les avantages ont été discutés par

Godron (1968). Sans chercher à justifier ici les avantages méthodologiques liés au qualitatif « progressif », ce mode d'échantillonnage consiste à découper l'univers écologique en « strates d'échantillonnage » dont le nombre et la nature sont fonction de critères écologiques connus et identifiables dont on veut précisément étudier le rôle sur l'avifaune.

L'opération consiste donc à utiliser les connaissances préalablement acquises sur le milieu et non pas intuitivement pressenties afin de découper le territoire en sous-zones « homogènes » qui seront ensuite échantillonnées séparément par un procédé probabiliste.

Dans la pratique, les documents les plus directement utilisables pour l'ornithologue sont les cartes de végétation ou, à défaut, les photographies aériennes qui permettent souvent de stratifier l'univers de façon satisfaisante. Dans chacune des strates ainsi définies et supposées homogènes sous le rapport de la structure de la végétation, on procède alors à un échantillonnage aléatoire dont on peut fixer l'intensité par les méthodes statistiques usuelles. L'avantage de ce procédé est d'accorder à chaque strate un même effort de recherche, quelle que soit son extension spatiale. On évite ainsi l'inconvénient qui ne manquerait pas de se produire en cas d'échantillonnage strictement aléatoire, d'une sous-représentation des strates peu représentées dans l'univers et d'une sur-représentation des strates largement répandues.

En raison de la superficie de chaque station qui peut atteindre 5 ha correspondant à un rayon d'action de 130 m environ, une strate ne peut être retenue dans le plan d'échantillonnage que si elle est au moins égale à cette superficie et même davantage pour éviter l'effet de lisière. Ce critère de superficie est fondamental à prendre en considération au moment du plan d'échantillonnage car il élimine bien des paysages ne répondant pas au critère d'homogénéité de la variable écologique étudiée. Dans les paysages morcelés et hétérogènes, on éprouve souvent de grandes difficultés à trouver des strates homogènes sur une surface assez grande. Nous admettrons comme homogène une strate dans laquelle toutes les stations ont la même probabilité de contenir chacune des espèces du peuplement. Plusieurs moyens nous permettent *a posteriori* d'évaluer le niveau d'homogénéité d'une strate écologique. Godron (1970) a proposé un modèle basé sur les probabilités d'apparition des différentes espèces en fonction de leur fréquence le long d'une série de relevés. Ce processus conduit à analyser l'homogénéité de l'ensemble des stations et par conséquent du peuplement qui s'y rapporte. De leur côté, J. Daget *et al.* (1972) font remarquer que l'hypothèse d'homogénéité peut être vérifiée par l'analyse des distributions d'abondances. Si ces dernières permettent de définir une distribution log-normale, on aura de sérieuses chances que l'échantillon a été prélevé dans un milieu

homogène *sous le rapport des facteurs auxquels les oiseaux réagissent*. C'est ainsi que dans l'exemple cité plus loin (§ 4.3.) l'ajustement significatif de 10 sur 11 des distributions observées au modèle log-normal de Galton tend à indiquer que chaque échantillon a été prélevé dans un milieu homogène. En fait, ainsi que nous l'avons vu plus haut (§ 2.2.1.) un ajustement significatif ne peut tout au plus indiquer qu'une tendance en raison : 1) du manque de puissance du test de Kolmogorov-Smirnov et 2) de la grande similitude des distributions d'abondances des peuplements d'oiseaux forestiers. En réalité, comme le fait très justement remarquer Ferry (*in litt.*), la critique qu'on peut faire à cette méthode — et elle nous a déjà été faite — c'est que si les connaissances préalablement acquises sur le milieu sont objectives, elles n'en sont pas moins *partielles*. De ce fait nous négligeons le reste de l'environnement qui ne saurait figurer au moment des conclusions puisque nous ne l'avons pas pris en compte dans les informations de départ. Cette lacune est d'autant plus grave qu'en pratique, dans la nature, il y a beaucoup sinon une majorité de milieux hétérogènes à l'échelle où nous nous plaçons. Jusqu'à présent, nous avons tourné la difficulté en choisissant de dénombrer uniquement dans des milieux « assez homogènes ».

Nous donnerons dans le chapitre 4 deux exemples d'échantillonnage stratifié, l'un se rapportant à la variable altitude (stratification réalisée sur fond topographique de carte I.G.N. au 1/20 000^e), l'autre en fonction des groupements végétaux (stratification réalisée sur la carte de la végétation du Mont Ventoux levée par Gobert & Pautou, 1969).

3.2. *Les relevés d'avifaune.*

Soit un « rectangle géographique » ou une « strate écologique » dans lesquels ont été tirées au sort x stations. Chacune d'elles sera l'objet d'un seul relevé réalisé sur point fixe pendant une durée de *vingt minutes*, chacun de ces relevés correspondant à une colonne sur le tableau espèces-relevés. Pour bien préciser les choses, rappelons que si la méthode des *I.P.A.* est employée, l'unité d'échantillonnage est la résultante de deux relevés partiels (1 *I.P.A.* unité = 2 *I.P.A.* partiels) réalisés au même point de part et d'autre d'une date charnière (Fig. 5) qui, selon les conventions que nous avons retenues (cf. Blondel *et al.*, 1970), divise la saison de reproduction en deux époques, l'une qui correspond au maximum d'activité des nicheurs précoces, l'autre à celui des nicheurs tardifs.

Si la méthode est celle des *Echantillonnages Fréquentiels Progressifs (E.F.P.)* un seul et unique sondage sera effectué sur chaque station.

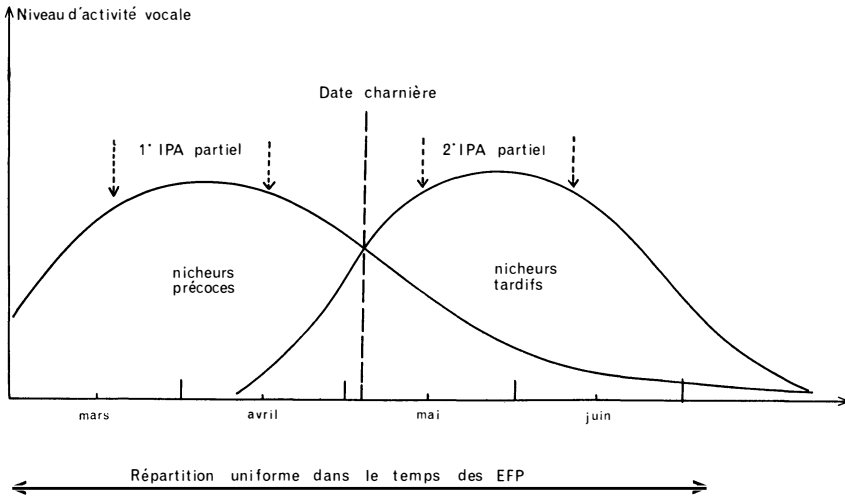


Figure 5. — *Modèle illustrant les différences de modalités d'application de la méthode des I.P.A. et de celle des E.F.P. en fonction du développement de la saison de reproduction (la position de la « date charnière » peut varier suivant le milieu et les années).*

Par rapport aux I.P.A., les principales caractéristiques des sondages par E.F.P. concernent les points suivants :

- 1) L'observateur ne relève sur la station que la liste des espèces qu'il détermine, quelle que soit l'abondance de chacune. Chaque relevé ne donne donc que la composition qualitative instantanée du peuplement. Toutes les espèces doivent être notées, mais il convient souvent de distinguer les espèces à très grand rayon d'action (c'est-à-dire tout ce qui n'est pas Passereaux, Pics ou Pigeons) qui apportent une information précieuse pour un inventaire qualitatif et géographique mais ne sauraient toujours être prises en compte dans une analyse des relations entre l'avifaune et son biotope pour des raisons évidentes d'homogénéité de la station, lorsque les paysages géobotaniques sont très morcelés. Ce point important sera abordé plus en détail dans un travail complémentaire qui abordera le problème de la diagnose des habitats. En tout état de cause, ces grandes espèces ne constituent jamais qu'une très faible proportion du peuplement.
- 2) Le fait de ne réaliser qu'un seul relevé sur la station pose le problème de la représentativité dans le temps de l'échantillon. Il est évident que pour que la probabilité de contact avec chaque espèce, qu'elle soit un nicheur pré-

coce ou un nicheur tardif, soit proportionnelle à sa fréquence réelle dans le milieu, il est nécessaire de disperser sur l'ensemble de la saison de reproduction la série de relevés qui constituent l'échantillon (Fig. 6). Un plan d'échantillonnage idéal devrait comporter le tirage au sort de l'ordre dans lequel chaque station (elle-même tirée au sort) sera dénombrée au cours de la saison de reproduction. Pour des raisons évidentes d'économie de temps, il n'est pas possible de le faire, mais nous prenons soin de répartir le mieux possible dans le temps et dans l'espace les « paquets de points » que nous visitons à chaque séance.

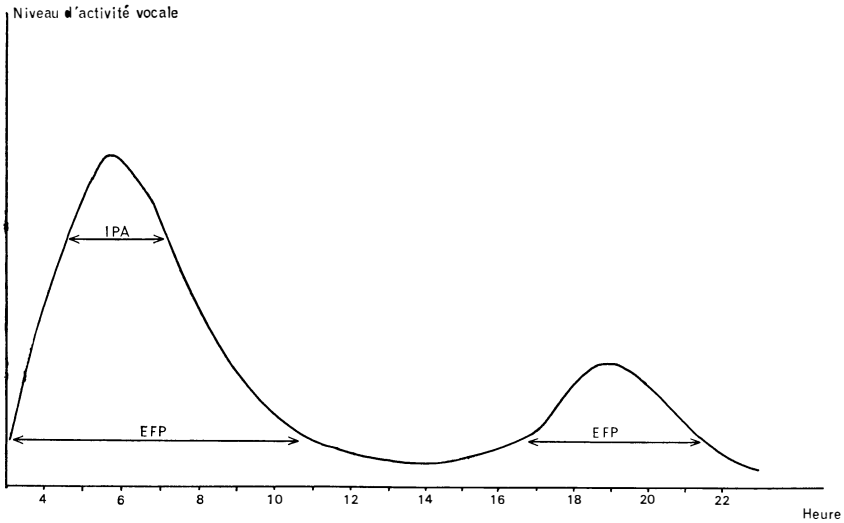


Figure 6. — Modèle montrant l'augmentation de la durée journalière utile d'application des sondages fréquents par rapport à celle de la méthode des I.P.A. (mois de juin).

- 3) Le fait d'opérer en « présence-absence » allonge considérablement dans la journée la durée utile de travail sur le terrain. En effet, si les oiseaux se manifestent davantage à l'aube (c'est le « concert matinal »), ce qui nous oblige à ne travailler en I.P.A. que dans les deux heures qui suivent le lever du jour, il n'empêche que la probabilité d'avoir au moins un contact avec chaque espèce au cours de vingt minutes d'écoute reste élevée une bonne partie de la journée, d'où une multiplication du nombre de relevés : en pratique 8 à 10 au lieu de 4 I.P.A. unités (Fig. 6). Comme Robbins & van Velzen (1970), nous avons vérifié que le nombre de contacts par espèce et par unité

de temps d'observation diminue beaucoup plus vite au cours de la journée que le nombre d'espèces contactées au moins une fois au cours de la durée d'écoute.

- 4) Les causes de dérangements extérieurs et notamment les bruits parasites qui hypothèquent parfois sérieusement les comptes en *I.P.A.* sont très atténuées ici. En ville, par exemple, cette méthode paraît particulièrement indiquée (Gallner & Marchetti, *com. or.*).

Pour conclure ce chapitre, nous dirons que l'une des principales caractéristiques des sondages fréquentiels est leur haut niveau de standardisation qui autorise une application plus rigoureuse des méthodes statistiques. Les facteurs d'appréciation personnelle liés à l'estimation du nombre d'individus présents sur la station et à leur localisation dans l'espace n'existent plus ici tout comme est supprimée la cause importante d'erreur liée au calcul des coefficients de conversion pour la mesure des densités spécifiques. Nous ajouterons enfin que l'allongement de la durée utile du travail de terrain augmente les probabilités de contact des espèces les plus rares, d'où la possibilité d'obtenir plus rapidement et plus facilement une image plus conforme à la réalité de la composition et de la structure des peuplements d'oiseaux.

Il convient en revanche de souligner que si l'*I.P.A.* constitue une mesure qui peut s'interpréter en soi, un sondage fréquentiel ne peut s'interpréter que *collectivement* avec d'autres. Sur le plan théorique, la nuance est importante et nécessite que soient bien précisées les conditions d'échantillonnage ayant présidé à la localisation de l'ensemble des stations.

Un raffinement de la méthode actuellement à l'essai consiste à fractionner la durée standard de vingt minutes en quatre unités de cinq minutes *accolées les unes aux autres dans le temps et dans l'espace*. Pour chaque unité d'échantillonnage de vingt minutes, nous disposerons ainsi de quatre listes d'espèces qui autoriseront une analyse statistique plus puissante des résultats.

4. QUELQUES APPLICATIONS DE LA MÉTHODE D'E.F.P.

Nous allons illustrer nos propos à l'aide de trois exemples concrets d'application de la méthode des sondages fréquentiels. Ces exemples sont empruntés à un travail d'ensemble actuellement en préparation sur les communautés du Mont Ventoux. Nous n'en extrayons ici qu'une petite partie sans insister sur l'interprétation biologique qui sera développée ailleurs.

4.1. *Etude de l'inventaire qualitatif et de la répartition géographique des espèces.*

L'inventaire avifaunistique et chorologique a été effectué à grande échelle sur un territoire de 114 km² couvrant un peu plus

des 2/3 du massif. Les cartes au 1/20 000^e de l'I.G.N. (cartes de Vaison-la-Romaine 6 et 7) ont été quadrillées à partir des coordonnées géographiques comme indiqué plus haut (§ 3.1.1.) en quatre rectangles de référence de 5 km sur 7,2 km ; les coordonnées de deux d'entre eux sont indiquées sur la figure 7. Comme on se proposait ici de faire un inventaire à grande échelle, chaque rectangle a été lui-même subdivisé en 25 sous-rectangles de 1 km sur 1,4 km. Sur les 100 sous-rectangles ainsi définis, les deux rangées sud des cartes (20 sous-rectangles) ont été écartées de l'étude car extérieures au massif proprement dit. Un échantillonnage aléatoire a été réalisé sur les 80 autres (Fig. 7) en superposant sur chaque demi-carte au 1/20 000^e (qui correspond à 1 rectangle de référence) une feuille comportant 962 nombres uniformément répartis tous les centimètres (soit 200 m sur le terrain). Quatre cents de ces points ont été tirés au sort, à l'aide d'une table de nombres au hasard (nous avons utilisé celle de Schwartz, 1963, p. 278-279). Sur ces quatre cents points, 310 ont été l'objet d'un relevé.

Les opérations de terrain ont été effectuées en 1972, 1973 et 1974 entre le 15 avril et le 30 juin. Le matériel original peut faire l'objet de très nombreuses analyses d'ordre chorologique et biogéographique notamment, mais nous nous bornerons ici à n'évoquer que deux points.

4.1.1. La richesse totale de l'ensemble du territoire.

Au cours des 310 relevés qui constituent tous ensemble à l'échelle de la totalité du territoire l'échantillon de référence, 84 espèces nicheuses ont été contactées dont 8 seulement ont une fréquence égale à 1. Ces dernières comprennent trois Rapaces nocturnes (Hibou grand-duc *Bubo bubo*, Chouette chevêche *Athene noctua*, Chouette de Tengmalm *Aegolius funereus*) dont la fréquence aurait sans doute été supérieure si nous avions réalisé des relevés nocturnes, deux espèces rupicoles (Martinet alpin *Apus melba*, Hirondelle des rochers *Hirundo rupestris*) et trois espèces plus ou moins anthropophiles liées aux milieux cultivés et habités du piémont (Hirondelle de fenêtre *Delichon urbica*, Bruant proyer *Emberiza calandra*, Moineau friquet *Passer montanus*) qui ne constituent qu'une petite partie du territoire. Si on laisse de côté les trois Rapaces nocturnes qui ont été contactés « par raccroc », tous les relevés ayant été faits de jour, l'échantillon pourrait permettre de dessiner la courbe de la richesse cumulée de l'avifaune et sa pente à son avant-dernier point. Dans le cas présent on a :

$$S_{N-1} = S_N - a/N = 84 - 5/310 = 84 - 0,016 = 83,98.$$

On peut donc considérer que l'inventaire qualitatif de l'avifaune est réalisé avec une précision suffisante puisque à ce stade,

il faudrait théoriquement réaliser 100 relevés supplémentaires pour ajouter 1,6 nouvelle espèce à la liste. Notons que ce résultat précis et objectif a été obtenu moyennant un coût relativement modéré : 103 heures de dénombrement proprement dit (auxquelles il faut cependant ajouter les déplacements souvent fort difficiles dans ces terrains accidentés).

En fait, cette analyse de la richesse de l'ensemble du territoire ne serait pleinement satisfaisante que dans l'hypothèse où toutes les espèces sont *également réparties* sur l'espace considéré, ce qui n'est évidemment pas le cas. Un exemple typique nous est fourni par les deux espèces rupicoles de fréquence 1 (*Apus melba* et *Hirundo rupestris*) : elles ont toutes les deux été contactées au cours du même relevé qui fut réalisé auprès d'une des rares falaises du massif. *Accidentelles* à l'échelle du territoire étudié, ces espèces sont par contre *constantes* dans leur biotope. Cet exemple illustre de façon concrète la différence fondamentale entre échantillonnage aléatoire tel que nous l'avons pratiqué ici et échantillonnage stratifié : le premier rend compte des probabilités de rencontre de chaque espèce en fonction de l'espace prospecté, quelle que soit la nature du biotope, alors que le second rend compte de cette probabilité de rencontre en fonction des critères qui ont présidé à la définition des « strates écologiques ». Les deux modes d'échantillonnage répondent à une approche différente de l'étude de la répartition des espèces.

4.1.2. Cartes de répartition des espèces.

Chacun des sous-rectangles définis plus haut a reçu en moyenne 3,87 relevés, ce qui est bien entendu insuffisant pour permettre de connaître avec précision l'avifaune de chacun. La pente moyenne de la courbe de la richesse cumulée pour 72 sous-rectangles est en effet de $1,52 \pm 0,17$. On voit tout de suite que l'intensité d'échantillonnage doit être fonction de l'échelle à laquelle on travaille puisque au fur et à mesure qu'on regrouperait les sous-rectangles, la valeur de a/N diminuerait pour finalement atteindre la valeur de 0,016 que nous avons trouvée pour l'ensemble du territoire. Par ailleurs, à certains sous-rectangles ont été ajoutées les données de dénombrements en I.P.A. après conversion en fréquences alors que d'autres n'ont reçu que 1 ou 2 relevés seulement d'où un manque d'homogénéité dans l'échantillonnage plus élevé que le voudrait le hasard.

La figure 7 illustre le mode de répartition de quatre espèces avec indication des fréquences centésimales rangées en cinq classes. Cette expression semi-quantitative de la répartition nous paraît rendre compte avec beaucoup de finesse de la situation réelle même si chaque sous-rectangle pris individuellement est insuffisamment échantillonné car, l'un dans l'autre, les erreurs

paraissent se compenser et il est fort peu probable qu'un échantillon plus grand modifie sérieusement ces schémas de répartition ; tout au plus les précisera-t-il.

On notera en particulier les différences de *preferendum* altitudinal entre la Mésange charbonnière *Parus major* surtout fréquente dans les basses et moyennes altitudes et la Mésange

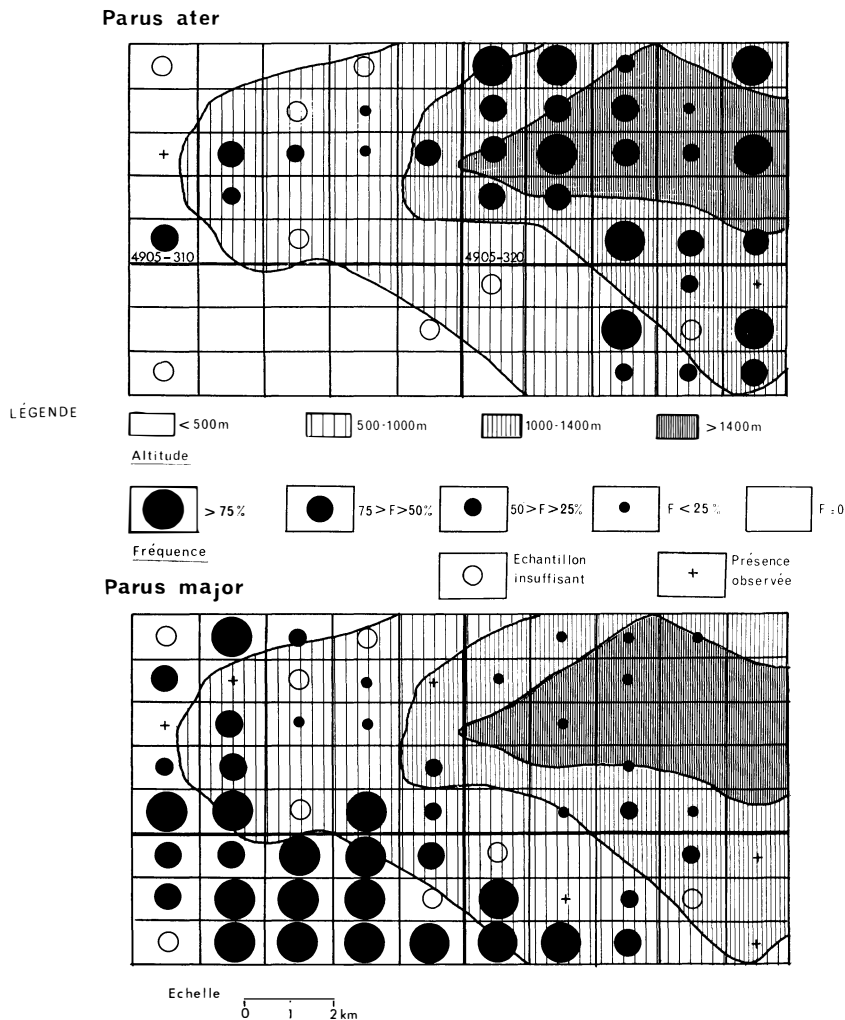
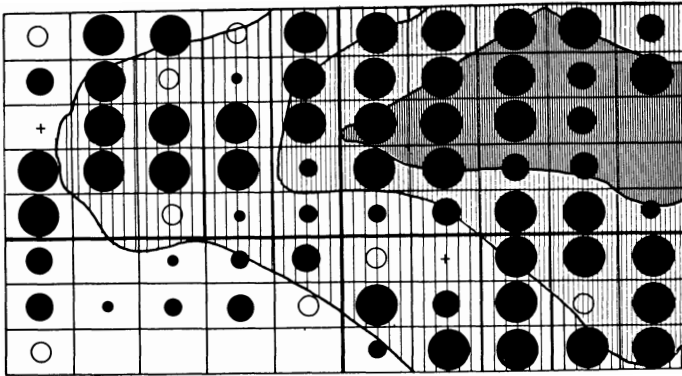


Figure 7. — Cartes de distribution semi-quantitative (en 5 classes de fréquence) de quatre espèces d'oiseaux dans le Mont Ventoux. Les rectangles de référence (cf. texte) sont soulignés par des traits gras ; deux d'entre eux sont codés sur la carte de la Mésange noire *Parus ater* par leurs coordonnées en grades. Chaque rectangle a été lui-même subdivisé en 25 « sous-rectangles » de 1 km × 1,4 km.

Fringilla coelebs



Anthus spinoletta

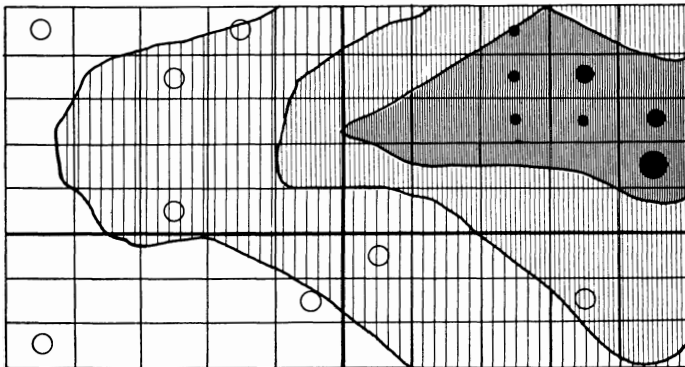


Figure 7. — Suite

noire *Parus ater* qui prend son relais aux altitudes plus élevées et dont les fréquences les plus élevées épousent très étroitement la forme arquée de la ligne de crête du Ventoux. Nous retrouverons cette différence d'amplitude d'habitat dans le paragraphe suivant.

Quant au Pinson *Fringilla coelebs* et au Pipit spioncelle *Anthus spinoletta*, leurs cartes de répartition rendent très bien compte de la quasi ubiquité du premier, sauf dans la partie sud-

ouest du territoire très dégradée et qui n'a jamais été reboisée, et l'étroite localisation du second sur les pelouses sommitales (voir Fig. 7).

4.2. *L'amplitude d'habitat en fonction de l'altitude.*

L'extension altitudinale du Mont Ventoux étant de 1 500 m environ entre le piémont et le sommet (1 912 m), il était intéressant de préciser la façon dont les oiseaux réagissent à ce paramètre. Notre matériel original de 310 relevés nous a permis de le faire en découpant l'amplitude de la dénivelée en 8 tranches de 200 m d'extension et de comparer les fréquences centésimales que les espèces présentent dans chacune.

On remarquera que ce découpage revient à réaliser un échantillonnage stratifié de l'univers écologique sur la base du critère d'altitude. Un tel échantillonnage aurait voulu que chaque « strate », c'est-à-dire chaque tranche d'altitude, reçoive en moyenne la même allocation en relevés. Comme nous avons fait cette étude sur la base de nos 310 relevés tirés au sort sur l'ensemble du massif et que toutes les tranches d'altitude n'ont pas la même extension spatiale, les deux tranches les moins étendues (altitude inférieure à 400 m et altitude supérieure à 1 600 m) sont sous-représentées par rapport aux autres (Fig. 8). Nous aurions pu corriger cette différence en tirant de nouveaux points dans ces deux tranches sous-échantillonnées, mais l'analyse des résultats nous a montré que l'opération n'était pas nécessaire.

Nous nous trouvons ici dans la situation favorable où un échantillonnage strictement aléatoire peut à peu près satisfaire aux exigences de l'étude d'un phénomène biologique en fonction d'une variable écologique.

La figure 8 illustre quelques exemples de profils écologiques pour la variable considérée. Pour chaque profil, figurent en ordonnée le nombre de tranches d'altitude habitées par l'espèce et en abscisse la fréquence centésimale réalisée c'est-à-dire sa probabilité d'occurrence dans chacune. Ces deux éléments, nombre de tranches habitées et fréquences, permettent de calculer la quantité d'information apportée par le profil pour les différents états que peut prendre la variable altitude. Nous dénommerons « amplitude d'habitat (AH) pour le facteur étudié (= *niche breadth* des auteurs anglo-saxons) cette quantité d'information qui est donnée par la formule :

$$AH = {}_e H' x$$

où H' est la fonction de Shannon dans laquelle p_i est la proportion des fréquences de l'espèce trouvée dans la tranche i et x le nombre total de tranches. En calculant H' avec les logarithmes naturels et en le multipliant par le rapport des logarithmes du nombre

de classes habitées au nombre total de classes x , ${}_e H^x$ variera toujours entre 1 (une seule classe habitée) et le nombre total de classes si l'espèce présente les mêmes fréquences dans chacune.

Dans le présent exemple où le nombre de classes est 8 et la variable étudiée l'altitude, (a) nous aurons :

$AH_a = {}_e H^8$ qui sera toujours compris entre 1 et 8 : $1 \leq {}_e H^8 \leq 8$ (voir Harris in MacNaughton & Wolf, 1973 et Ferry *et al.*, sous presse).

Les valeurs de AH_a sont indiquées pour chaque espèce sur la Fig. 8. Elles montrent par exemple que les espèces localisées au sommet du Mont Ventoux (Pipit spioncelle) ou au contraire aux basses altitudes (Fauvette mélanocéphale *Sylvia melanocephala*) ont une faible amplitude d'habitat, respectivement 1,19 et 1,40 qui sont très proches du minimum, alors que d'autres présentent une amplitude bien plus élevée. C'est ainsi que le maximum observé est atteint par le Pinson que nous avons qualifié plus haut d'ubiquiste ; de fait, il a été rencontré dans les 8 classes et sa bonne équirépartition lui permet d'atteindre une amplitude d'habitat de 7,03, proche du maximum. Nous verrons dans un autre travail que l'élargissement spatial de l'habitat du Pinson est récent dans le Ventoux car consécutif aux gigantesques travaux de reboisement (en Conifères notamment) qui l'ont favorisé comme bien d'autres espèces au détriment de certaines autres.

Nous avons représenté également les profils écologiques et l'amplitude d'habitat des 6 Fauvettes rencontrées dans le Ventoux. La Fauvette à tête noire *Sylvia atricapilla* taxée par nous d'ubiquiste en Provence (Blondel, 1970) présente en effet la plus large amplitude ($AH_a = 5,49$) : 7 tranches d'altitude sur 8 sont habitées et son équirépartition est élevée. A l'inverse, la Fauvette mélanocéphale qui est ici à la limite nord de son aire de répartition n'habite guère que le piémont de la montagne (sous-série inférieure du Chêne vert de Gobert & Pautou, 1969, p. 166), d'où sa faible amplitude d'habitat. Quant aux Fauvettes orphée *S. hortensis*, passerinette et pitchou *S. undata*, espèces caractéristiques de l'étage méditerranéen (Blondel, *loc. cit.*), elles ont ici leur optimum dans la tranche 400 - 600 m, correspondant aux sous-séries inférieure et supérieure du Chêne vert (Gobert & Pautou, *loc. cit.*). La Fauvette grisette *S. communis* enfin, d'origine biogéographique européen-turkestanienne (Voous, 1960) est rare en région méditerranéenne, elle ne se rencontre que plus haut en altitude, dans l'étage collinéen.

Cette application concrète de la méthode d'E.F.P. exprime avec précision et concision cet aspect fondamental de la biologie des animaux qu'est leur degré d'extension le long d'un gradient de valeurs que peut prendre une variable écologique. Nous avons étudié ici l'altitude mais les mêmes calculs pourraient aussi bien

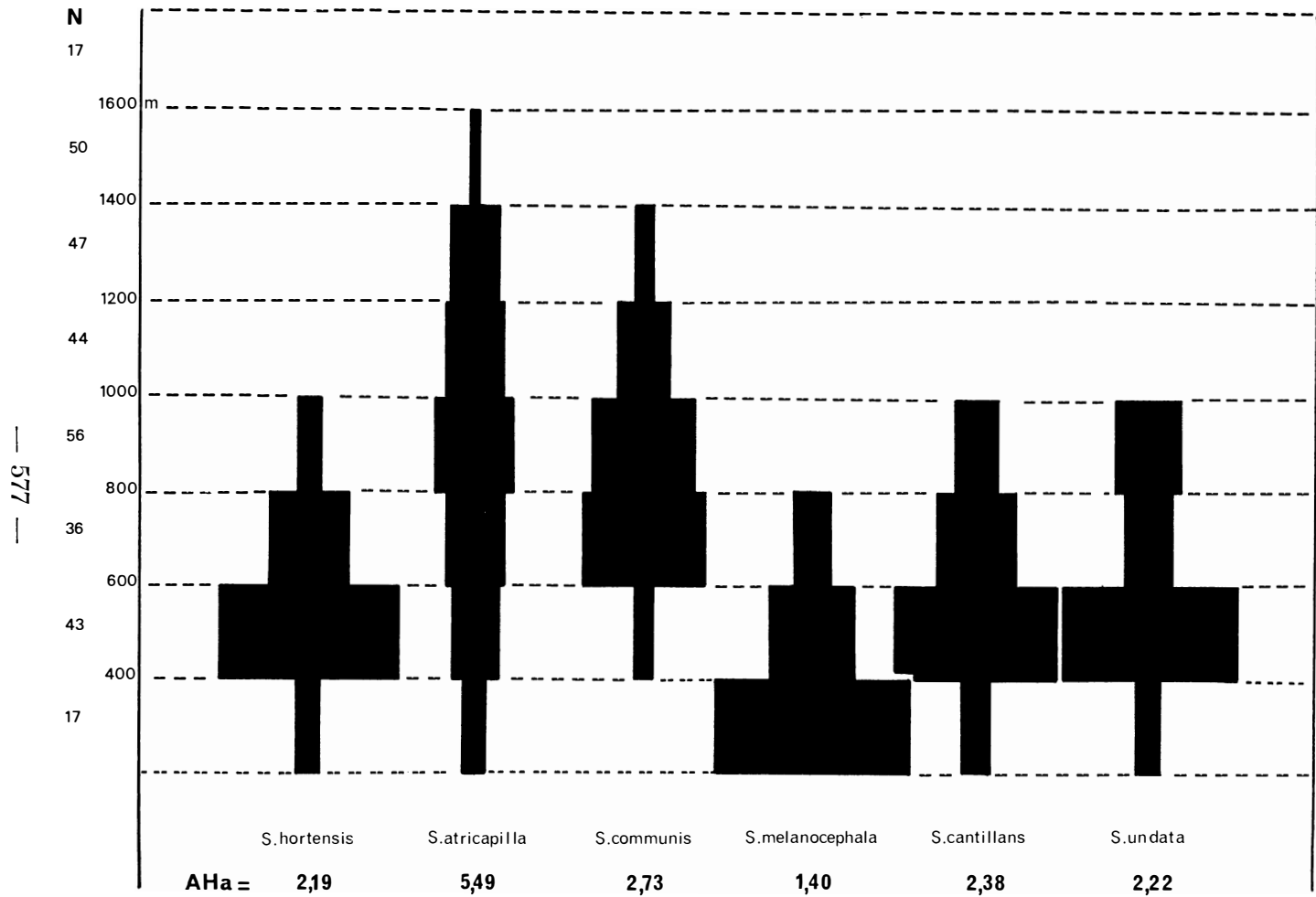


Figure 8. — Profils écologiques et amplitude d'habitat (AH_a) pour la variable altitude de quelques oiseaux du Mont Ventoux ; voir texte. (N = nombre de relevés par classe d'altitude.)

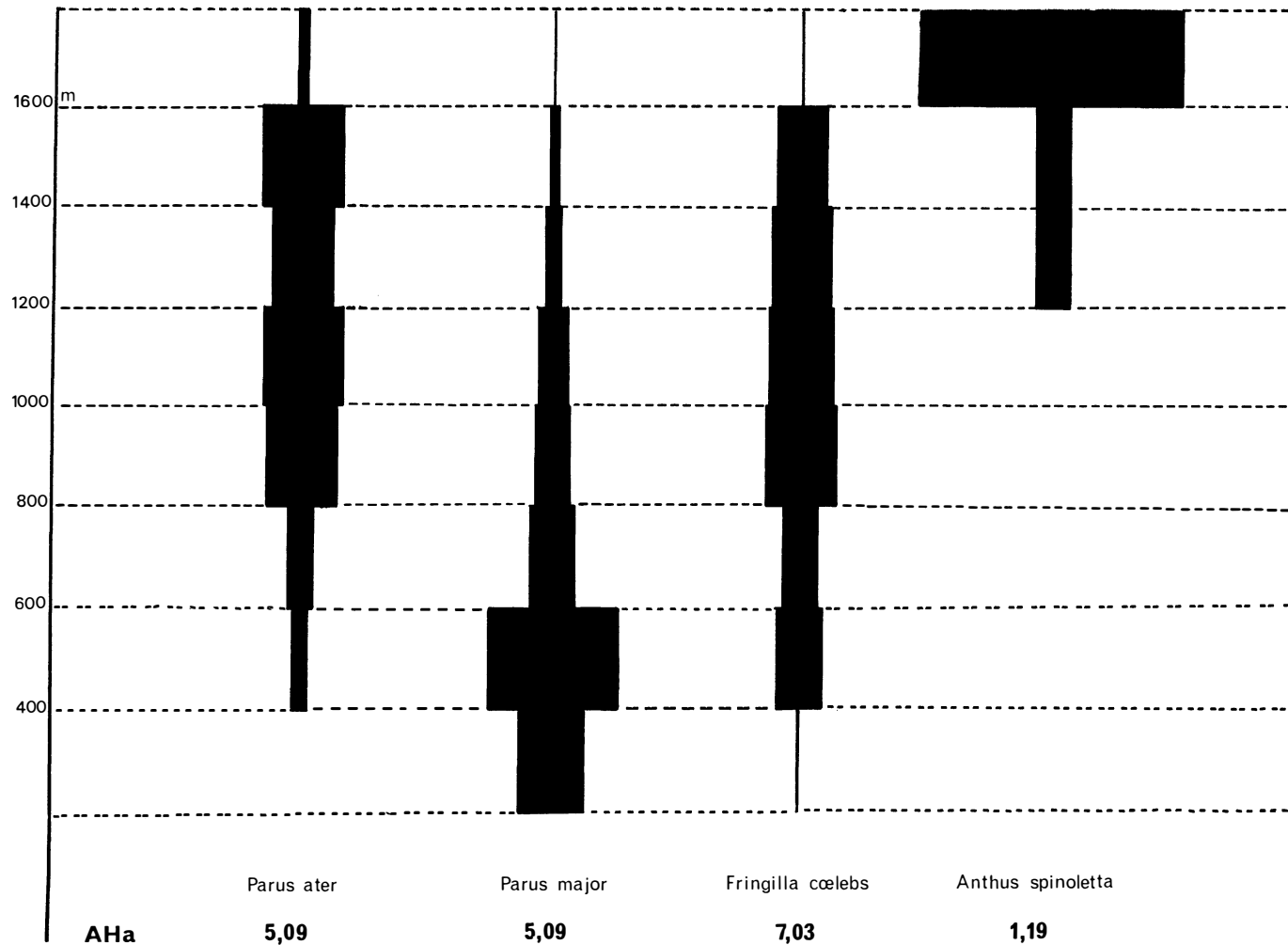


Figure 8. — *Profils écologiques et amplitude d'habitat (AH_a) pour la variable altitude de quelques oiseaux du Mont Ventoux · voir texte. (N = nombre de relevés par classe d'altitude.)*

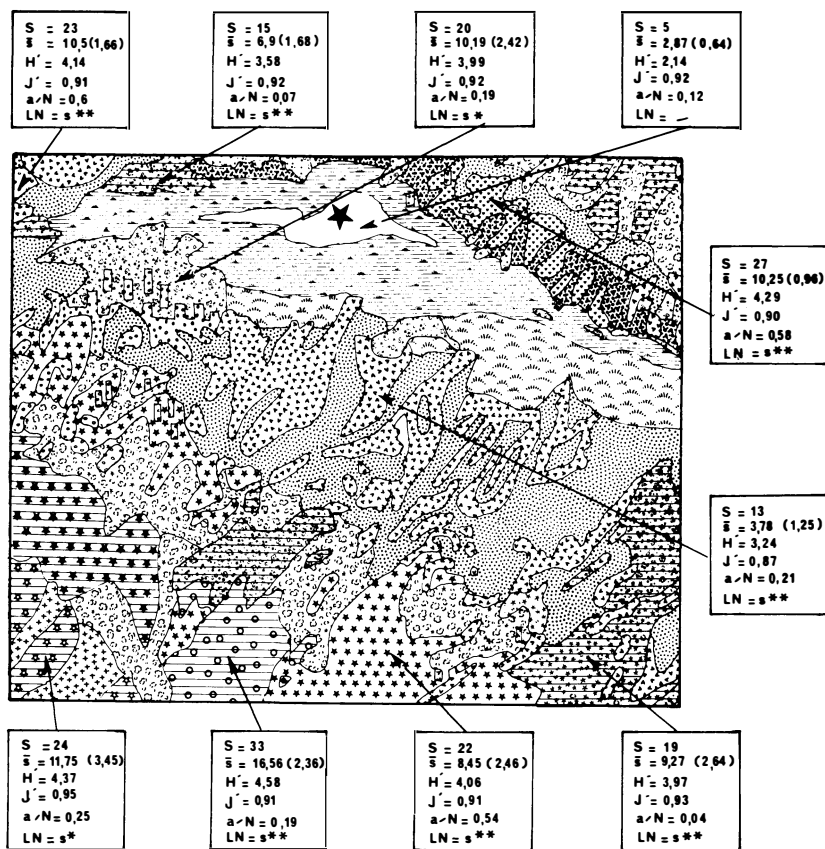
être faits pour toute autre variable mesurable (voir en particulier Ferry *et al.*, *sous presse*). Nous verrons ailleurs comment élargir ces recherches au niveau du peuplement grâce à la construction des matrices de communauté qui permettent d'aller plus loin en mesurant notamment les chevauchements de niche (= *niche overlap*) qui ouvrent la porte à une analyse précise des modalités de partage de l'espace écologique entre les différentes espèces du peuplement.

4.3. *La structure des peuplements d'oiseaux en fonction des formations végétales.*

Notre troisième exemple portera sur l'examen de la réponse des caractères collectifs des peuplements d'oiseaux à quelques variables phytologiques du territoire prospecté, ce qui revient à formuler un diagnostic de l'avifaune en fonction de son environnement végétal. Nous avons donc procédé à un échantillonnage stratifié du territoire en utilisant les documents géobotaniques disponibles au moment de l'élaboration du plan d'échantillonnage, et plus particulièrement la carte des séries de végétation levée par Gobert & Pautou (1969). Sur chaque strate d'échantillonnage retenue (1), 10 dans l'exemple de la Fig. 9, un échantillon de *N* relevés fréquentiels a permis de mesurer pour chaque peuplement : 1) la composition, c'est-à-dire la richesse totale et la richesse moyenne dont le niveau de précision est dans chaque cas indiqué par la valeur de la pente du dernier segment de la courbe de la richesse cumulée ; 2) la structure, à savoir la diversité informatique, l'équirépartition et le niveau d'ajustement de la distribution des fréquences au modèle log normal de Galton. Ces paramètres figurent sur l'encart se rapportant à chaque formation (Fig. 9).

Bien qu'encore au stade expérimental, cette représentation synthétique du diagnostic des communautés d'oiseaux est une première approche en vue d'une cartographie écosystématique qui intègre une des composantes de la zoocénose à son support phyto-écologique. Soulignons ici que cette représentation cartographique d'unités synthétiques ne prétend pas représenter tous les caractères de la faune mais seulement quelques propriétés globales de l'assemblage des espèces. C'est ainsi que nous pourrions, pour chaque formation, procéder à une analyse détaillée du peuplement sous le rapport de l'identité des espèces, de leur diversification trophique et des normes de réaction de chacune aux variations de son habitat. Une telle analyse dépasserait le

(1) Les cartes des séries de végétation ne rendant pas compte de la structure, critère fondamental pour l'ornithologue, nous avons dû éliminer de façon quelque peu arbitraire les stations jugées par nous trop hétérogènes.



LÉGENDE

- | | |
|--------------------------------------------|-------------------------------------------------|
| Éboulis, pelouses | Taillis de Chênes pubescents |
| Pineraie de Pins à crochets | Taillis de Chênes pubescents en reboisement |
| Pineraie de Pins à crochets en reboisement | Lande (série du Chêne pubescent) |
| Lande à Genévrier commun prostré | Pineraie de Pins sylvestres |
| Lande à Genévrier commun | Pineraie de Pins noirs d'Autriche (reboisement) |
| Hêtraie - Sapinière | Cédraie (reboisement) |
| Lande (Hêtraie - Sapinière) | Taillis de Chênes verts en reboisement |
| Hêtraie | Lande (série du Chêne vert) |
| Lande (Hêtraie) | |

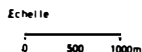


Figure 9. — Composition et structure des peuplements d'oiseaux de 10 formations végétales du Mont Ventoux. L' « univers écologique » a été stratifié à partir de la carte de végétation de GOBERT & PAUTOU (1969) dont le carton représenté ici est une copie simplifiée. Dans chacun des encarts figurent les paramètres suivants : S = richesse totale, \bar{s} = richesse moyenne avec son écart-type, H' = diversité informatrice, J' = équirépartition, a/N = pente de la courbe de la richesse cumulée à son segment distal, LN = ajustement au modèle lognormal de Galton (s* = significatif à 5 %, s** = significatif à 1 %).

L'étoile matérialise le sommet de la montagne (1 912 m) tandis que l'altitude du coin inférieur gauche du carton est de 620 m (voir les plages hypsométriques sur la figure 7) : tous les étages bioclimatiques sont ainsi représentés, de l'étage méditerranéen (série du Chêne vert *sensu* OZENDA) à l'étage pseudo-alpin (éboulis et pelouses).

cadre de cet article et sera reprise dans un autre travail où seront discutées : 1) les caractéristiques biogéographiques de chaque peuplement ; c'est ainsi que nous reprendrons sur des bases chiffrées les conclusions d'ordre qualitatif énoncées dans un travail précédent (Blondel, 1970) ; 2) les relations entre la structure des paysages végétaux et la structure des peuplements d'oiseaux dont quelques résultats préliminaires ont été proposés par Blondel *et al.* (1973) ; 3) l'incidence des traitements forestiers sur l'avifaune.

A cet égard, et nous terminerons là dessus, le cas du Mont Ventoux est particulièrement intéressant puisqu'il constitue un des plus beaux exemples français de reconstitution *ex nihilo* d'une couverture forestière digne de ce nom. Il suffit pour s'en convaincre de comparer la coupe du Ventoux publiée par Martins en 1838 — où la moitié du versant sud, entièrement déboisée entre les altitudes 540 m et 1 150 m, était « une région de Thym et de Lavande complètement dépourvue d'arbres » (Martins, 1838) — aux cartes récentes telles que celle de Gobert & Pautou (*loc. cit.*) et celle que Quezel & Barbero sont en train de dresser. Nous aurons l'occasion de montrer (Blondel, *en préparation*) que quelles que soient les inévitables critiques de détail qu'on puisse faire aux opérations de reboisement telles qu'elles furent réalisées à la fin du siècle dernier (cf. en particulier Maury, 1960), celles-ci ont reconstruit, avec un véritable couvert forestier, des peuplements d'oiseaux qui sont probablement très voisins, dans leur composition et leur structure, des peuplements d'origine.

On notera en particulier les remarquables prestations offertes par la Cèdraie. Bien qu'introduit dans le Ventoux où il s'est acclimaté, le Cèdre réalise les peuplements d'oiseaux les plus riches et les plus diversifiés qu'il nous ait été donné d'observer en France méditerranéenne. Ce crédit est à verser au dossier des reboisements en Cèdres en région méditerranéenne. Nous pensons que l'exemple du Ventoux où des reboisements réalisés depuis longtemps avec des essences différentes et dans des conditions écologiques variées est particulièrement évocateur de la contribution que peut apporter l'ornithologie dans l'élaboration des plans d'aménagement forestier lorsque l'on voit dans la forêt autre chose que ses aspects économiques à court terme.

Nous terminerons sur cette conclusion qui justifie, à notre sens, l'expression « diagnostic écologique » que nous avons proposée dans le titre de ce travail car nous refusons à ne voir dans la forêt que sa seule aptitude à produire du bois.

5. CONCLUSION

Economique et hautement standardisée, ce qui réduit au minimum la part d'appréciation personnelle de l'ornithologue

dès lors qu'il connaît les oiseaux, la méthode semi-quantitative d'Echantillonnage fréquentiel nous paraît pouvoir apporter une intéressante contribution à la solution de nombreux problèmes d'écologie théorique et appliquée. Svensson (1971) a montré qu'avec un rendement (= *efficiency*) de 75 %, plus de 90 % des espèces sont contactées au moins une fois en 6 heures de travail sur un territoire de 1 km², ce qui correspond à la durée nécessaire pour réaliser 18 sondages fréquentiels. Nous avons vu également que pour des milieux forestiers homogènes, une vingtaine de sondages permettaient de contacter la quasi-totalité des espèces. Le prix est modique quand on pense que l'écologue peut tirer de son échantillon une information précise et chiffrée exprimant de façon synthétique certaines propriétés fondamentales des écosystèmes. L'ornithologie quantitative a déjà beaucoup apporté dans le domaine de la connaissance des écosystèmes et de leur fonctionnement. Elle doit apporter beaucoup aussi dans le domaine de l'inventaire objectif, dans le temps et dans l'espace, des richesses naturelles de même que dans les problèmes ayant trait à l'évaluation et à la gestion de l'environnement. Le moment nous paraît proche où l'information écologique apportée par les relevés d'avifaune permettra, moyennant un coût modéré, de réaliser une cartographie écosystématique complémentaire des cartes thématiques de phytogéographie et de phytoécologie qui constituent un outil de choix pour préciser les potentialités des milieux et guider l'aménagiste (cf. Long, 1974). Nous pensons que le « modèle-oiseaux » sans lequel la forêt ne serait pas la forêt est, de toutes les composantes zoologiques une des mieux adaptées parce que l'une des moins difficiles à appréhender pour fournir une information écologique de qualité sur la structure, le fonctionnement et la dynamique des écosystèmes (voir les discussions de Bezzel & Ranftl, 1974).

Cela dit, bien des problèmes restent encore en suspens pour passer du stade expérimental où nous sommes encore à un stade vraiment opérationnel. Nous pensons en particulier aux problèmes d'échantillonnage et de protocole de diagnose des stations. Il est clair à cet égard que la part d'arbitraire et d'intuition qui préside souvent à la définition des strates d'échantillonnage n'est pas satisfaisante : l'ornithologue sait bien par expérience que les milieux « homogènes » sous le rapport de la structure de la végétation sont l'exception à l'échelle de la station telle qu'il doit la concevoir. De ce fait, nous n'avons généralement qu'une idée caricaturale des normes de réaction de chaque espèce à l'espace écologique disponible parce que nous sommes désarmés pour décrire correctement les paysages hétérogènes qui, pour cette raison, ont presque toujours été laissés de côté dans les travaux d'ornithologie quantitative.

La prochaine étape, urgente, est de mettre au point un système normalisé de collecte des variables écologiques qui puisse

convenir à toutes les situations d'habitat que l'on puisse rencontrer. L'objectif recherché est de parvenir à la définition des groupements d'espèces à partir des relevés de reconnaissance du milieu effectués sur chaque station selon un protocole actuellement à l'étude.

SUMMARY

This paper describes a new sampling method for bird populations making use of the frequency of occurrence of each species per unit-time of 20 min (*Echantillonnage Fréquentiel Progressif, E.F.P.*). This technique is derived from the I.P.A. method (Blondel *et al.*, 1970) but is not intended to replace the latter ; the two methods are designed to solve different theoretical and practical problems in ecology.

1. In an introductory chapter, it is argued that the «bird-model» allows one to put forward an ecological diagnosis of ecosystems and that bird communities can be used to test the level of complexity of ecosystems. Furthermore, from a practical point of view, we may make use of bird communities for environmental planning and monitoring. The frequency-sampling method is interesting because it permits one to gather rapidly quantitative and reliable data.

2. The material consists of 279 I.P.A. censuses or 558 frequency units, since 1 I.P.A. = 2 E.F.P., collected in 23 study areas of French Mediterranean Biome. These data were used to determine the composition and structure of avian communities by means of densities (I.P.A.) and frequencies (E.F.P.). Comparisons of the two sets of data allows one to determine for each species the relationship between its density and its frequency.

The *composition* of the community involves two parameters : A) richness, that is to say the number of species. A distinction is made between total richness S or absolute number of species noted at least once in a set of N censuses, and mean richness s or mean number of species per count ; B) abundance of individuals in the communities. This parameter can be expressed either as an index of specific abundance (I.P.A.) which can be converted to density d_i if one knows the coefficient by which to multiply I.P.A. in order to obtain d_i ($d_i = \text{I.P.A.}_i \times c_i$), or by mean of frequencies FC . The specific frequency is shown to be correlated to the logarithm of the density of the species (r between $\log d_i$ and $FC_i = 0,84$; $P < 0,001$) ; the lower the frequency of a given species, the better the correlation. Thus, frequencies of occurrence can be used as an objective measure of the number of individuals included in the community.

The *structure* of a community accounts for its organization, that is the distribution of individuals among the different species.

We recognize three ways of expressing community structure : A) the *law of distribution* ; the species-abundance and the species-frequency distributions are shown to fit the Galton log-normal model at a high level of statistical significance ($P < 0,001$). If bird communities are actually organized according to this model, censusing methods give a reliable sampling of communities. Furthermore, this adjustment allows us to check the level of homogeneity of a community ; B) the *diversity* of a community ;

we used here Shannon's measure of diversity : $H' = - \sum_{i=1}^s p_i \log_2 p_i$.

In all cases frequencies-diversity H'_F is higher than abundance-diversity H'_A , which means a better equitability of individuals in the frequential method of censusing. But the two indices are highly correlated with $r = 0,99$. Of the two components of diversity — richness and equitability or evenness — richness is the most important in the determination of diversity as is shown by the high correlation between S and H' ($r = 0,93$) ; C) *equitability* J' ; this index shows how far the maximal potential diversity H'_{max} is actually realized by a community of S species. Thus $J' = H'/H'_{max} = \log_2 S$. In most samples, J' is very high, which suggests that breeding bird communities are relatively constant with respect to the evenness component of diversity except in uncertain environments.

3. In the third part of the paper, the practical problems of bird censuses with the frequential method are discussed. The sampling of plots must be achieved by probabilistic methods in order to have statistical interpretations of the results. Several examples are given. Advantages and disadvantages of various ways of sampling are discussed, chiefly in respect with stratified sampling which results in a classification of patches of environment according to the ecological criteria, the importance of which one wishes to measure in bird communities.

As far as bird censuses are concerned, some practical indications are given, concerning especially the differences between the frequential and the abundance methods (E.F.P. *versus* I.P.A.). The E.F.P. method is highly standardized, which is very useful for a rigorous statistical interpretation of data. This standardization together with the simplicity of the actual recording of data (« yes » or « no » for presence or absence of each species per 20 min.) allows for an extension of the diagnosis of communities in space and time. This means that we have the possibility to undertake a semi-quantitative areography of birds at the species and at the community levels.

4. In the last chapter three concrete examples are given ; they emphasize the many ways to work out original data.

A) the list of 84 breeding bird species from Mont Ventoux was obtained from 310 censuses, the sampling method is explained.

Some distributional maps of birds were drawn on a geographical grid. Relative frequencies of the species were indicated in each square of the grid (5 classes of frequencies, cf. Fig. 7) ;

B) ecological profiles and niche breadth were calculated for each species. Niche breadth was worked out for altitude (8 classes of 200 m each). The formula used is e^{Hx} (see text). Selected examples from the case of Mont Ventoux (Fig. 8) show that species with narrow niche breadth occur at the foothill of the mountain (*Sylvia melanocephala*) or at its top (*Anthus spinoletta*) and that other species with large niche breadth (*Fringilla coelebs* or *Sylvia atricapilla*) inhabit almost all altitude classes (excellent equitability in each of them). Niche breadths of the six species of the genus *Sylvia* are shown and discussed.

C) the structure of bird communities was analyzed according to the structure of vegetation. A stratified sampling led to the diagnosis of communities in ten natural and reforested areas of Mont Ventoux. For each community the following parameters are given (Fig. 9) : total richness S , mean richness s , theoretical-information diversity H' , equitability J' , and the level of fit to Galton's log-normal model. The influence of reforestation on bird communities is discussed. In many instances, conifer plantations, especially Cedar, seem successful in the rebuilding of communities.

In conclusion, the standardized and time saving method discussed in this paper seems very well adapted to solve problems of theoretical and applied ecology at the community level, and can be used fruitfully for environmental monitoring.

REMERCIEMENTS

Que tous ceux qui, d'une façon ou d'une autre, m'ont aidé à mener ce travail à bien trouvent ici l'expression de ma vive gratitude : O. BADAN, H. CROZET, Ph. DAGET, P. DAVID, B. FROCHOT, J.-Cl. GALLNER, M. GODRON, Mlle HUILLET, P. ISENMANN, O. JÄRVINEN, M. MARCHETTI, R. PRODON, J.A. RIOUX et F. ROMANE. Je tiens à remercier tout particulièrement Mme J. SALADO qui a exécuté les dessins et fait de nombreux calculs, F. VUILLEUMIER qui a revu et corrigé le résumé anglais ainsi que le Docteur C. FERRY qui, une fois de plus, m'a fait bénéficier de sa grande expérience en écologie et m'a confié des documents inédits.

BIBLIOGRAPHIE

- AFFRE, G. (1974). — Dénombrement et distribution géographique des Fauvettes du Genre *Sylvia* dans une région du midi de la France. I - Méthodes. *Alauda* 42 : 359-384.
- BEZZEL, E. (1974). — Untersuchungen zur Siedlungsdichte von Sommervögeln in Talböden der Bayerischen Alpen und Versuch ihrer Interpretation. *Anz. Orn. Ges. Bayern*, 13 : 259-279.

- BEZZEL, E. & RANFTL (1974). — Vogelwelt und Landschaftsplanung. *Tier und Umwelt*, 11, 12 : 1-92.
- BLONDEL, J. (1965). — Etude des populations d'oiseaux dans une garrigue méditerranéenne : description du milieu, de la méthode de travail et exposé des premiers résultats obtenus à la période de reproduction. *La Terre et la Vie*, 19 : 311-342.
- BLONDEL, J. (1969 a). — *Synécologie des Passereaux résidents et migrants dans le midi méditerranéen français*. Thèse ; Centre Régional de Documentation Pédagogique, Marseille.
- BLONDEL, J. (1969 b). — Méthodes de dénombrement des populations d'oiseaux. In : LAMOTTE, M. & BOURLIÈRE, F. : *Problèmes d'Ecologie : L'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres* : 95-151. Masson, Paris.
- BLONDEL, J. (1970). — Biogéographie des oiseaux nicheurs en Provence occidentale, du Mont Ventoux à la mer Méditerranée. *L'Oiseau*, 40 : 1-47.
- BLONDEL, J. (1975). — La dynamique des populations d'oiseaux. In LAMOTTE, M. & BOURLIÈRE, F. : *Problèmes d'Ecologie : La démographie des populations de Vertébrés*, pp. 147-232, Masson, Paris.
- BLONDEL, J., FROCHOT, B. et FERRY, C. (1970). — La méthode des Indices Ponctuels d'Abondance (I.P.A.) ou des relevés d'avifaune par « stations d'écoute ». *Alauda*, 38 : 55-71.
- BLONDEL, J., FERRY, C. & FROCHOT, B. (1973). — Avifaune et végétation, essai d'analyse de la diversité. *Alauda*, 41 : 63-84.
- BLONDEL, J. et ISENMANN, P. (1973). — L'évolution de la structure des peuplements de Laro-Limicoles de Camargue. *La Terre et la Vie*, 27 : 62-84.
- BODENHEIMER, F.S. (1955). — *Précis d'Ecologie animale*. Payot, Paris.
- CODY, M.L. (1970). — Chilean bird distributions. *Ecology*, 51 : 455-464.
- CODY, M.L. (1974). — *Competition and the structure of bird communities*. Princeton Univ. Press. Princeton, New Jersey.
- DAGET, J. (1966). — Abondance relative des poissons dans les plaines inondées par le Bénoué à hauteur de Garoua (Cameroun). *Bull. I.F.A.N.* 28, A, 1 : 245-258.
- DAGET, J., LECORDIER, C. & LEVEQUE, C. (1972). — Notion de nomocénose, ses applications en écologie. *Bull. Soc. Ecol.*, 3-4 : 448-462.
- DAGET, Ph (1968). — Quelques remarques sur les distributions de fréquences spécifiques dans les phytocénoses. *Ecolog. Plant.*, 3 : 299-312.
- DAGET, Ph. (1975). — Aspects structurels de la végétation herbacée de l'aire PBI du Solling (Allemagne), C.N.R.S. - C.E.P.E., Document n° 61.
- DAGNELIE, P. (1969) — *Théorie et méthodes statistiques*. Duculot S.A., Gembloux, 378 pages.
- ENEMAR, A. (1959). — On the determination of the size and composition of a passerine bird population during the breeding season, a methodological study. *Var Fågelvärld, Suppl.*, 2 : 1-114.
- FERRY, C. (1959). — Etudes quantitatives sur les oiseaux forestiers. *Revue Forestière Française*, 3 : 173-185.
- FERRY, C. (1960). — Recherche sur l'écologie des oiseaux forestiers en Bourgogne. I : L'avifaune nidificatrice d'un taillis sous futaie de *Querceto-Carpinetum scilletosum*. *Alauda*, 28 : 93-123.
- FERRY, C., BLONDEL, J. & FROCHOT, B. — (Etude des oiseaux nicheurs dans une succession écologique du maquis corse). *Proc. XVI th. Int. Orn. Cong.*, à paraître.
- FERRY, C. & FROCHOT, B. (1958). — Une méthode pour dénombrer les oiseaux nicheurs. *La Terre et la Vie*, 1958 : 85-102.

- FERRY, C. & FROCHOT, B. (1968). — Recherches sur l'écologie des oiseaux forestiers en Bourgogne. II : Trois années de dénombrement des oiseaux nicheurs sur un quadrat de 16 hectares en forêt de Citeaux. *Alauda*, 36 : 63-82.
- FERRY, C. & 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.
- GOBERT, J. & PAUTOU, G. (1969). — Feuille de Vaison-la-Romaine (XXX-40), contribution à l'étude botanique du Ventoux. *Doc. Carte Vég. Alpes*, VII : 145-194.
- GODRON, M. (1968). — Quelques applications de la notion de fréquence en écologie végétale. *Æcol. plant.*, 3 : 185-212.
- GODRON, M. (1970). — Un « modèle » pour la courbe aire-espèces. *Le Naturaliste Canadien*, 97 : 2 pages.
- GUINOCHET, M. (1954). — Sur les fondements statistiques de la phytosociologie et quelques-unes de leurs conséquences. *Aktuelle Probleme des Pflanzensoziologie*, Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes Rübel in Zürich, Heft 29 : 41-67.
- HURLBERT, S.H. (1971). — The nonconcept of species diversity : a critique and alternative parameters. *Ecol.*, 52 : 577-586.
- HUTCHINSON, G.E. (1959). — Homage to Santa Rosalia, or, why are there so many kinds of animals ? *Amer. Nat.*, 93 : 145-159.
- HUTCHINSON, G.E. (1965). — *The Ecological Theater and the Evolutionary Play*. Yale Univ. Press, New Haven.
- JARVINEN, O. & SAMMALISTO, L. (1973). — Indices of community structure in incomplete Bird Censuses when all species are equally detectable. *Ornis Scandinavica*, 4 : 127-143.
- KARR, J. & ROTH, R. (1971). — Vegetation structure and avian diversity in several New World areas. *Amer. Nat.*, 105 : 423-435.
- KRICHER, J.C. (1972). — Bird species diversity : the effect of species richness and equitability on the diversity index. *Ecol.*, 53 : 278-282.
- LEVINS, R. (1966). — The strategy of model building in population biology. *Amer. Scientist*, 54 : 421-431.
- LEVINS, R. (1968). — *Evolution in changing environments*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- LLOYD, M. & GHELARDI, R.J. (1964). — A table for calculating the « equitability » component of species diversity. *J. Anim. Ecol.*, 33 : 217-225.
- LLOYD, M., ZAR, J.H. & KARR, J.R. (1968). — On the calculation of information-theoretical measures of species diversity. *Amer. Midland Natur.*, 79 : 257-272.
- LONG, G. (1974). — *Diagnostic phyto-écologique et aménagement du territoire. I. Principes généraux et méthodes*. Masson, Paris, 252 pages.
- MACARTHUR, R.H. (1964). — Environmental factors affecting bird species diversity. *Amer. Nat.*, 98 : 387-397.
- MACARTHUR, R.H. (1965). — Patterns of species diversity. *Biol. Rev.*, 40 : 510-533.
- MACARTHUR, R.H. (1972). — *Geographical Ecology*. Harper & Row, New York.
- MACARTHUR, R.H. & MACARTHUR, J.W. (1961). — On bird species diversity. *Ecol.*, 42 : 594-598.
- MACNAUGHTON, S.J. & WOLF, L.L. (1973). — *General Ecology*. Holt, Rinehart & Winston, New York.
- MARGALEF, R. (1968). — *Perspectives in Ecological Theory*. Univ. of Chicago Press, Chicago.

- MARGALEF, R. (1969). — Diversity and stability : a practical proposal and a model of interdependence. *Brookhaven Symp. Biol.*, 22 : 25-37.
- MARTINS, C.F. (1838). — Essai sur la topographie botanique du Mont-Ventoux, en Provence. *Ann. Sc. Nat.*, 2^e sér, 10.
- MAURY, R. (1960). — Le reboisement de la forêt de Bédoin et son enseignement. *Ann. Ecole Nat. E. et F.*, XVII, fasc. I, 55 pages.
- ODUM, E.P. (1969). — The strategy of ecosystem development. *Science*, 164 : 262-270.
- ODUM, E.P. (1971). — *Fundamentals of Ecology*. 3rd. Ed. Saunders, Philadelphia.
- PIANKA, J.R. (1974). — *Evolutionary Ecology*. Harper & Row, New York.
- PIELOU, E.C. (1966). — Shannon's formula of specific diversity : its use and misuse. *Amer. Nat.*, 100 : 463-465.
- PIELOU, E.C. (1969). — *An Introduction to Mathematical Ecology*. John Wiley & Sons, New York.
- PRESTON, F. (1948). — The commonness and rarity of species. *Ecol.*, 29 : 254-283.
- PRESTON, F. (1962). — The canonical distribution of commonness and rarity. *Ecol.*, 43, 2 : 185-215 ; 3 : 410-432.
- RECHER, H.F. (1969). — Bird species diversity and habitat diversity in Australia and North America. *Amer. Nat.*, 103 : 75-80.
- REICHHOLF, J. (1974). — Artenreichtum, Häufigkeit und Diversität der Greifvögel in einigen Gebieten von Südamerika. *J. Orn.*, 115 : 381-397.
- ROBBINS, Ch. S. & VAN VELZEN, W.T. (1970). — Progress on the North American breeding bird survey. *Bull. Ecol. Res. Comm. (Lund)*, 9 : 22-30.
- SCHWARTZ, D. (1963). — *Méthodes statistiques à l'usage des médecins et des biologistes*. Ed. Méd. Flammarion, Paris.
- SNEDECOR, G.W. & COCHRAN, W.G. (1967). — *Statistical methods*. Sixth Edition Iowa State Univ. Press.
- SVENSSON, S. (1970). — Bird census work and environmental monitoring. *Bull. Ecol. Res. Comm. (Lund)*, 9 : 5-6.
- SVENSSON, S. (1971). — Effektivitet och arbetsinsats vid inventering av kvadratkilometerterritor i Skane. *Var Fågelvärld*, 30 : 15-18.
- TRAMER, E.J. (1969). — Bird species diversity : components of Shannon's formula. *Ecol.*, 50 : 927-929.
- VOOUS, K.H. (1960). — *Atlas of European Birds*. Nelson, Amsterdam.
- WHITTAKER, R.H. (1965). — Dominance and diversity in land plant Communities. *Science*, 147 : 250-260.
- WILLIAMS, C.B. (1964). — *Patterns in the Balance of Nature*. Academic Press, London & New York.
- WILLIAMSON, K. (1970). — The Common Bird Census as a device for monitoring population levels. *Bull. Ecol. Res. Comm. (Lund)*, 9 : 9-13.
- WILLIAMSON, K. (1972). — The relevance of the mapping census technique to the conservation of migratory bird populations. In *Population Ecology of Migratory Birds : A Symposium* U.S. Dept. of the Int. Wildlife Res. Rep. 2, 278 pages.
- YAPP, W.B. (1962). — *Birds and Woods*. London, New York & Toronto.
- YAPP, W.B. (1974). — Birds of the Northwest Highland birchwoods. *Scottish Birds* 8 : 16-31.

GLOSSAIRE

Nous définissons comme suit quelques mots-clé utilisés dans le contexte de ce travail d'ornithologie :

Abondance : nombre d'individus dénombrés par unité conventionnelle de mesure (distance ou durée).

- Densité* : nombre d'individus par unité de surface conventionnellement fixée à 10 ha (d_i = densité spécifique ; $D = \sum d_i$ = densité d'un peuplement).
- Echantillon* : nombre N de relevés réalisés sur un territoire.
- Echantillonnage Fréquentiel Progressif* : protocole de collecte des données visant à obtenir un échantillon de relevés en « présence-absence ».
- Formation végétale* : unité de paysage caractérisée par une certaine homogénéité de la structure de ses essences végétales dominantes.
- Fréquence absolue* : nombre de fois où une espèce est apparue dans un ensemble de N relevés.
- Fréquence centésimale* : rapport de la fréquence absolue au nombre de relevés, exprimé en pourcentage.
- I.P.A. partiel* : Indice Ponctuel d'Abondance spécifique par unité de temps de 20 minutes.
- I.P.A.-unité* : résultante des deux *I.P.A.* partiels.
- Point d'écoute* : centre de la station où l'observateur effectue le relevé d'avifaune.
- Quantité* : nombre d'individus, sans autre précision.
- Relevé d'avifaune* : résultat de l'action de dénombrer les oiseaux sur la station pendant 20 minutes.
- Richesse* : nombre d'espèces entrant dans la composition d'un peuplement.
- Richesse moyenne* : nombre moyen d'espèces par relevé.
- Sondage fréquentiel* : opération consistant à établir la liste des espèces dont un individu au moins a été contacté au cours d'un relevé sur une station.
- Station* : aire circulaire où se trouvent les oiseaux dénombrés au cours d'un relevé ; son rayon est égal à la distance de détection de l'espèce dotée du plus grand rayon d'action. La surface de la station échappe au contrôle de l'observateur.