

PRÉSENCE AVIFAUNISTIQUE, TRAITS BIOLOGIQUES, MILIEU ÉCOLOGIQUE : RELATIONS CAUSALES EN MONTAGNE

Philippe LEBRETON¹

SUMMARY. — *Birdlife, biological traits and mountain environment.* — The higher the elevation in mountain environment, the lower the number of bird species. This is generally attributed to a progressive simplification from a wooded to a grassed then a mineral environment. This approach calls more on the notion of “landscape” than on that of “resources”. For all that, nest building birds must present biological traits (body size, feeding, breeding and migratory behaviours) that are consistent with the possibilities offered (seasonal temperatures, feeding and nesting sites). An ornithological transect conducted in Vanoise attempts to take these diverse factors into consideration. Five nutritional types are recognized, from exclusive insectivores to omnivores / carnivores. A crucial parameter is size (= individual biomass) which determines migratory behaviour via the heat-energy balance. The larger species are in principle more suitable for inhabiting the highest reaches, and their systematically lower number can explain the elevation-related reduction in birdlife richness. In fact, rather than talk of “causes” and “consequences”, a systemic approach would appear to be necessary where each phenomenon is viewed both as a cause and an effect in a system where environmental characters and biological traits must present reciprocal consistencies. And that in different wooded and alpine tiers, with the latter being more simple and more constraining than the former.

RÉSUMÉ. — La richesse de l'avifaune paraît liée à la diversité du paysage, végétal et minéral : en montagne, on observe une diminution altitudinale du nombre des espèces d'oiseaux, attribuée à la simplification progressive des milieux, boisés à herbacé puis minéral. Mais cette approche fait davantage appel à la notion de « paysage » qu'à celle de « ressources ». Pour autant, l'avifaune nichant dans de tels milieux doit présenter des traits biologiques cohérents avec les possibilités offertes (température saisonnière, sites de nourriture et de nidification). Cinq types nutritionnels sont ici reconnus, d'insectivore intégral à omnivore / carnivore. Un paramètre déterminant est constitué par la taille (= biomasse individuelle), qui met en cause l'équilibre thermo-énergétique et le comportement migratoire. Les plus grosses espèces sont a priori favorisées pour peupler les plus hauts niveaux, et leur nombre systématiquement réduit peut justifier la baisse altitudinale de la richesse avienne. En fait, plus que de parler de « causes » et de « conséquences », une approche systémique paraît nécessaire, où chaque phénomène doit être vu à la fois comme cause et comme effet, dans un schéma où caractères de milieu et traits biologiques doivent présenter des cohérences réciproques. C'est en cela que diffèrent profondément étages boisés et alpin, le second plus simple et plus contraignant que les premiers.

La raréfaction altitudinale du nombre des espèces aviennes est un phénomène largement reconnu en montagne, auquel des explications mésologiques peut-être un peu rapides ont été apportées : baisse de la température entraînant rigueurs climatiques, d'où réduction (plus graduée que graduelle) du volume végétal, conformément à la notion d'étage (bioclimatique) de végétation (Ozenda, 1994). En revanche, bien que l'on ait une bonne

¹ Comité scientifique du Parc national de la Vanoise. Adresse personnelle : 56 chemin du Lavoir, F-01700 Beynost.

connaissance des traits biologiques des oiseaux de montagne, très rares sont les travaux ayant envisagé leur intégration au niveau biocénotique, les auteurs se limitant à des approches monospécifiques des relations biote / biotope. Un précédent travail nous a permis de montrer comment la dénivellation s'accompagne d'un syndrome avifaunistique « biomasse / rareté / originalité / sédentarité » (Lebreton *et al.*, 2000 : 287-295). Nous nous proposons d'ajouter ici à ces traits celui du régime alimentaire, très rarement (et brièvement) abordé dans la littérature : dès 1977 pourtant, Terborgh remarquait à propos d'un transect ornithologique dans les Andes : “*The number of insectivores decreased 5.2 fold from the bottom to the top of the gradient, frugivores decreased by a factor of 2.3, and nectarivores showed no change*”.

Les mécanismes par lesquels l'avifaune est adaptée au milieu sont en fait de deux ordres, « externe » et « interne ». Dans le premier cas, il s'agit des paramètres mésologiques (le milieu), dans le second des traits biologiques (l'oiseau) : taille et démographie, nourriture et comportement migratoire, sites de nourrissage et de nidification. Les deux peuvent être en relation causale directe (cf. relation taille / frilosité) ou évoluer, parallèlement ou non, en fonction de l'altitude ou des facteurs (physiques et vivants) qui lui sont liés. Plusieurs questions sont à poser : la première concerne l'existence de relations entre les traits biologiques eux-mêmes, liés aux mécanismes physiologiques les sous-tendant (si bien que toutes les combinaisons a priori possibles de traits biologiques n'existent pas, et que certaines sont privilégiées ou même redondantes) ; la deuxième est relative à une éventuelle typologie nutritionnelle, déduite des catégories alimentaires reconnues ; la troisième doit s'attacher à reconnaître les liens pouvant exister entre ces traits ou ces types biologiques et les paramètres de milieu, liés ou non à l'altitude : les traits biologiques des espèces évoluent-ils de manière significative le long de ce gradient altitudinal ? Un cas concret permettra d'aborder ces questions.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les informations mésologiques ou biologiques utilisées dans ce travail mais non précisées à la suite sont tirées de notre connaissance du contexte local de la Vanoise (Lebreton *et al.*, 2000) ; les relations avifaune / milieu sont approfondies par ailleurs (*Trav. Sci. Parc nation. Vanoise*, XXIII, à paraître).

MATÉRIEL AVIFAUNISTIQUE ET MÉSOLOGIQUE

Un cortège avifaunistique de 98 espèces a été recensé par la technique des E.F.P. (Echantillonnage Fréquentiel Progressif ; Blondel, 1975) sur un ensemble de 376 points d'écoute : on établit la liste (qualitative) des oiseaux présents en un milieu donné par écoute de 20 mn à partir d'un point fixe. Les relevés ont été conduits entre le 15 mai et le 15 juillet (1980 et 1982), cœur de la saison de nidification locale, sur le territoire de 10 communes de Tarentaise (Savoie, zone périphérique du parc national de la Vanoise, France), par 8 observateurs du groupe ornithologique Savoyard (Centre Ornithologique Rhône-Alpes).

Les stations d'écoute s'inscrivent au centre et aux angles de quadrilatères contigus d'un centigrade de côté (rectangles de 1 000 m en latitude et 700 m en longitude), sur une surface totale de *ca.* 100 km² ; étagées de 640 à 2 880 mètres, elles couvrent ainsi du sous-étage collinéen au sous-étage nival. L'altitude est notée et les stations réparties en niveaux successifs (I à XIV) de 150 mètres, respectant les coupures locales des étages de végétation (600-900 m = sous-étage collinéen ; 900-1 500 m = étage montagnard ; 1 500-2 100 m = étage subalpin ; > 2 100 m = étage alpin-nival). L'échantillonnage est bien stratifié, avec une moyenne de 27 stations (écart-type 5) par niveau.

Le paysage physique est décrit par l'importance de l'élément rocheux (4 classes de présence), l'importance des habitations (3 classes), la présence d'eau libre (2 classes), le recouvrement nival (3 classes de recouvrement), la penne (5 classes). Le paysage végétal est décrit par le recouvrement de la strate arborée (h > 8 m) (3 modalités pour les feuillus, 4 pour les résineux), le recouvrement de la strate arbustive (h = 2-8 m) (3 modalités pour les feuillus, 2 pour les résineux), le recouvrement de la strate buissonnante (h = 0,5-2 m) (4 modalités pour les feuillus, 2 pour les résineux), le recouvrement de la strate herbacée (h < 0,5 m) (4 modalités).

TRAITS BIOLOGIQUES

L'information biologique est tirée pour l'essentiel de Géroutet & Cuisin, 1998, consignée dans 6 paquets de variables (traits biologiques) dans un format particulier. Pour chaque espèce (codée par l'initiale de son nom scientifique de genre et les deux premières lettres de son nom d'espèce, p. ex. Mal pour *Motacilla alba*, la Bergeronnette grise), on note :

La taille (biomasse individuelle, variable à 5 modalités dans le bloc « Size »). Size.1 = biomasse inférieure ou égale à 15 g. Size.2 = 16-25 g. Size.3 = 26-80 g. Size.4 = 81-250 g. Size.5 = plus de 250 g ; l'échelle est donc géométrique, de raison proche de 3 pour les biomasses (en moyenne 10, 20, 50, 150 et 500 g), de raison 2 pour les

biomasses consommantes (BC = B^{0.7}, en moyenne 5, 10, 20, 50 et 100 g). L'échantillonnage est le suivant : 24 / 27 / 20 / 15 / 12. Pour certains traitements, une classe de très grosse taille (> 750 g) est prise en considération.

L'investissement reproductif (rapport de la masse de la ponte à celle de la pondeuse, variable à 6 modalités dans le bloc « ReIn »). Inv.1 = investissement inférieure ou égal à 30 %. Inv.2 = intervalle 31-40 %. Inv.3 = 41-50 %. Inv.4 = 51-60 %. Inv.5 = 61-80 %. Inv.6 = plus de 80 %. L'échantillonnage est le suivant : 18 / 22 / 19 / 11 / 13 / 15.

Le régime alimentaire (distribution de fréquences à 5 catégories dans le bloc « Diet »). La somme des 5 colonnes vaut 1. Inv = Invertébrés. Ver = Vertébrés. Car = Déchets et cadavres. See = Ressources végétales permanentes (graines + bourgeons + aiguilles de résineux et feuilles d'éricacées). Fru = Ressources végétales saisonnières (baies et fruits).

Le statut migratoire (date d'arrivée sur le site, en jours à partir du 1er janvier, variable à 5 modalités sous la forme de 5 indicatrices de classes dans le bloc « Migr »). Seden = présence ou arrivée avant le jour 51 (= 20 février), espèces « sédentaires ». Migra.1 = arrivée dans l'intervalle 51-70. Migra.2 = intervalle 71-90. Migra.3 = intervalle 91-110. Migra.4 = arrivée après le jour 110 (= 20 avril). L'échantillonnage est le suivant : 36 / 14 / 13 / 19 / 16.

Le site de prise de nourriture (distribution de fréquences à 4 catégories dans le bloc « Food »). La somme des 4 colonnes vaut 1. Air = alimentation en vol. Fol = dans la frondaison. Tru = sur les troncs et branches. Gro = au sol (sol, roche, eau).

Le site de nidification (distribution de fréquences à 4 catégories dans le bloc « Nest »). La somme des 4 colonnes vaut 1. Fol = nidification dans la frondaison ; Tru = sur les troncs. Roc = dans les parois et cavités. Gro = au sol.

Le Tableau I rassemble ces diverses données pour chacune des 98 espèces. A ces traits biologiques on peut ajouter deux autres caractéristiques : la fréquence spécifique (l'espèce est-elle rare ou fréquente ?) et l'amplitude altitudinale (l'espèce est-elle ubiquiste ou sténocou ?). La première est traduite par l'importance numérique de l'espèce, ramenée ou non au total des observations, au nombre de 3 444 (= fréquence interspécifique) ; la seconde, qui rend compte de la largeur de la niche écologique dans sa dimension altitudinale et / ou thermique, est traduite par le nombre de sous-étages (= niveaux de 300 m, au nombre de 7) occupés par chaque espèce, indépendamment du nombre d'observations. Définies pour chaque espèce, fréquence et amplitude peuvent être intégrées au niveau avifaunistique (niveaux altitudinaux, groupes nutritionnels, classes de taille, etc.).

Une certaine redondance existe entre ces deux notions : une espèce largement distribuée a peu de chance d'être rare, globalement parlant ; inversement, une espèce présente à un seul niveau — comme l'Aigle — a peu de chances d'être commune. Il existe néanmoins des oiseaux de forte amplitude altitudinale, comme la Linotte ou le Coucou (présents dans 7 et 6 sous-étages respectivement), dont les effectifs globaux (51 et 59 citations respectivement) ne sont guère plus importants que ceux d'espèces d'amplitude moyenne ou faible, comme l'Accenteur alpin et le Chocard (3 sous-étages, 46 et 50 observations).

TABLEAU I
*Espèces présentes (rangées par cote moyenne décroissante)
et leurs traits biologiques (codification dans le texte)*

Tichodrome	Tmu	1	100 0 0 0 0	0 0 0 100	0 0 100 0	2	3	2	2750
Niverolle alpine	Mni	16	50 0 0 50 0	0 0 0 100	0 0 100 0	3	3	1	2466
Lagopède muet	Lmu	2	25 0 0 75 0	0 0 0 100	0 0 0 100	5	2	1	2465
Accenteur alpin	Pcl	50	50 0 0 50 0	0 0 0 100	0 0 50 50	3	2	1	2450
Chocard bec jaune	Pgr	46	50 0 25 0 25	0 0 0 100	0 0 100 0	4	1	1	2351
Crave bec rouge	Ppx	17	67 0 0 33 0	0 0 0 100	0 0 100 0	5	1	1	2347
Traquet motteux	Ooe	29	67 0 0 0 33	33 0 0 67	0 0 100 0	3	4	4	2297
Merle de roche	Msa	4	67 0 0 0 33	0 0 0 100	0 0 100 0	2	2	5	2250
Aigle royal	Ach	2	0 67 33 0 0	0 0 0 100	0 0 100 0	5	1	1	2235
Pipit spioncelle	Asp	127	100 0 0 0 0	0 0 0 100	0 0 0 100	2	3	3	2199
Cincla plongeur	Ccl	2	100 0 0 0 0	0 0 0 100	0 0 100 0	3	5	1	2025
Cassenois	Nca	13	0 0 0 100 0	0 50 0 50	100 0 0 0	4	1	1	1967
Rougequeue noir	Poc	119	67 0 0 0 33	33 0 0 67	0 0 100 0	2	5	3	1928
Grand Corbeau	Ccx	10	22 22 22 11 22	0 0 0 100	0 0 100 0	5	1	1	1913
Fauv. babillarde	Scu	6	100 0 0 0 0	0 100 0 0	100 0 0 0	1	4	5	1875
Merle à plastron	Tto	67	50 0 0 0 50	50 0 0 50	100 0 0 0	4	2	3	1867
Sizerin flammé	Afl	41	33 0 0 67 0	0 100 0 0	100 0 0 0	1	2	1	1838
Alouette champs	Aar	43	50 0 0 50 0	0 0 0 100	0 0 0 100	3	2	4	1760
Venturon	Cct	30	0 0 0 100 0	0 33 67 0	100 0 0 0	1	3	2	1735
Acc. mouchet	Pmd	108	33 0 0 67 0	0 0 0 100	100 0 0 0	2	3	4	1721
Beccroisé	Lcu	48	33 0 0 67 0	0 100 0 0	100 0 0 0	3	2	1	1713

TABLEAU I (suite)

Linotte	Aca	51	0 0 0 100 0	0 33 0 67	100 0 0 0	2	3	4	1666
Verderolle	Apa	8	67 0 0 0 33	0 100 0 0	100 0 0 0	1	5	5	1613
Tétras lyre	Lte	1	17 0 0 50 33	0 0 0 100	0 0 0 100	5	1	1	1550
Hir. de rochers	Hrp	5	100 0 0 0 0	100 0 0 0	0 0 100 0	2	3	2	1545
Troglodyte	Ttr	92	100 0 0 0 0	0 33 0 67	33 0 67 0	1	6	2	1538
Berg. ruisseaux	Mci	1	100 0 0 0 0	33 0 0 67	0 0 100 0	2	3	2	1535
Mésange huppée	Pcr	41	67 0 0 33 0	0 67 33 0	33 0 67 0	1	5	1	1524
Bondrée apivore	Pap	3	100 0 0 0 0	0 0 0 100	100 0 0 0	5	1	5	1522
Pigeon ramier	Cpl	3	0 0 0 67 33	33 0 0 67	100 0 0 0	5	1	3	1513
Grimp. des bois	Cfa	17	100 0 0 0 0	0 0 100 0	0 0 100 0	1	6	1	1487
Roitelet huppé	Rre	47	100 0 0 0 0	0 100 0 0	100 0 0 0	1	6	1	1486
Mésange boréale	Pmo	65	67 0 0 33 0	0 67 0 33	0 67 33 0	1	6	1	1476
Pic noir	Dmt	3	67 0 0 0 33	0 0 33 6 7	0 100 0 0	5	1	1	1475
Grive draine	Tvi	54	50 0 0 0 50	33 0 0 67	100 0 0 0	4	1	2	1467
Faucon crécerelle	Fti	18	33 67 0 0 0	33 0 0 67	0 50 50 0	4	3	2	1450
Bouvreuril	Ppy	66	0 0 0 100 0	0 67 0 33	100 0 0 0	2	4	2	1432
Caille des blés	Cct	4	33 0 0 67 0	0 0 0 100	0 0 0 100	4	6	5	1430
Mésange noire	Pat	113	50 0 0 50 0	0 50 25 25	0 33 67 0	1	6	1	1420
Choucas	Cmo	3	29 0 14 29 29	0 0 0 100	0 0 100 0	4	1	1	1410
Fauv. des jardins	Sbo	89	50 0 0 0 50	0 100 0 0	100 0 0 0	2	4	5	1405
Pouillot véloce	Pco	79	67 0 0 33 0	0 100 0 0	67 0 0 33	1	6	3	1404
Rougegorge	Eru	99	67 0 0 33 0	33 0 0 67	0 0 33 67	2	6	3	1401
Grive litorne	Tpi	44	50 0 0 0 50	33 0 0 67	100 0 0 0	4	2	1	1394
Grive musicienne	Tph	44	67 0 0 0 33	33 0 0 67	100 0 0 0	3	2	3	1388
Tarier des prés	Sru	71	100 0 0 0 0	50 0 0 50	0 0 0 100	2	5	5	1377
Hir. de fenêtre	Dur	16	100 0 0 0 0	100 0 0 0	0 0 100 0	2	3	4	1369
Epervier	Ani	4	0 100 0 0 0	50 50 0 0	100 0 0 0	4	2	1	1350
Pinson	Fco	215	33 0 0 67 0	0 33 0 67	100 0 0 0	2	2	2	1340
Roit. 3-bandeau	Rig	31	100 0 0 0 0	0 100 0 0	100 0 0 0	1	6	4	1304
Coucou gris	Cca	59	100 0 0 0 0	0 100 0 0	50 0 0 50	4	2	5	1298
Pipit des arbres	Atr	111	100 0 0 0 0	0 0 0 100	0 0 0 100	2	3	4	1272
Bruant jaune	Ect	15	33 0 0 67 0	0 0 0 100	50 0 0 50	3	2	2	1225
Bruant fou	Eci	33	33 0 0 67 0	0 0 0 100	33 0 67 0	2	4	3	1202
Més. long. queue	Acd	4	100 0 0 0 0	0 100 0 0	100 0 0 0	1	6	1	1200
Buse variable	Bbu	7	25 50 25 0 0	0 0 0 100	100 0 0 0	5	1	1	1189
Berger. grise	Mal	37	100 0 0 0 0	33 0 0 67	0 0 100 0	2	4	2	1186
Merle noir	Tmu	143	50 0 0 0 50	33 0 0 67	100 0 0 0	4	1	2	1176
Milan noir	Mmi	3	25 25 50 0 0	0 0 0 100	100 0 0 0	5	1	4	1153
Gobemouche gris	Mst	6	67 0 0 0 33	100 0 0 0	0 0 100 0	2	4	5	1150
Corneille noire	Ccr	91	20 20 20 20 20	0 0 0 100	100 0 0 0	5	1	5	1146
Pic épeiche	Dmj	28	50 0 0 50 0	0 0 100 0	0 100 0 0	4	2	1	1141
Chardonneret	Cca	70	0 0 0 100 0	0 100 0 0	100 0 0 0	2	3	3	1112
Pic épeichette	Dmi	1	100 0 0 0 0	0 100 0 0	0 100 0 0	2	5	1	1090
Pouillot Bonelli	Pbo	31	100 0 0 0 0	0 100 0 0	0 0 0 100	1	5	5	1077

TABLEAU I (suite)

Geai des chênes	Ggl	21	25 25 0 0 50	0 50 0 50	100 0 0 0	4	1	1	1075
Fauv. tête noire	Sat	106	50 0 0 0 50	0 100 0 0	100 0 0 0	2	4	4	1070
Alouette lulu	Lar	5	67 0 0 33 0	0 0 0 100	0 0 0 100	3	3	3	1065
Bruant ortolan	Eho	33	33 0 0 67 0	0 0 0 100	0 100 0 0	2	3	5	1034
Martinet noir	Aap	67	100 0 0 0 0	100 0 0 0	0 0 100 0	3	1	5	1022
Hir. de cheminée	Hru	24	100 0 0 0 0	100 0 0 0	0 0 100 0	2	3	4	1019
Moin. domest.	Pdo	28	25 0 0 50 25	0 33 0 67	0 0 100 0	3	3	1	1018
Pic vert	Pvi	11	100 0 0 0 0	0 0 33 67	0 100 0 0	4	1	1	1007
Sittelle torchepot	Seu	40	50 0 0 50 0	0 0 100 0	25 25 50 0	2	5	1	1001
Més. nonnette	Ppa	20	33 0 0 67 0	0 67 0 33	0 50 50 0	1	6	1	998
Pie-gr. écorcheur	Lco	39	50 25 0 0 25	20 40 0 40	100 0 0 0	3	4	4	990
R. Q. F. B.	Pph	21	67 0 0 0 33	50 0 0 50	0 0 100 0	1	5	4	968
Grimp. jardins	Cbr	20	100 0 0 0 0	0 0 100 0	0 0 100 0	1	6	1	960
Mésange bleue	Pce	35	67 0 0 33 0	0 100 0 0	0 33 67 0	1	6	1	958
Més. charbonn.	Pma	91	40 0 0 20 40	0 67 33 0	0 33 67 0	2	6	1	957
Etourneau	Svu	60	40 0 0 20 40	0 33 0 67	0 50 50 0	4	3	3	940
Pouillot siffleur	Psi	2	100 0 0 0 0	0 100 0 0	0 0 0 100	1	5	4	935
Gobemouche noir	Fhy	5	67 0 0 0 33	33 33 0 33	0 0 100 0	1	5	4	915
Moineau friquet	Pmt	3	50 0 0 50 0	0 33 0 67	0 0 100 0	2	3	1	912
Serin cini	Sca	9	0 0 0 100 0	0 33 0 67	100 0 0 0	1	2	3	908
Torcol	Jto	29	100 0 0 0 0	0 0 33 67	0 67 33 0	3	5	4	903
Fauvette grisette	Sco	6	67 0 0 0 33	0 100 0 0	100 0 0 0	1	5	6	900
Pouillot fitis	Ptr	1	67 0 0 0 33	0 100 0 0	0 0 0 100	1	6	5	880
Bruant zizi	Ecl	7	33 0 0 67 0	0 0 0 100	100 0 0 0	2	3	4	868
Grosbec	Cco	6	33 0 0 67 0	0 67 0 33	100 0 0 0	3	2	3	850
Pie bavarde	Ppi	1	25 25 13 25 13	50 0 50 0	100 0 0 0	4	2	1	840
Huppe	Uep	6	100 0 0 0 0	0 0 0 100	0 50 50 0	3	2	4	825
Rossignol	Lme	27	67 0 0 0 33	33 0 0 67	50 0 0 50	2	4	5	775
Loriot	Oor	2	50 0 0 0 50	0 100 0 0	100 0 0 0	3	2	5	771
Tarier pâtre	Sto	1	100 0 0 0 0	67 0 0 33	0 0 0 100	1	5	4	770
Canard colvert	Apl	2	50 0 0 50 0	0 0 0 100	0 33 0 67	5	4	2	765
Verdier	Cch	8	0 0 0 67 33	0 50 0 50	100 0 0 0	3	2	2	750
Bruant proyer	Mca	1	33 0 0 67 0	0 33 0 67	50 0 0 50	3	2	3	730
-----	----	---	-----	-----	-----	---	---	---	-----
Espèce	Code	Nbre	Aliment.	Site Alim.	Site Nidif.	A	B	C	Cote (m)

A = classe de taille. B = classe de stratégie démographique. C = classe de migration.
Ensemble étagé des données avifaunistiques

RÉSULTATS

Les 6 traits biologiques décrits n'ont pas a priori le même statut : pour les 3 premiers (régime alimentaire, lieux d'alimentation et de nidification), un lien avec l'altitude est quasiment certain (on ne trouvera pas d'espèces vivant dans le feuillage à des niveaux dépourvus d'arbres, sauf quelques gros Turdidés marginaux) ; en revanche, les 3 derniers traits (taille, investissement reproducteur, statut migratoire) ne sont pas aussi trivialement liés à l'altitude, sinon par le biais plus subtil de l'équilibre thermo-énergétique.

RELATIONS ENTRE TRAITS BIOLOGIQUES

Les corrélations (linéaires simples) obtenues à partir de la matrice générale des traits biologiques des 98 espèces mettent en évidence diverses relations biologiques dont certaines seulement étaient évidentes a priori (Tab. II). Des relations analogues sont obtenues en prenant en compte les valeurs réelles (altitude en mètres, biomasse en grammes ou biomasse consommante, etc.) et non seulement les valeurs par classes, ou bien encore les valeurs déduites de l'ensemble des 376 stations et non pas de la liste des 98 espèces.

Pour la biomasse, une très forte relation existe entre biomasse et investissement reproducteur (d'autant que la première figure en dénominateur du second), ce qui ne fait qu'étendre à la montagne la validité de la notion de stratégies démographiques K et r ; on relève une bonne relation avec la migration et la fréquence, ce qui indique — compte-tenu des signes — que les grosses espèces sont plus sédentaires et moins riches en individus que les petites (du coup, les stratégies r sont plus fréquents dans le contexte que les stratégies K). Pour la migration, on vient de voir que les petites espèces sont plus migratrices que les grosses. On doit évoquer ici la « loi des surfaces corporelles », auxquelles sont liées les déperditions thermiques, alors que la production calorifique est liée au volume, c'est à dire à la biomasse ; d'où la notion de biomasse consommante et la plus grande frilosité des petites espèces. L'aptitude migratrice est le seul trait biologique qui soit lié (négativement) à l'altitude : les espèces alticoles sont plus migratrices que celles des niveaux inférieurs (sylvatiques). Pour les régimes alimentaires, le problème réclame quelques développements.

TYPOLOGIE NUTRITIONNELLE

La première remarque est celle d'un très fort antagonisme entre les consommations d'invertébrés et de graines ($r = -0,703, p << 0,001$) ; certes, il y a là forte redondance, ces deux catégories nutritionnelles comptant pour les trois quarts des ressources (51 et 25 % respectivement) : un insectivore intégral, comme l'Hirondelle de cheminée, ne consomme évidemment pas de graines. On notera cependant que les graines s'opposent également aux baies (11 % des ressources ; $r = -0,317, p < 0,002$) et, surtout, que s'affrontent de la sorte ressources transitoires (invertébrés et baies, en belle saison) et permanentes (aux graines et feuilles s'ajoutent pour l'essentiel déchets et vertébrés).

On peut donc définir un indice de « permanence alimentaire » (somme des 3 dernières catégories de ressources rapportée à l'ensemble) qui, fort logiquement (Fig. 1), s'oppose

TABLEAU II
Corrélations entre traits biologiques

	Biomasse spécifique	Stratégie démographique	Comportement migratoire	Fréquence spécifique	Altitude moyenne	Consommation		
						Invertébrés	Baies	Graines
Biomasse	x	***	*	**	NS	***	(*)	NS
Stratégie	-0,765	x	(*)	*	(*)	***	NS	NS
Migration	-0,239	+0,172	x	NS	*	**	(*)	**
Fréquence	-0,271	+0,240	+0,006	x	NS	NS	NS	NS
Altitude	+0,144	-0,176	-0,213	+0,069	x	NS	NS	NS
Invertébrés	-0,373	+0,398	+0,266	+0,022	+0,012	x	NS	***
Baies	+0,170	-0,120	+0,178	+0,087	-0,064	-0,156	x	**
Graines	+0,009	-0,142	-0,229	+0,042	+0,027	-0,703	-0,317	x
Pour d.d.l. = 96,		$p < 0,001$ $p < 0,05$	pour $r > 0,329$ pour $r > 0,199$	*** ; * ;	$p < 0,01$ $p < 0,10$	pour $r > 0,260$ pour $r > 0,167$	** (*)	

à la somme invertébrés + baies. En outre — et là commencent vraiment les relations biologiques fonctionnelles — cette permanence alimentaire est corrélée à la biomasse ($r = + 0,269$; $p = 0,007$, **) : les plus grosses espèces (Corvidés, Tétrionidés, Rapaces, etc.) consomment graines, feuilles, déchets et vertébrés, plutôt que baies et invertébrés, dévolus aux Pouillots ou aux Hirondelles, petits passereaux (Tab. III et Fig. 2). De plus, à cette permanence alimentaire est logiquement liée une permanence de l'avifaune elle-même (indice migratoire / permanence alimentaire, $r = - 0,343$, $p < 0,001$, ***), elle-même dépendante de la biomasse (indice migratoire / biomasse : $r = - 0,239$, $p = 0,017$, *). La loi des surfaces réapparaît, et plus qu'en filigrane !

Cette opposition insectivores / granivores liée à la permanence alimentaire débouche sur la définition de types nutritionnels permettant de scinder l'avifaune en groupes éco-physiologiques fonctionnels. Une classification hiérarchique ascendante des régimes alimentaires, selon une métrique canonique avec le lien de Ward (*in* Gordon, 1999) reconnaît 8 sous-ensembles élémentaires concernant 87 des 98 espèces (Tab. IV).

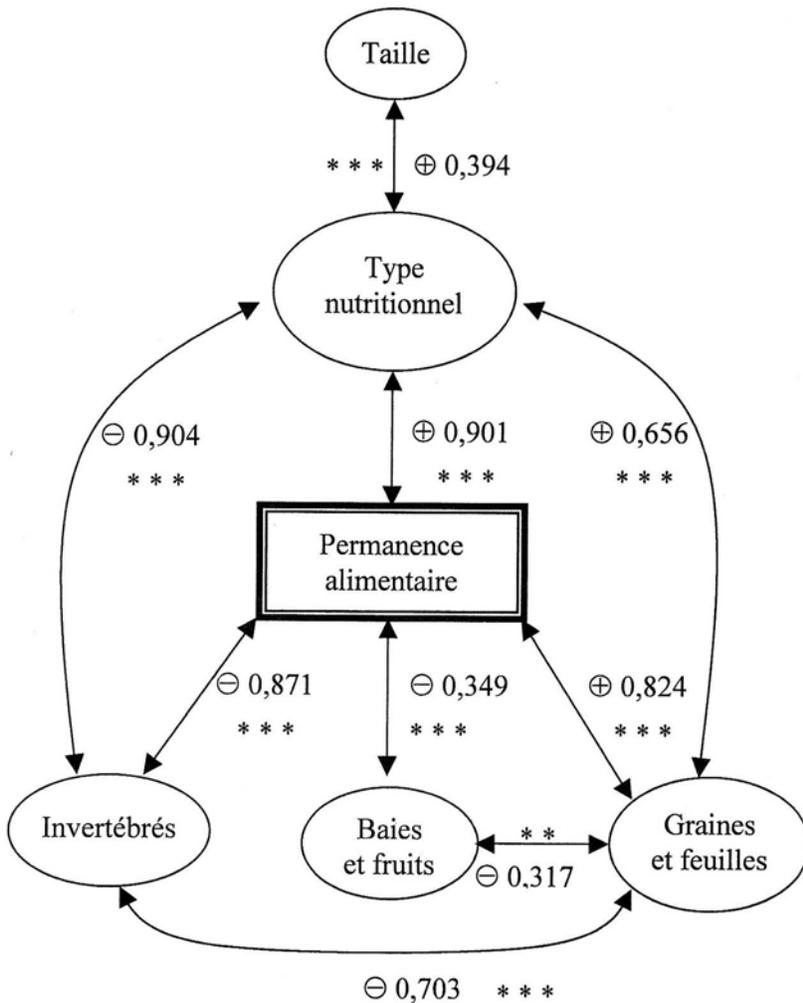


Figure 1. — Corrélations entre permanence et régime alimentaires.

TABLEAU III

Corrélations entre permanence alimentaire et traits biologiques

	Biomasse spécifique	Stratégie démographique	Comportement migratoire	Fréquence spécifique	Altitude moyenne	Consommation		
						Invertébrés	Baies	Graines
Permanence alimentaire	+ 0,269 **	- 0,317 **	- 0,343 ***	- 0,063 NS	+ 0,023 NS	- 0,871 ***	- 0,349 ***	+ 0,824 ***

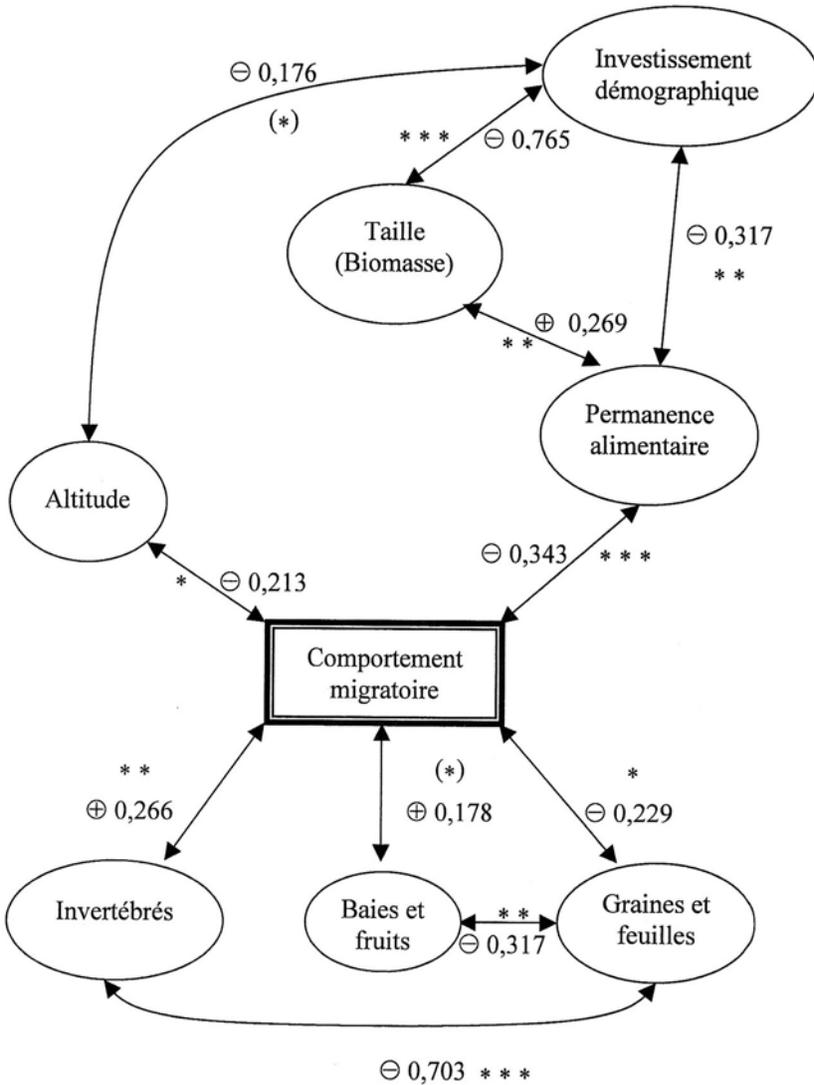


Figure 2. — Corrélations entre comportements migratoire et alimentaire.

TABLEAU IV
Reconnaissance des cinq groupes nutritionnels

I n v e r t é b r é s					
<u>Sous-ensemble</u>		A 100 %	B1 67 %	B2 50 %	
V		n = 27	n = 12	n = 7	
é	Baies	0 %	33 %	50 %	
g					
é		-	-	-	
t	Graines		C1 33 %	C2 50 %	D1 67 %
a			n = 7	n = 8	n = 12
u			67 %	50 %	33 %
x					D2 100 %
					D2 100 %

I n v e r t é b r é s

Le sous-ensemble **E** compte 7 espèces sur 9 se nourrissant (pour partie) de déchets et cadavres, et 8 espèces se nourrissant (pour partie) de vertébrés.

Le regroupement deux à deux de six de ces sous-ensembles (par exemple les insectivores granivores C1 + C2) et le rattachement des 11 autres espèces aux sous-ensembles opportuns (par exemple, Mésange charbonnière aux insectivores baccivores, ou Choucas aux omnivores) permettent de proposer 5 types nutritionnels aux régimes moyens ci-dessous définis (somme des colonnes ; Tab. V)

Le premier type compte 27 espèces (Hirondelles, Roitelets, Grimpereaux, Motacillidés, etc.), insectivores strictes. Le deuxième type regroupe 23 espèces (la plupart des Turdidés et Sylviidés, Gobemouches, etc), insectivores baccivores. Le troisième type compte 15 espèces (la plupart des Mésanges, les Alouettes, le Moineau friquet et la Niverolle, etc.), insectivores granivores. Le quatrième type, avec 24 espèces, regroupe — outre les deux Tétragnathidés, « foliivores » — la quasi totalité des Fringilles et des Bruants, granivores dominants. Le dernier type ne compte que 9 espèces (les 5 Rapaces et 4 Corvidés). De toute évidence, ces types nutritionnels ont un fondement systématique.

TABLEAU V
Part des ressources dans chaque groupe nutritionnel (lecture verticale)

	A	B	C	D	E
<u>Type nutritionnel</u>	<i>Insectivores stricts</i>	<i>Insectivores baccivores</i>	<i>Insectivores granivores</i>	<i>Granivores dominants</i>	<i>Omnivores + Carnivores</i>
<u>Ressource</u>	(n = 27)	(n = 23)	(n = 15)	(n = 24)	(n = 9)
<u>Invertébrés</u>	1,000	0,580	0,579	0,203	0,199
<u>Baies et fruits</u>	-	0,381	-	0,052	0,093
<u>Graines et feuilles</u>	-	0,017	0,421	0,735	0,093
<u>Déchets et cadavres</u>	-	0,011	-	-	0,197
<u>Vertébrés</u>	-	0,011	-	0,010	0,418
<i>Diversité alimentaire (selon SHANNON & WEAVER)</i>	0,00	1,23	0,98	1,08	2,09

A partir des mêmes données, on peut calculer la contribution de chaque type nutritionnel à l'exploitation totale des ressources (somme des rangées ; Tab. VI). La diagonalisation du tableau légitime la typologie proposée.

TABLEAU VI
Partage des ressources entre les cinq groupes nutritionnels (lecture horizontale)

	A	B	C	D	E
<i>Type nutritionnel</i> <i>Ressource</i>	<i>Insectivores stricts</i> (n = 27)	<i>Insectivores baccivores</i> (n = 23)	<i>Insectivores granivores</i> (n = 15)	<i>Granivores dominants</i> (n = 24)	<i>Omnivores + Carnivores</i> (n = 9)
<u>Invertébrés</u>	39 %	23 %	23 %	8 %	8 %
<u>Baies</u>	-	72 %	-	10 %	18 %
<u>Graines</u>	-	1 %	33 %	58 %	7 %
<u>Déchets</u>	-	5 %	-	-	95 %
<u>Vertébrés</u>	-	3 %	-	2 %	95 %

TABLEAU VII
Traits biologiques moyens des cinq groupes nutritionnels

	A	B	C	D	E
<i>Type nutritionnel</i>	<i>Insectivores stricts</i> (n = 27)	<i>Insectivores baccivores</i> (n = 23)	<i>Insectivores granivores</i> (n = 15)	<i>Granivores dominants</i> (n = 24)	<i>Omnivores + Carnivores</i> (n = 9)
Traits biologiques					
Biomasse <u>spécifique</u>	2,04 (1,09) 41 g (BC = 13,4)	2,61 (1,20) 54 g (BC = 16,3)	2,47 (1,41) 76 g (BC = 20,6)	2,71 (1,27) 87 g (BC = 23,0)	4,56 (0,53) 800 g (BC = 107)
Investissement <u>démographique</u>	3,85 (1,70) 60 %	3,39 (1,67) 51 %	4,00 (1,81) 63 %	2,63 (1,34) 42 %	1,44 (0,73) 24 %
Comportement <u>migratoire</u> (date moyenne)	3,04 (1,58) 82 j 23 mars	3,48 (1,50) 92 j 2 avril	1,67 (1,04) 54 j 23 février	2,42 (1,32) 70 j 11 mars	1,44 (1,01) 48 j 17 février
Fréquence <u>numérique</u>	2,70 (1,41) 31	3,26 (1,39) 44	3,40 (1,35) 42	2,79 (1,28) 35	2,00 (1,32) 15
Consommation					
Invertébrés	1,00 (0,00)	0,58 (0,10)	0,58 (0,09)	0,20 (0,15)	0,20 (0,12)
Baies	0,00 (0,00)	0,38 (0,09)	0,00 (0,00)	0,05 (0,12)	0,09 (0,12)
Graines	0,00 (0,00)	0,02 (0,05)	0,42 (0,09)	0,73 (0,17)	0,09 (0,12)
<u>Permanence</u> <u>trophique</u>	0,00 (0,00)	0,04 (0,09)	0,42 (0,09)	0,74 (0,16)	0,71 (0,19)
-----	-----	-----	-----	-----	-----
Classe <u>d'altitude</u>	3,00 (1,21) 1 410 m	2,96 (1,61) 1 390 m	3,33 (1,54) 1 550 m	2,96 (1,43) 1 385 m	2,78 (1,39) 1 340 m

En outre, pour chaque type peuvent être calculés, à partir des espèces aviennes constitutives, les valeurs moyennes d'autres traits biologiques comme taille et comportement migratoire ; rapportée au tableau général, cette typification confirme les corrélations entre catégories éco-physiologiques et traits biologiques (cf. Tab. VII).

RELATIONS ENTRE TYPES NUTRITIONNELS ET AUTRES TRAITS BIOLOGIQUES

On peut graduer de 1 à 5 ces types nutritionnels A à E, et rechercher des corrélations avec divers paramètres, ne serait-ce que pour éprouver le bien fondé de la notion (Tab. VIII)

TABLEAU VIII
Corrélations entre types nutritionnels et traits biologiques

Type nutritionnel	Biomasse spécifique	Stratégie démographique	Comportement migratoire	Fréquence spécifique	Altitude moyenne	Consommation			Permanence alimentaire
						Invertébrés	Baies	Graines	
(1 à 5)	+ 0,394 ***	- 0,369 ***	- 0,337 ***	-0,091 NS	-0,020 NS	- 0,904 ***	-0,087 NS	+ 0,656 ***	+ 0,901 ***

Les très fortes corrélations constatées avec la permanence alimentaire (positivement) et la consommation d'invertébrés (= régime insectivore, négativement) rendent pratiquement équivalentes ces trois expressions des paramètres trophiques, que l'on peut confronter aux autres traits biologiques, par exemple au comportement migratoire (cf. Fig. 2) : ainsi, ce sont bien les petites espèces, à fort investissement reproducteur, qui sont les moins sédentaires, d'autant qu'elles ont adopté un régime à base d'insectes et de baies, nourritures éminemment transitoires de belle saison (cf. Sylviidés).

On pourra ordonner les divers résultats de manière systémique, en les inscrivant dans un schéma où chaque paramètre, biologique ou écologique (= respectivement relatif à l'oiseau ou au milieu) est mis en relation avec d'autres, aboutissant à un réseau où chaque « case » active n'est ni cause ni conséquence, mais les deux à la fois. Ainsi n'est-il pas plus sensé de se demander si les Sylviidés *doivent* être migrateurs *parce qu'ils* sont petits, que d'écrire qu'ils *sont* petits *parce qu'ils* sont insectivores (ou l'inverse ?) ; il vaut mieux constater que les Sylviidés sont à la fois petits, insectivores et migrateurs, de manière éco-biologiquement cohérente.

DISCUSSION

SYNDROMES BIOLOGIQUES ET EFFETS DE TAILLE

Le profil des cinq groupes nutritionnels peut donc être complété comme suit, mettant en relief les divers syndromes biologiques existant entre taille, stratégie démographique, comportement migratoire, fréquence spécifique et régime alimentaire.

Le groupe A (insectivore strict) est constitué de petites espèces, à fort investissement parental (stratèges r), migratrices plutôt tardives et de fréquence moyenne ; il est responsable des deux cinquièmes de la demande en invertébrés. Espèces types : Hirondelle de fenêtre ou Pouillot de Bonelli.

Le groupe B (insectivore baccivore) est constitué d'espèces petites à moyennes, à investissement parental moyen, migratrices tardives et de fréquence élevée ; il est responsable de près du quart de la demande en invertébrés et des trois quarts de la demande en baies et fruits. Espèces types : Fauvette des jardins ou Traquet motteux.

Le groupe C (insectivore granivore), est constitué d'espèces petites à moyennes, à investissement parental élevé, migratrices précoces et de fréquence élevée ; il est responsable du quart de la demande en invertébrés et du tiers de la demande en graines. L'amplitude

altitudinale est un peu supérieure à celle des quatre autres groupes : 4,2 (1,8) vs 3,5 (1,8) (mais la différence n'est pas très significative : $t = 1,37$; d.d.l. = 96 ; $p = 0,10$). Espèces types : Mésange noire ou Rougegorge.

Le groupe D (granivore dominant) est constitué d'espèces de taille moyenne, à investissement parental plutôt faible, migratrices moyennes et de fréquence moyenne ; il est responsable de plus de la moitié de la demande en graines et feuilles. Espèces types : Pinson des arbres ou Bruant jaune.

TABLEAU IX
Relations entre taille et types nutritionnels

Type nutritionnel	Classe de taille					Indice de taille
	1	2	3	4	5	
1 (A)	37 %	37 %	15 %	7 %	4 %	2,0 (1,1)
2 (B)	22 %	26 %	26 %	22 %	4 %	2,6 (1,2)
3 (C)	33 %	20 %	27 %	7 %	13 %	2,5 (1,4)
4 (D)	17 %	33 %	25 %	13 %	12 %	2,7 (1,3)
5 (E)	0 %	0 %	0 %	44 %	56 %	4,6 (0,5)

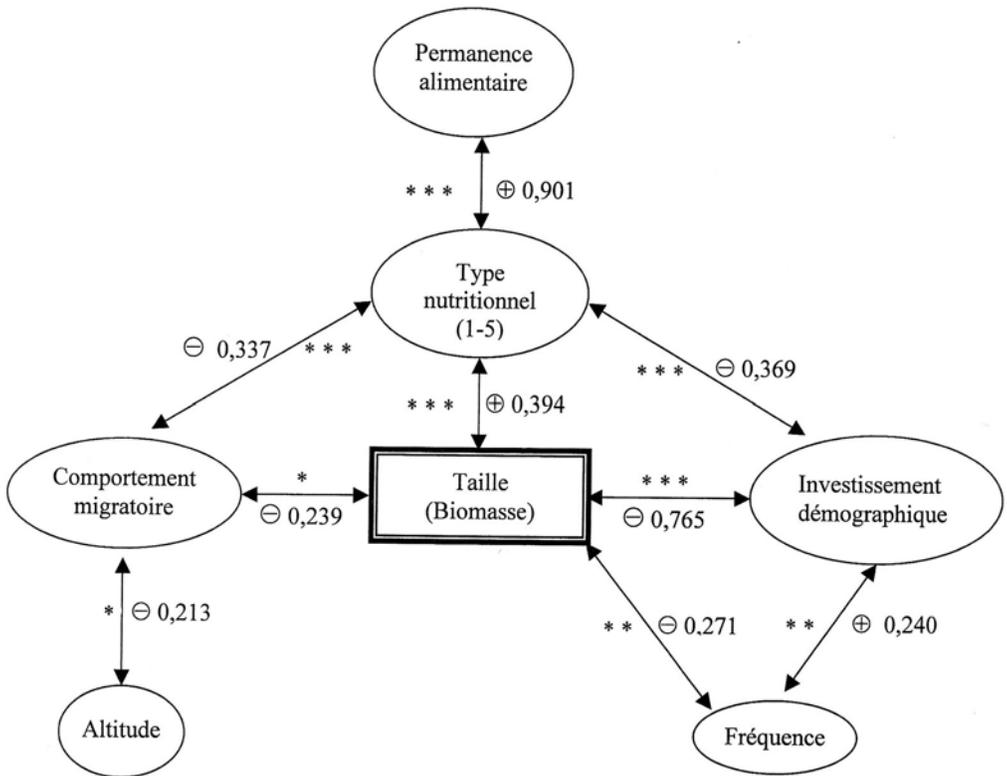


Figure 3. — Corrélations entre taille et autres traits biologiques.

Le groupe E (omnivore / carnivore) est constitué d'espèces de forte taille, à très faible investissement parental (stratégies K), quasi sédentaires et de faible fréquence ; il est responsable de la quasi totalité de la demande en vertébrés et déchets. Espèces types : Grand Corbeau ou Buse variable.

Ainsi, considérés *a priori* indépendamment de l'altitude et sans référence mésologique à la distribution des espèces, les traits biologiques nous mettent en présence d'une avifaune, au sens pleinement fonctionnel et « désincarné » du terme, pour l'instant dégagé de l'altitude. Du type A (= 1) (insectivores stricts) au type E (= 5) (généralistes opportunistes), un double gradient de « permanence biologique » et de « stratégie démographique r / K » est notable.

Dans un second temps, l'accent peut être mis sur la taille (ou biomasse), déterminant biologique à fondement systématique ; le lien nutritionnel est à nouveau souligné (Tab. IX). En tant que déterminant biologique « primaire », la taille peut être placée au centre des relations déjà signalées, entre paramètres nutritionnels (en haut), traits comportementaux (migration, stratégie démographique, au centre) et distribution (altitude, fréquence, en bas) (Fig. 3). En tout état de cause, l'altitude n'apparaît jusqu'à présent que médiocrement impliquée, mais ce facteur mésologique mérite d'être repris au cas par cas.

TYPOLOGIE GÉNÉRALE

Une analyse canonique basée sur l'ensemble des traits biologiques offre une image complémentaire des précédentes (Fig. 4a. Plan F1-F2), obtenue par compromis entre les 5 tableaux de traits et réalisée dans la logique d'Escoufier, 1973. Sur le premier axe, Pouillots et Roitelets (insectivores foliaires) s'opposent à l'Aigle et à la Buse, au Grand Corbeau et au Crave (Corvidés rupicoles), etc. : il y a à la fois opposition de taille, de sédentarité et de régime alimentaire ; sur le second axe, les Hirondelles (insectivores aériens) s'opposent à un Rapace (l'Épervier) et à d'autres Corvidés (Geai et Cassenoix), selon une logique de même nature. La projection sur la première bissectrice est plus instructive encore, qui confronte deux pôles reliés par un gradient négatif de taille et de sédentarité : l'un regroupant Corvidés + Rapaces + Galliformes (angle SW du graphe) ; l'autre constitué de petits Passereaux (quadrant NE). Dans le premier cas, les oiseaux se nourrissent de vertébrés, de déchets ou de feuilles persistantes, ce qui permet leur sédentarité ; dans le second (Hirondelles + Pouillots + Roitelets), le régime insectivore implique la migration, surtout pour les chasseurs aériens. De part et d'autre de la même diagonale, les insectivores aériens s'opposent à ceux des frondaisons ; de même pour les Corvidés et Rapaces rupestres (Chocard, ... Aigle) par rapport à leurs homologues forestiers (Geai, ... Épervier).

Plus directement et plus globalement à la fois, le positionnement des traits biologiques éclaire davantage ces corrélations fonctionnelles (Fig. 4b). En ce qui concerne la nourriture, on remarque le caractère tripolaire du caractère « Insectivores » (dans les angles SW, NW et E) que l'on peut rapprocher des classes de Taille 3, 2 et 1 (comme déjà remarqué par les Romains, *aquila non capit muscas*). Ces proies invertébrées sont recherchées dans les Aïrs (angles SW et NE ; cf. Hirondelles et Gobemouches) et dans les Frondaisons (angle E ; cf. Sylviidés). Ce sont bien les plus fortes tailles (graphes Taille 4 et 5) qui présentent l'image systématique la plus proche de celle fournie par le caractère « Sédentaire » (angle SW majoritaire dans les deux cas). Les oiseaux correspondants se nourrissent alors soit de déchets : Corvidés, soit de feuilles persistantes : Tétrras, Lagopède, soit de Vertébrés : Rapaces (même angle SW des graphes « Nourriture ») ; ce sont là des ressources éminemment permanentes, contrairement aux Invertébrés, voire aux baies et graines, réparties plus uniformément dans l'espace systématique.

La taille se confirme donc comme un déterminant fondamental (d'origine systématique, ce qui explique les nuages taxinomiques = genres ou familles, ci-dessus observés), liée à deux autres paramètres au moins : l'Investissement reproducteur, la Sédentarité. Dans le premier cas, les deux plus faibles classes d'Investissement (graphes Inv.1 et 2) se superposent aux deux classes de forte taille (graphes tailles 4 et 5), tandis que la plus forte (graphe Inv.6) se superpose à la classe de plus faible taille (graphe taille 1) ; les corrélations avaient déjà formalisé ce point. En fin de compte, on peut élaborer un schéma général cohérent (Fig. 5), qui connaît apparemment une exception : parmi les insectivores, le plus souvent de

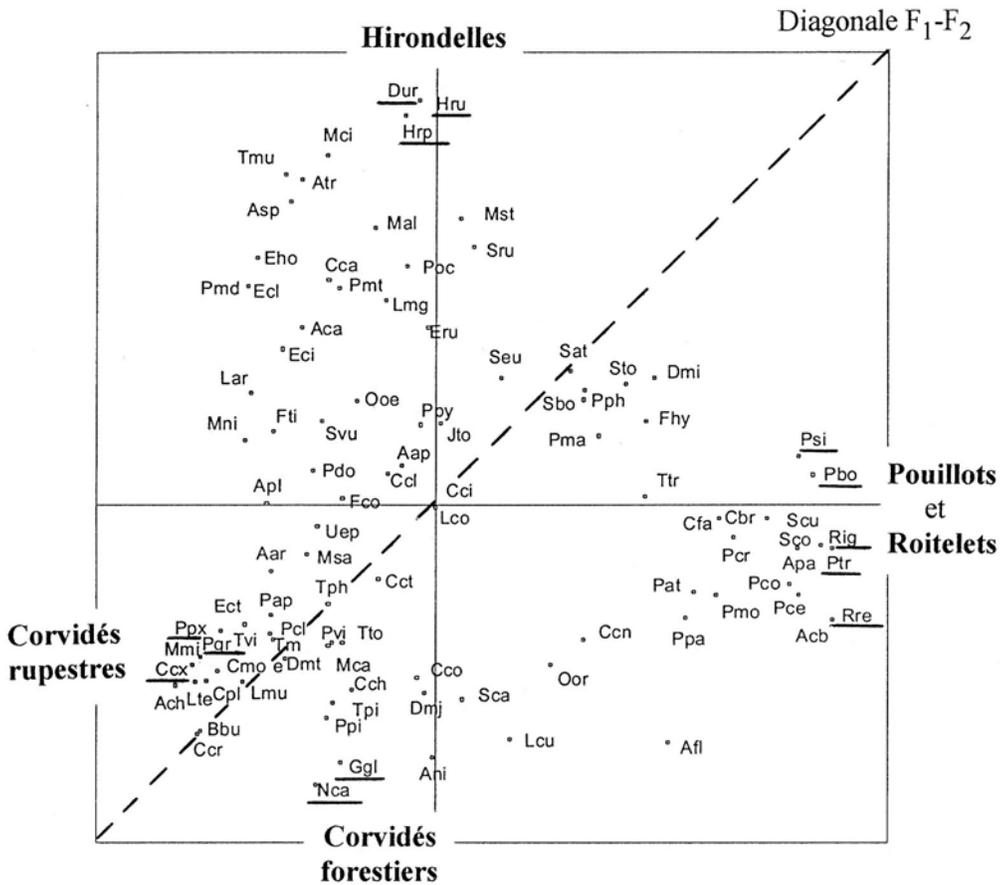
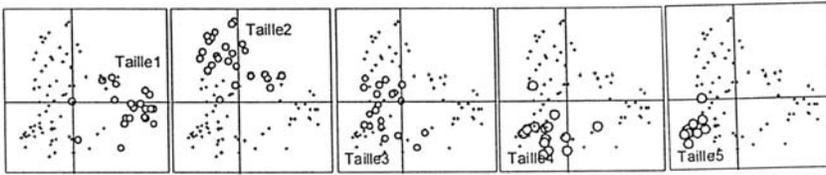


Figure 4. — Plan F_1 - F_2 d'une analyse canonique des traits biologiques ;
 (a) positionnement des espèces aviennes ;

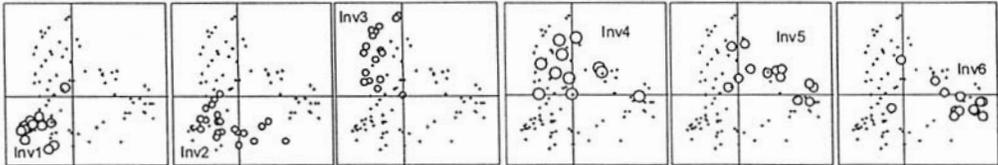
petite taille, deux catégories sont à considérer, la seconde dérogeant à la règle générale corrélatant un tel régime à des capacités (ou des obligations ...) migratoires accusées. La première comprend les Hirondelles, Pouillots et autres Gobemouches, migrateurs intégraux ; la seconde regroupe Grimpereaux et Mésanges, sédentaires marqués (chez certaines Mésanges, on connaît néanmoins, certaines années et sous climat continental, des mouvements d'automne plus ou moins ordonnés vers le sud-ouest). Une différence biologique existe néanmoins entre ces deux groupes, qui relève du site de nourrissage : les espèces du premier groupe sont des « chasseurs » de l'espace aérien ou des frondaisons, les seconds sont des corticoles ; la distinction se prolonge pour le site de reproduction, également plus pérenne pour les corticoles (Grimpereaux) et cavernicoles (Mésanges).

Établis à partir d'une liste de 121 nicheurs alpestres potentiels (des étages montagnard supérieur à alpin), on obtient des histogrammes de taille bien distincts pour les sédentaires et les migrateurs (Fig. 6) : bimodal assez plat dans le premier cas (61 espèces, dont 24 Non-Passereaux ; biomasse moyenne 340 g), unimodal médian pour les migrateurs (60 espèces, dont seulement 11 Non-Passereaux ; biomasse moyenne 130 g) (Tab. X). Des profils tout à fait comparables ont été obtenus dans le contexte faunistiquement et écologiquement bien différent de la Grande-Bretagne (Greenwood *et al.*, 1996), ce qui permet de généraliser la présente remarque. Une autre dimension de la variable taille est d'ordre systématique, avec de nettes différences entre Passereaux et Non-Passereaux (Tab. XI).

Classes de taille (de 1 à 6)



Consommation d'invertébrés (de 1 à 6)



Autres nourritures (toutes classes)

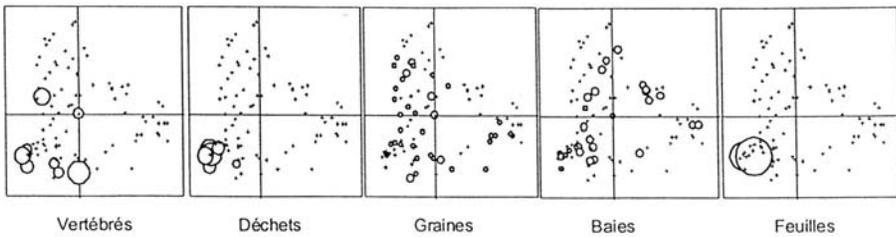


Figure 4 (suite). — (b) positionnement de leurs traits biologiques.

TABLEAU X

Relations entre taille (classe et biomasse), systématique et catégories migratoires

	Passereaux	Non-Passereaux	Total
Sédentaires (*)	2,5 (113 g) (n = 37)	4,8 (690 g) (n = 24)	3,4 (340 g) (n = 61)
Migrateurs	2,1 (31 g) (n = 49)	4,6 (570 g) (n = 11)	2,6 (130 g) (n = 60)
Total	2,3 (66 g) (n = 86)	4,7 (650 g) (n = 35)	3,0 (190 g) (n = 121)

(*) dont Corvidés (n = 8) : 4,5 (390 g)

ETAGEMENTS BIOLOGIQUE, FAUNISTIQUE ET MÉSOLOGIQUE

Regroupées par niveaux consécutifs de 150 mètres (Fig. 7, bas), les consommations en invertébrés et en graines sont assez complémentaires : pour la première, constance (autour de 55 % du régime) jusqu'aux étages non-boisés, avec augmentation au-delà (en moyenne

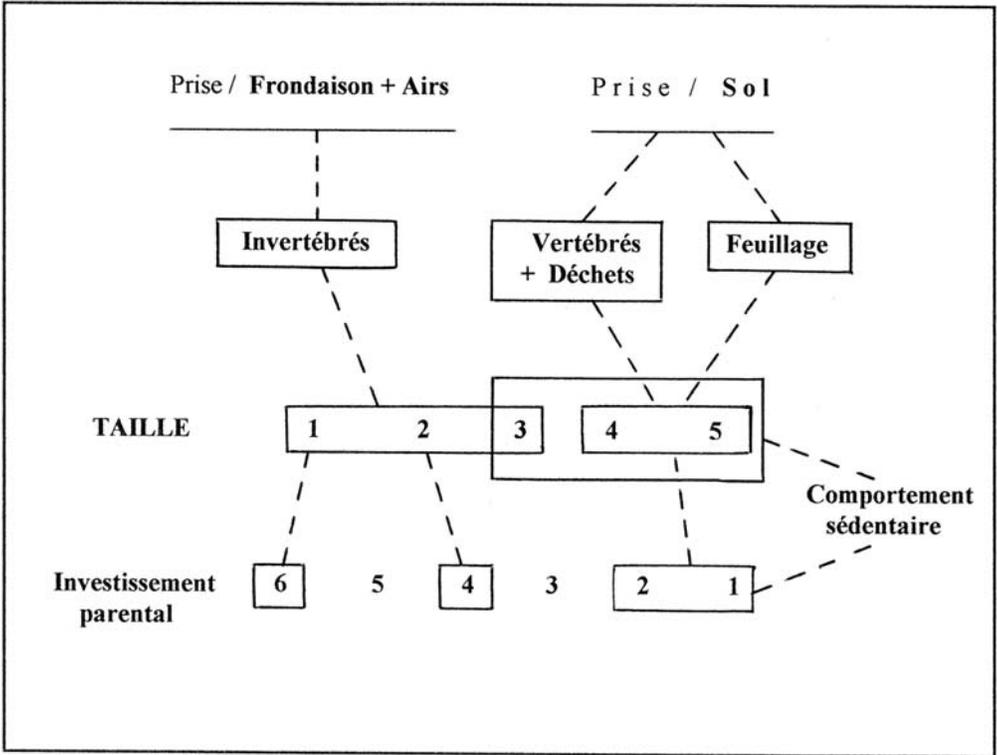


Figure 5. — Relations générales entre traits biologiques.

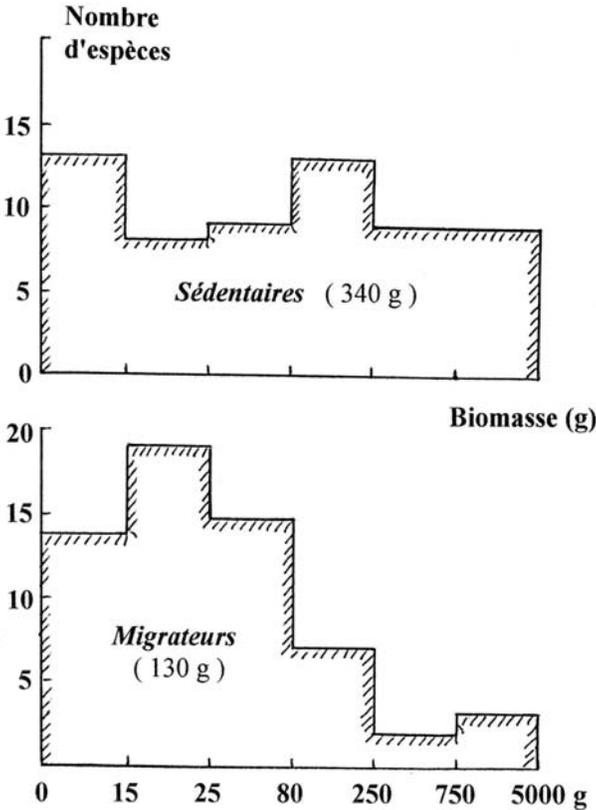


Figure 6. — Histogrammes des tailles chez les oiseaux de montagne sédentaires et migrants.

TABLEAU XI
Taille et systématique

Classe de taille	Non-Passereaux	Passereaux	Total
1 (< 15 g)	0 (0 %)	27 (100 %)	27
2 (16-25 g)	1 (4 %)	26 (96 %)	27
3 (26-80 g)	7 (29 %)	17 (71 %)	24
4 (81-250 g)	11 (55 %)	9 (45 %) dont 5 Corvidés	20
5 (251-750 g)	9 (82 %)	2 (18 %) dont 2 Corvidés	11)
6 (> 750 g)	11 (92 %)	1 (8 %) dont 1 Corvidé	12)
-----	-----	-----	-----
Total	39 (32 %)	82 (68 %)	121 (100 %)

65 %) ; pour la seconde, croissance modérée (de 25 à 35 %) dans les étages boisés, avec chute marquée (jusqu'à 15 %) au-delà, dans l'étage alpin. Les sites d'alimentation au sol sont minoritaires (autour de 45 %) dans les étages boisés, pour augmenter fortement (jusqu'à 90 %) au-delà, conséquence logique de la réduction des strates et de l'ouverture du milieu. De même en ce qui concerne les lieux de nidification (Fig. 8), où la présence dans les frondaisons et dans les troncs est liée à celle des arbres et arbustes (passereaux forestiers), complémentaire de celle notée dans les rochers (blocs : Rougequeue noir, Merle de roches, ou parois : Aigle, Chocard, Tichodrome) ou au sol (Lagopède, Spioncelle, Alouette des champs).

La taille (Fig. 7 haut) diminue légèrement du sous-étage collinéen au sous-étage subalpin inférieur (passereaux forestiers), pour remonter ensuite régulièrement, et fortement (indice 2,1 à 3,0), jusqu'à l'étage nival, avec le Lagopède, l'Aigle, les Corvidés rupestres. Corrélativement, l'investissement reproductif est de type r (indice proche de 3,5) jusqu'au subalpin inférieur, pour décroître ensuite régulièrement (jusqu'à 2,6), avec prédominance du type K dans le sous-étage nival (cf. taille ci-dessus). Le profil altitudinal du statut migratoire est tranché (Fig. 7 haut), avec faible sédentarité (indice proche de 25 %) dans les étages boisés, puis nette augmentation au delà, jusqu'à 60 % dans le sous-étage nival (Lagopède, Niverolle, etc.).

L'altitude semble donc jouer ici sur l'avifaune de manière autant indirecte (via les modifications induites sur le milieu, notamment végétal) que directe (= thermique). Dans tous les cas la rupture est nette à l'articulation des étages subalpin et alpin et un modèle général se dégage, celui d'une nette rupture à l'interface étages boisés / non-boisé. Pour le régime alimentaire, les lieux de ponte et le statut migratoire, la césure se produit entre les niveaux X et XI (vers 2 100 m), entre les niveaux IX et X (vers 1 950 m) pour les lieux d'alimentation et l'investissement reproductif, entre les niveaux XI et XII (vers 2 250 m) pour la taille.

Une analyse conduite sur la matrice des seuls traits biologiques considère ceux-ci comme une variable, et leur occurrence en un endroit donné comme autant de faits élémentaires. Ce que l'avifaune dit alors de l'altitude tient au lien qui existe entre les traits biologiques et la classe d'altitude, ce que l'ornithologue traduit en disant : « donnez-moi une liste de traits biologiques (biomasse, sédentarité, régime, etc.) et je vous dirai où l'avifaune habite ». L'ensemble des occurrences d'une tranche d'altitude réalise un contenu biologique, caractérisé par une moyenne. A la suite on peut faire une A.C.P. centrée de chacun des tableaux et représenter sa première coordonnée (Fig. 9).

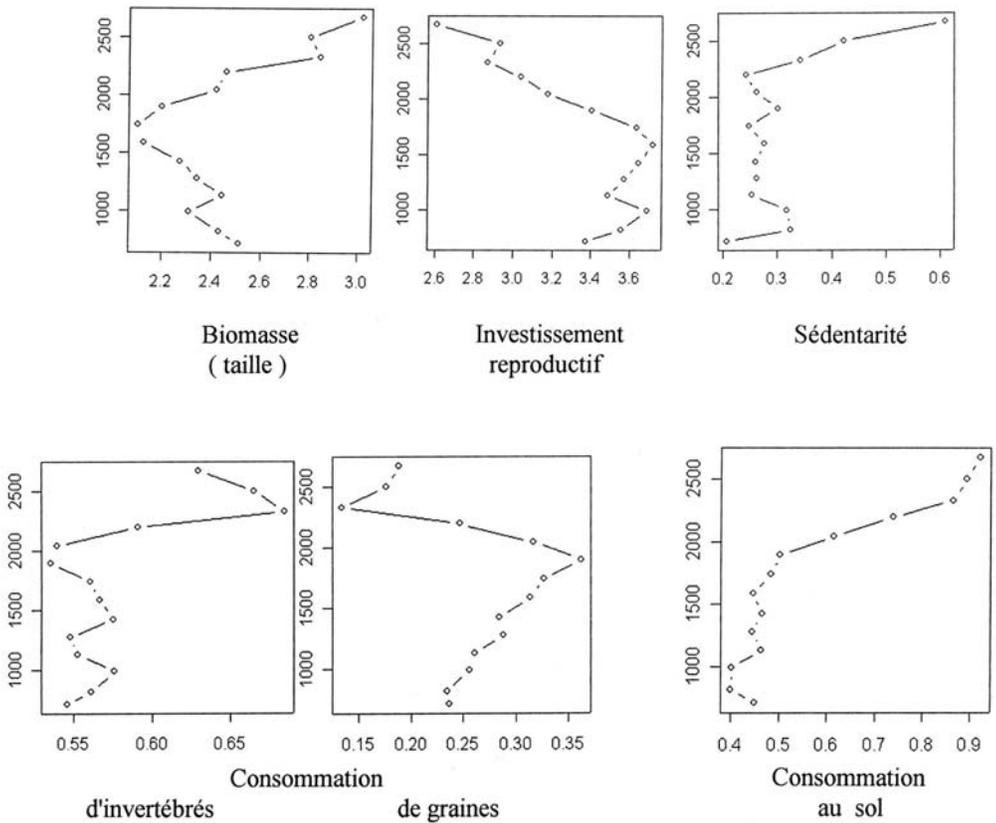
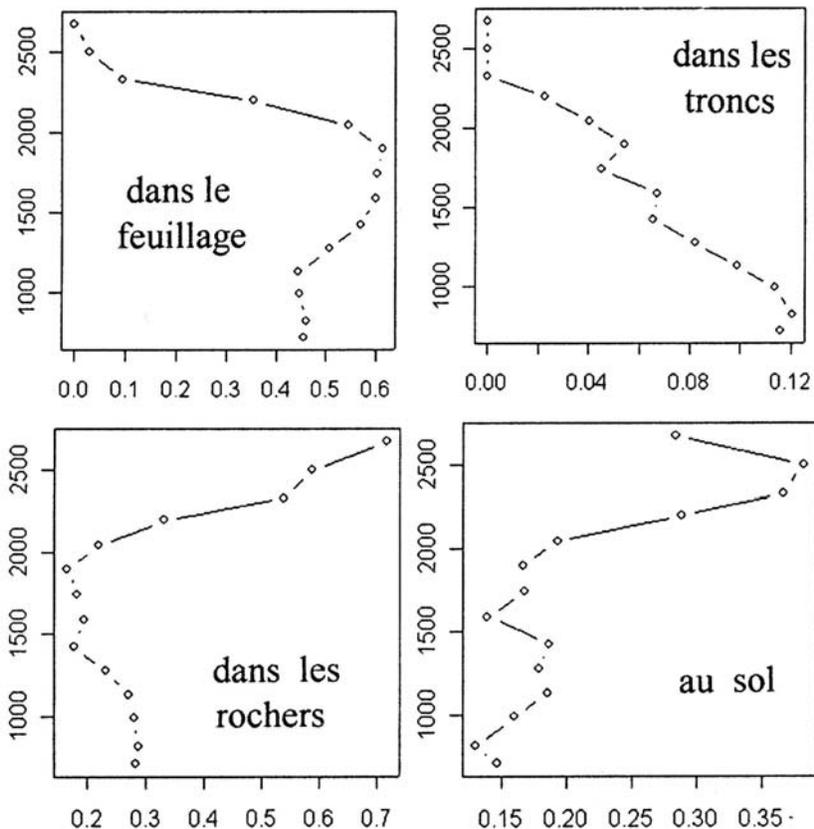


Figure 7. — Evolution des traits biologiques. En haut, taille, investissement reproductif et sédentarité ; en bas, régimes alimentaires.

Les avifaunes forestières (résineuse, mixte, feuillue) sont assez homogènes pour la plupart des traits biologiques, sauf pour la sédentarité, qui décroît des résineux aux feuillus, malgré l'altitude. Dans les 4 +/- 1 niveaux supérieurs (non boisés), on observe les préférences cohérentes suivantes : régime insectivore recherché au sol, nidification au sol ou en milieu rocheux, taille élevée et investissement reproducteur faible, sédentarité élevée ; l'inverse en général pour les 10 +/- 1 niveaux inférieurs (boisés), avec nidification dans la frondaison ou dans les troncs, une taille moyenne à faible, une faible sédentarité. On remarque — entre autres — les comportements migratoires bien distincts des avifaunes lignicoles et alpine : dans le premier cas, une faible sédentarité laisse place à une arrivée assez étalée des migrateurs ; dans le second, une plus forte sédentarité complétée par une vague d'arrivées relativement précoces, répond sans doute au processus de déneigement. Une analyse de la répartition des divers traits biologiques dans les 3 sous-ensembles A (collinéo-montagnard), B (subalpin) et C (alpin-nival) confirme le hiatus de premier ordre séparant espaces boisés et non boisés (C vs A et / ou B : 22 modalités sur 25), et celui de second ordre séparant milieux majoritairement feuillus et résineux (A vs B : 9 modalités sur 25 seulement) (compléments à paraître, XXIII, *Trav. sci. Parc nation. Vanoise*).

L'interface subalpin supérieur / alpin *stricto sensu* (niveaux X / XI) est bien le dénominateur commun de l'ensemble des traits biologiques, à comparer au profil déduit de la liste faunistique (Fig. 10). On comparera de même la typologie altitudinale déduite (par analyse en composantes principales ; Fig. 11) des traits biologiques d'une part (en haut) et de la composition faunistique d'autre part (en bas). On constate la similitude d'images pour-



Nidification

Figure 8. — Etagement des traits biologiques. Sites de nidification.

tant obtenues indépendamment. A partir du même transect, d'autres analyses multivariées peuvent être conduites sur les variables de milieu (compléments à paraître) ; une A.C.M. (Analyse des Correspondances Multiples) définit un plan où les paramètres Arbres, Rochers et Neige structurent la matrice de données. On retrouve le même « triangle » que dans la structure faunistique, alors même qu'elle n'est pas intervenue ici dans la constitution de la figure ; le lien est extrêmement fort et bidimensionnel : à une rotation près, les plans de co-inertie sont pratiquement identiques aux plans d'inertie. L'accord entre structures mésologique et faunistique est tel qu'une seule des deux suffirait pour analyser l'écosystème, illustrant leur « co-structuration ».

Ce qui frappe, dans l'ensemble des figures obtenues, est la parenté des formes générales, l'omniprésence d'un profil, d'un modèle indépendant de toute technique ou de toute approche biologique : évolution graduelle suivie d'une rupture brutale ; plus qu'un continuum entre les divers sous-étages bioclimatiques, il y a dichotomie entre étages boisés et étage alpin, quels que soient les paramètres retenus, externes ou internes, nonobstant la linéarité du paramètre thermique. Ceci laisse apparaître non seulement une cohérence biologique interne déjà entrevue (relations entre taille et régime alimentaire, entre taille et statut migratoire, par exemple), mais la possibilité d'une économie d'approche dans la recherche d'un modèle général. Il n'est pas besoin de rechercher dans un ensemble de données ou chez l'une d'entre elles (traits biologiques, composition avifaunistique, paramètres de

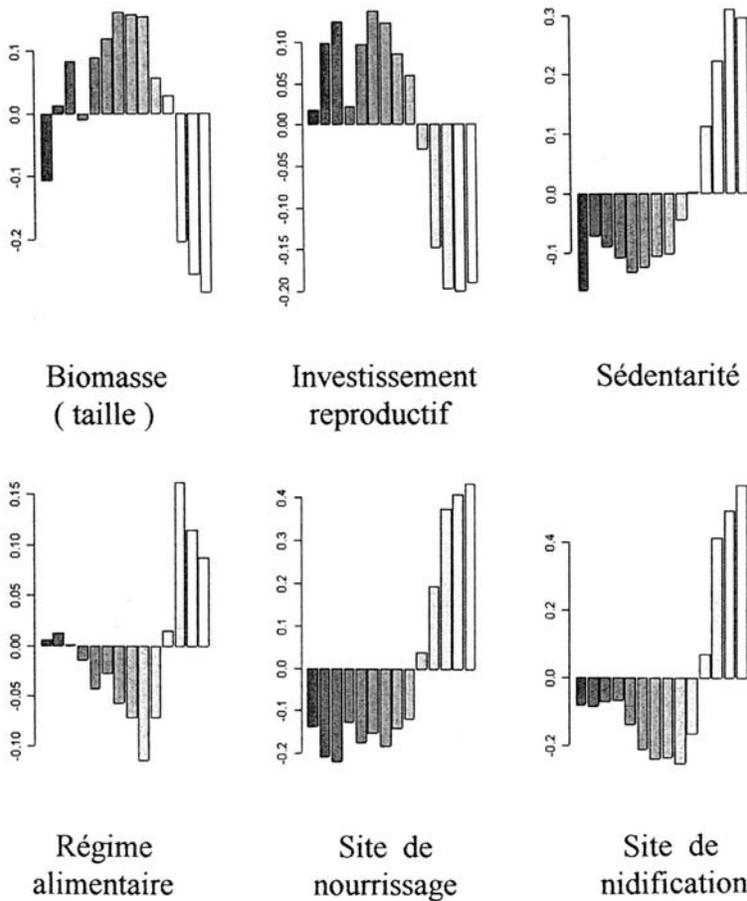


Figure 9. — Résumé de l'évolution des 6 traits biologiques (premier axe d'une analyse en composantes principales réalisée à partir des occurrences par classes d'altitude).

milieu) des composantes communes ; elles s'imposent d'elles-mêmes. Il y a « pré-adaptation mutuelle ». En d'autres termes, l'avifaune, par ses traits biologiques, épouse le milieu et rend donc compte de celui-ci ; à l'inverse, et corrélativement, le milieu ne peut appeler que les espèces localement « disponibles » (compte tenu de l'histoire des peuplements, particulièrement importante dans le milieu alpestre, suite aux phénomènes glaciaires et post-glaciaires, très actifs à l'échelle géologique).

Qu'on analyse les variables mésologiques seules, les variables faunistiques et / ou biologiques seules (par une méthode quelconque), ou simultanément, on retrouve toujours le même schéma : la variable altitude n'est pas une variable « sympathique ». Entre 600 et 2 000 mètres, on est dans un même milieu, entre 2 000 et 2 100 mètres on change de monde définitivement. De toute évidence, une première dichotomie s'impose donc entre niveaux boisés et non boisés, avec articulation vers 2 100 mètres ; entre ces deux sous-ensembles (I-X et XI-XIV), les paramètres de milieu Arbres, Arbustes, Buissons, Feuillus, Résineux, Habitations, Rochers et Neige sont d'ailleurs significativement différents ($t > 4,46$; d.d.l. = 13 ; $p < 0,001$) ; seuls Herbes et Eau ne le sont pas. Au-dessus, il y a disparition progressive de l'élément ligneux (arbustes, buissons), au profit de la strate herbacée (pelouses alpines : niveaux X et XI) puis minérale (sous-étage nival, niveaux XII à XIV). Cette casure entre étages boisés et non-boisé correspond bien à la réalité observée dans la plupart

**Résumé de la variation
de l'avifaune des traits biologiques**
(en abscisses, classes d'altitude)

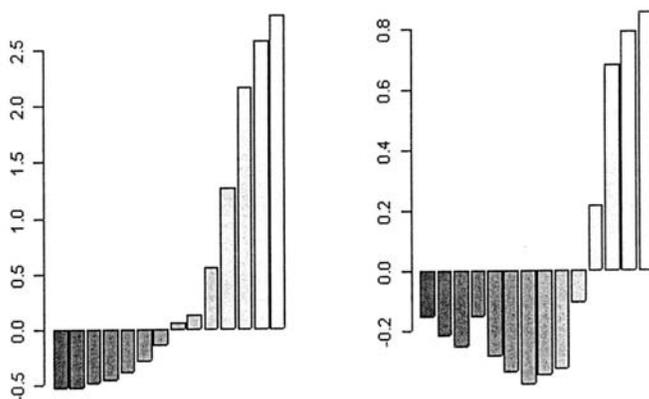
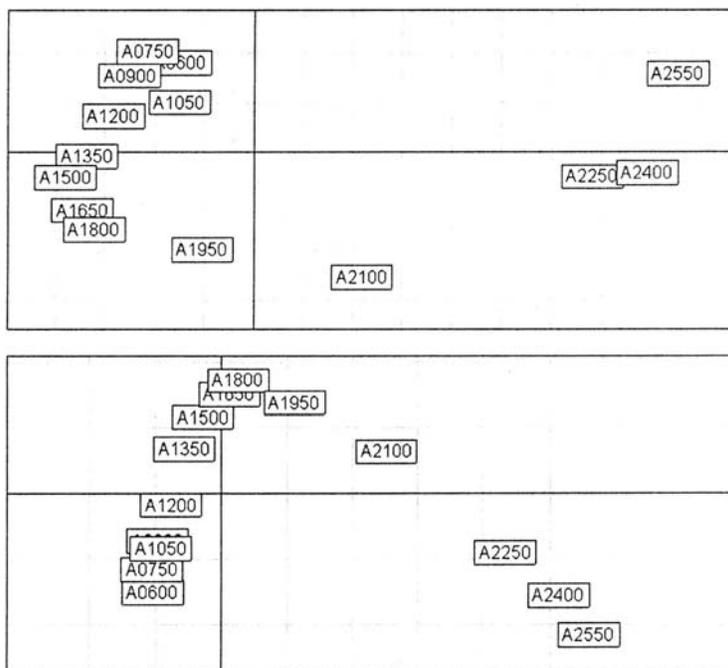


Figure 10. — Résumé de l'évolution de l'ensemble de l'avifaune (à gauche) et de l'ensemble des traits biologiques (à droite) en fonction des classes d'altitude.



**Typologie des classes d'altitude vue par
les traits biologiques (en haut) et leur avifaune (en bas)**

Figure 11. — Typologie comparée des classes d'altitude réalisée à partir de leurs traits biologiques (en haut ; 80 % de la variance expliquée par le plan F_1 - F_2 de l'analyse multivariée) et à partir de leur composition avifaunistique (en bas ; 73 % de la variance expliquée par le plan F_1 - F_2 de l'analyse multivariée).

des cas, et au modèle général d'étagement de la richesse qui en découle (Lebreton & Girard, 2005).

Cela avait été déjà entrevu : « *on peut donc, en simplifiant, considérer l'avifaune de montagne comme constituée de deux sous-ensembles majeurs : — celui de l'étage alpin-nival, à plus faible "investissement parental", donc à tendance démographique K ; — celui des étages boisés (et anthropisés), à tendance démographique r ; cette "taïga" sert de sous-bassement à la précédente toundra* » (Lebreton *et al.*, 2000 : 291). Encore fallait-il discuter et étayer cette proposition, qui homologue en outre les effets de l'altitude à ceux de la latitude (cf. « règle de Rapoport », *in* Stevens, 1992).

CONCLUSION

A l'issue de cette analyse structurale fondée sur la biologie de l'avifaune en montagne — outre l'existence d'une rupture entre étages boisés et non-boisé (quels que soient les paramètres retenus et les méthodes employées) — une constatation se fait jour, que l'on développera : le rôle pivot tenu par la taille (biomasse) dans les relations avifaune / milieu, qui permet de définir le portrait-robot des « candidats alpins », confrontés aux espèces des milieux boisés ; ce profil systématique sera éprouvé à partir de la liste des quelque 121 nicheurs potentiels de « l'espace valaisan » Ozenda *sensu*, au sein duquel s'insère la Vanoise (Lebreton *et al.*, 2000 : 297). Consécutivement, exprimons le « syndrome alpin-nival » : contrairement aux espèces des étages boisés et / ou anthropisés, l'avifaune des niveaux supérieurs exige ou tolère un paysage très ouvert, horizontal (= prairial) et / ou vertical (= rupestre), auquel s'ajoute une adéquation taille / migration permettant de satisfaire à la loi (thermo-énergétique) des surfaces corporelles. A partir de là :

1/ Sont à éliminer d'emblée toutes les espèces de petite taille ; il est symptomatique que, sur les 26 oiseaux de classe 1 (tous des Passereaux de biomasse < 15 g), aucun n'est alpin-nival, même marginalement. Restent donc 95 oiseaux.

2/ Puis sont à considérer 78 espèces arboricoles au sens large (51 forestières + 27 bocagères) pour qui l'arbre ou l'arbuste, en formations fermées ou semi-ouvertes, est un déterminant obligatoire du paysage. Ce nombre ne s'ajoute toutefois pas comme tel au précédent, dans la mesure où 21 des 26 petites espèces relèvent de ces milieux boisés (17 forestières + 4 bocagères). Restent donc $95 - (78 - 21) = 38$ espèces.

3/ Toujours « lignicoles », mais au niveau buissonnant, viennent ensuite 8 espèces (de la Pie-Grièche écorcheur à la Linotte, dont 5 de petite taille), exclues de l'étage alpin *stricto sensu* et rattachées à la « lande », considérée comme frange supérieure de l'étage subalpin. Restent alors $38 - (8 - 5) = 35$ espèces.

4/ Sont enfin à éliminer 4 + 6 espèces inféodées à des milieux particuliers (que n'illustrent pas vraiment lacs d'altitude et chalets d'alpage) : oiseaux aquatiques (du Colvert au Cincle), oiseaux anthropophiles (de l'Hirondelle de cheminée au Moineau domestique) ; à l'origine, plusieurs de celles-ci sont des cavernicoles (rupicoles et / ou arboricoles), aujourd'hui coupées du biotope originel (contrairement à d'autres, comme l'Hirondelle de fenêtre).

La liste des postulants à l'étage alpin se réduit donc finalement, dans le contexte biogéographique, à 9 espèces azonales, 10 praticoles et 6 rupicoles, soit 25 oiseaux dont 4 peuvent encore être écartés, au vu de leur marginalité au moins locale : Coucou, Caille, Bruants proyer et ortolan. Restent en fin de compte 21 espèces, « noyau dur » alpin-nival réparti entre falaises et alpages, dont l'analyse typologique permet d'expliquer quelques anomalies de second ordre et de mieux le comparer aux étages boisés qu'il surmonte.

Les grosses espèces (classes de taille 5 et 6, au delà de 250 g), au nombre de 7 (le tiers), sont toutes sédentaires-transhumantes ; la loi des surfaces corporelles joue à plein (l'ajout du Gypaète renforcerait le propos). Chez les espèces moyennes (classes de taille 2 à 4, entre 25 et 250 g), au nombre de 14, pas moins de 8 (du Rougequeue noir au Martinet alpin) sont migratrices, contraintes d'échapper au froid nocturne et / ou hivernal. Restent 6 oiseaux de taille moyenne, dont 4 (Tichodrome, Crécerelle, Hirondelle de rochers et Chocard) sont des transhumants. Quant à l'Accenteur alpin et à la Niverolle, le premier n'échappe pas à un

certain erratisme, tandis que la seconde (comme le Moineau soulcie, même famille des Plocéidés) place son nid assez profondément dans le substrat minéral, tamponnant ainsi les aléas thermiques. On constate néanmoins une hétérogénéité de l'avifaune alpine-nivale, les espèces rupestres étant en moyenne plus grosses, plus sédentaires, plus stratèges K et moins insectivores que les praticoles. La présence de quatre Rapaces pèse lourd dans ces différences.

Par rapport à l'avifaune subalpine qu'elle surmonte (résineuse et / ou mixte), l'avifaune alpine-nivale est donc globalement plus grosse et plus « stratège K », différence essentiellement due à sa fraction rupicole. Les Non-Passereaux sont pourtant en proportions identiques (un tiers) dans l'avifaune alpine-nivale (7 espèces sur 21) et dans l'étage subalpin (14 espèces sur 42). En fin de compte, la clé des tailles peut être formulée comme suit pour les oiseaux non forestiers :

Classe 1 (« petites espèces ») : pas assez grosses (thermiquement parlant) pour pouvoir être alpines, même en belle saison -----> EXCLUES

Classes 2-4 (« moyennes espèces ») : pas assez grosses pour être alpines en mauvaise saison -----> DOIVENT MIGRER (ou TRANSHUMER)

Classes 5-6 (« grosses espèces ») : suffisamment grosses pour être alpines, même en mauvaise saison -----> PEUVENT ÊTRE SÉDENTAIRES

Plus que l'altitude, variable « triviale », la taille est donc bien un déterminant essentiel de l'organisation de l'avifaune alpestre, ce qui renvoie à la Systématique, une parfaite gradation existant entre ces deux paramètres (Tab. X et XI).

Reste à voir ce que la Systématique offre comme expression à cette clé. Comparons à cet effet la liste potentielle des 121 oiseaux à celle des 98 réellement observés dans le transect Tarentaise. Pas moins de 24 oiseaux manquent à l'appel, dont 8 + 2 reçoivent une explication immédiate, la première d'ordre méthodologique (les I.P.A. diurnes ne peuvent prendre en compte les 7 Rapaces nocturnes et l'Engoulevent), la seconde d'ordre historique (en 1982, la Tourterelle turque et le Faucon pèlerin, toujours rares dans les Alpes, étaient loin d'avoir en France la fréquence qu'ils y connaissent aujourd'hui ; le Gypaète relève du même cas de figure).

Sur la douzaine d'espèces ainsi défailtantes, trois sont des hôtes farouches des forêts les plus denses : Grand Tétrás (souvenir historique en Savoie ...), GÉlinotte et Pic tridactyle. Les autres espèces sont bien présentes en Vanoise, mais de manière sporadique, dans le temps (Tarin, Gorgebleue, Hypolaïs icterine), et / ou dans l'espace (Circaète, Guignette, Moineau soulcie, GÉlinotte, etc.) ; la seule espèce vraiment déficiente dans notre échantillon est la Bartavelle, mais elle est discrète (hors chant), son territoire est vaste, et les ubacs de Tarentaise ne sont pas son terrain d'élection.

On constate une majorité de Passereaux pour les 4 premières classes de taille, l'inverse au delà : la plupart des gros oiseaux sont des Non-Passereaux. En toute logique, c'est donc à eux que l'étage alpin-nival devrait faire préférentiellement appel pour satisfaire à la règle thermo-énergétique des surfaces corporelles ; il n'en rien puisque la part de ce groupe (7 espèces sur 21, soit un tiers) y est identique à ce qu'elle est dans la liste générale (39 espèces sur 121). En fait, la règle thermique est bien respectée, le déficit pondéral alpin-nival étant comblé par deux mécanismes : d'une part les Rapaces présents à ces niveaux sont parmi les plus lourds (Aigle royal, Grand-Duc, Faucon pèlerin ; le Gypaète accentuerait le phénomène) ; d'autre part une famille de gros Passereaux, celle des Corvidés, vient à la rescousse, avec deux espèces parmi les plus grosses (Grand Corbeau, Crave) des huit qu'elle comporte. Il a été déjà montré en Vanoise que la fréquence des Corvidés double en moyenne tous les 250 mètres, du sous-étage collinéen au sous-étage nival (Lebreton *et al.*, 2000 : 275). Ce phénomène de « grossissement altitudinal » étant noté à divers niveaux taxinomiques, on peut y voir une variante (interspécifique) de la loi (latitudinale et intraspécifique) de Bergmann.

En fin de compte, le milieu de haute montagne imposant ses contraintes thermiques, directement (impératifs physiologiques) ou indirectement (physionomie de la végétation et ressources trophiques), seules peuvent s'y exprimer avec succès les espèces aviennes — en nombre relativement limité — capables de répondre à la double clé énoncée, d'autant que notre formulation logarithmique des biomasses (classes de taille ou biomasse consommante) ne doit pas faire illusion : les grosses espèces sont ici moins nombreuses que les

petites. A l'inverse, la plus longue liste des oiseaux arboricoles, de toutes tailles, offre une plus large palette, qualitative et quantitative, d'où le déficit spécifique constaté aux plus hauts niveaux par rapport aux niveaux forestiers de moindre cote.

REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement Daniel Chessel (Laboratoire de Biométrie de l'Université Lyon-I) pour son aide patiente et documentée dans le traitement et l'exploitation de nos données.

RÉFÉRENCES

- BLONDEL, J. (1975). — L'analyse des peuplements d'oiseaux, élément d'un diagnostic écologique. I. La méthode des échantillonnages fréquentiels progressifs (E.F.P.). *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 29 : 533-589.
- ESCOUFIER, Y. (1973). — Le traitement des variables vectorielles. *Biometrics*, 29 : 750-760.
- GÉROUDET, P. & CUISIN, M. (1998). — *Les Passereaux d'Europe*, Tomes 1 et 2. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel & Paris.
- GORDON, A.D. (1999). — *Classification*, 2nd edit., Chapman & Hall, London.
- GREENWOOD, J.J.D., GREGORY, R.D., HARRIS, S., MORRIS, P.A. & YALDEN, D.W. (1996). — Relations between abundance, body size and species number in British birds and mammals. *Phil. trans. R. Soc. Lond. B*, 351: 265-278.
- LEBRETON, Ph. & Girard, I. (2005). — Comment et pourquoi la richesse avifaunistique évolue-t-elle en montagne ? *Alauda*, 73 : 91-106.
- LEBRETON, Ph., LEBRUN, Ph., MARTINOT, J.-P., MIQUET, A. & TOURNIER, H. (2000). — Approche écologique de l'avifaune de Vanoise. *Trav. sci. Parc nation. Vanoise*, XXI : 5-304.
- OZENDA, P. (1994). — *Végétation du continent européen*. Delachaux & Niestlé, Neuchâtel & Paris.
- STEVENS, G.C. (1992). — The elevational gradient in altitudinal range : an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *Am. Nat.*, 140: 893-911.
- TERBORGH, J. (1977). — Bird species diversity on an Andean elevational gradient. *Ecology*, 58: 1007-1019.