

COMPARAISON DE L'AVIFAUNE DE SAPINIÈRES ET DE PINÈDES MÉDIO-EUROPÉENNES ET MÉDITERRANÉENNES

Philippe LEBRETON¹ & Michel THÉVENOT²

SUMMARY. — *Comparison of Medio-european and Mediterranean fir and pine forest bird communities.* — Bird communities of 11 fir forests (*Abies pectinata* and *A. pinsapo + maroccana*) and 6 pine forests (*Pinus silvestris* and *P. pinaster*) were compared along a 2000 km transect from the Vosges (N.-E. France) to the Middle Atlas (Marocco). A common background of *ca* 15 Palearctic bird species accounts for three quarters of relative abundances in all communities. However, significant differences appear at several levels. (1) Between the medio-european and Mediterranean biogeographical areas, middle latitudes of Spain prevent the presence southward of *ca* 10 species, such as the Goldcrest and the Bullfinch. Conversely, although belonging to the same faunistic region, 11 species, such as the Short-toed Tree Creeper and the Serin, are more frequent in the Mediterranean than further north. Over the two forest types investigated, there are only 33 Passerine species, over a total of 54, common to Middle Europe and the Mediterranean area. (2) *Abies* and *Pinus* forests have in common a striking figure of 46 bird species. The distinctive species are the Firecrest and the Blackcap in fir forests, the Crested Tit and the Common Crossbill in pine forests. As already noted by various authors, as a consequence of its insularity and mesological peculiarities the Mediterranean forest avifauna can be considered as an impoverished version of its Medio-european counterpart. (3) At the broad regional scale, a multivariate analysis shows an avifaunistic gradient running from climatic forests, mainly on north-facing slopes from Vanoise (French Alps) to the Pyrenees, to para-climatic pre-forests, mainly on south-facing slopes, in Andalusia and Marocco. In the former case, boreal bird species account for three quarters of the abundances in the community but less than half in the latter where the rest consists predominantly of rather biogeographically and ecologically ubiquitous species (*Carduelinae*, Woodlark, Rock Bunting) which, for a mix of ecological and anthropogenic reasons, are able to colonize more and more common southward thermo-xerophilous and open wooded landscapes.

RÉSUMÉ. — La comparaison de l'avifaune de 11 sapinières (*Abies pectinata* et *Abies pinsapo / marocana*) et de 6 pinèdes (*Pinus silvestris* et *Pinus pinaster*), échelonnées des Vosges au Moyen-Atlas sur un transect de 2000 km, montre l'existence d'un fond commun constitué par une quinzaine d'espèces d'oiseaux paléarctiques représentant les trois quarts du peuplement global (en abondance relative). Des différences significatives apparaissent néanmoins à plusieurs niveaux. (1) Entre les deux situations biogéographiques médio-européenne et méditerranéenne, l'Espagne moyenne joue le rôle d'obstacle vers le sud pour une dizaine d'oiseaux, du Roitelet huppé au Bouvreuil ; inversement, tout en relevant du même domaine faunistique, 11 espèces sont plus fréquentes en Méditerranée, du Grimpereau des jardins au Serin cini. Essences forestières confondues, il n'y a que 33 espèces en commun chez les 54 Passereaux inventoriés. (2) Entre les peuplements à *Abies* et *Pinus*, il n'y a pas moins de 46 espèces communes aux deux types de formations, indépendamment de leur localisation biogéographique ; les oiseaux discriminants sont le Roitelet triplebandeau et la Fauvette à tête noire dans les sapinières, la Mésange huppée et le Beccroisé des sapins dans les pinèdes. Comme déjà noté par divers auteurs, l'avifaune sylvoicole méditerranéenne peut être considérée comme un reflet appauvri de son homologue médio-européenne, phénomène dû à son insularité et à ses particularités mésologiques. (3) À l'échelle générale, une analyse multivariée fait apparaître un gradient au long duquel le passage se fait depuis les formations et avifaunes climatiques à dominante d'ubac, présentes de la Vanoise aux Pyrénées, jusqu'aux formations et avifaunes pré-forestières paraclimatiques à dominante d'adret, en Andalousie et au Maroc. Dans le premier cas, l'avifaune boréale représente les trois quarts de

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

² Laboratoire de Biogéographie et Écologie des Vertébrés, École Pratique des Hautes Études, Montpellier. Adresse pour correspondance : 353 chemin des Mendrous. F-34170 Castelnau-le-Lez. E-mail : michelthevenot@wanadoo.fr

l'abondance du peuplement avien, contre moins de la moitié dans le second. Plus qu'à une avifaune vraiment méditerranéenne, le complément fait appel à des espèces biogéographiquement et écologiquement plutôt ubiquistes (Carduélinés, Alouette lulu, Bruant fou), susceptibles de coloniser les boisements thermo-xérophiles et ouverts de plus en plus présents vers le sud, pour des raisons aussi bien naturelles qu'anthropiques.

En Europe occidentale moyenne, l'étage montagnard connaît deux conifères majeurs : en ubac surtout, le Sapin pectiné *Abies alba* Mill., de l'Ukraine aux Pyrénées espagnoles ; en adret, le Pin sylvestre *Pinus silvestris* L., présent de la Laponie à la Sierra Nevada (Jalas & Suominen, 1973). La situation est analogue à l'extrémité ouest du bassin méditerranéen, à l'étage oro-méditerranéen, où les deux essences sont remplacées par leurs vicariantes respectives : Sapin pinsapo (pris au sens large, incluant *Abies pinsapo* Boiss. et *A. maroccana* Trabut) et Pin maritime *Pinus pinaster* Ait. Notre propos est de comparer les avifaunes correspondantes pour faire la part des facteurs d'ordre biogéographique (plus général) et physionomique (plus local) dans les différences ornithologiques constatées.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les 17 situations forestières étudiées proviennent des auteurs d'une part (Alpes, massif Central, Andalousie, Maroc ; données inédites pour 4 des 9 situations), de la littérature ornithologique francophone (3 situations) et hispanophone (5 situations) d'autre part (Tab. I) ; elles s'inscrivent sur un axe nord-est / sud-ouest compris entre les latitudes 32 et 49° N, sur une distance de 2000 km (Fig. 1). Biogéographiquement, les situations relèvent de l'Europe moyenne (jusqu'aux Pyrénées incluses, 11 situations) ou de la Méditerranée (Andalousie + Maroc, 6 situations) ; usuellement, on parlera d'Europe ou de Méditerranée, de part et d'autre du 40^{ème} parallèle. Les températures moyennes annuelles des 17 situations ont été calculées pour la période 1951-1975 (compte tenu de l'âge des boisements lors des relevés ornithologiques), à partir de la référence 12,0°C pour Lyon-Bron (160 m), corrigée de 0,5°C par 100 mètres en altitude et pour 100 km en latitude (Tab. I).

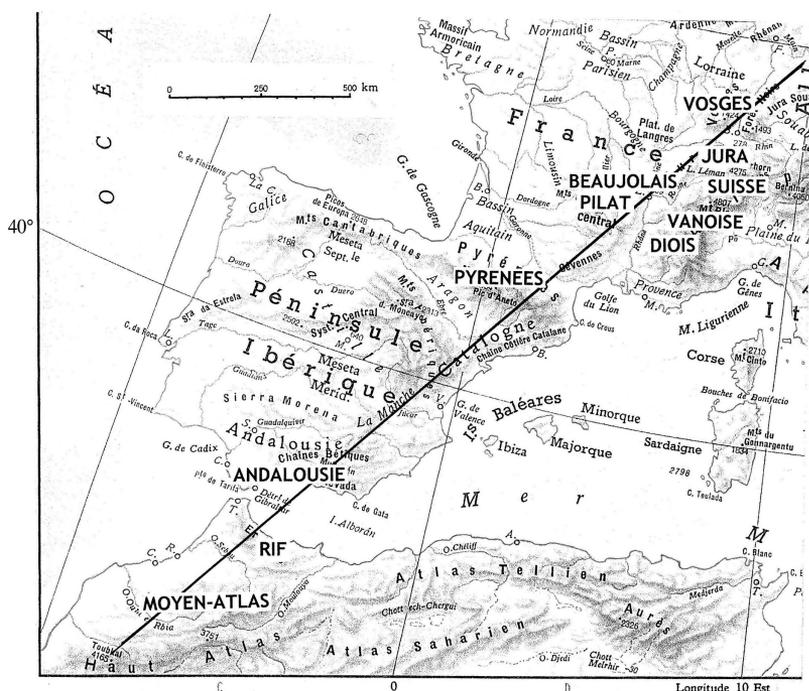


Figure 1. — Localisation géographique des 17 forêts étudiées pour leur avifaune, des Vosges au Moyen-Atlas.
Geographical localization of the 17 forests studied for their birdlife, from Vosges to Middle Atlas.

TABLEAU I

Description des 17 forêts étudiées pour leur avifaune, des Vosges au Moyen-Atlas
 Description of the 17 forests studied for their birdlife, from Vosges to Middle Atlas

Code	Situation	Latitude N	Altitude (m)	Temp. moy. annuelle °C	Pression de prospection	Technique de relevés	Référence
<i>Abies alba</i>							
A1	Jura, Risoux	46°40'	700	8,0	sur 12,5 km	17 I.K.A. convertis	Frochet, 1971
A2	Alpes, canton de Berne	46°35'	920	7,0	sur 14 ha	quadrats	Finger in Glutz, 1962
A3	Alpes, Vanoise	45°10'	1590	4,4	12 stations	16 I.P.A. convertis	Lebreton <i>et al.</i> , 1976
A4	Massif Central, Beaujolais	46°05'	750	8,1	14 stations	14 I.P.A. convertis	Lebreton & Pont, 1987
A5	Massif Central, Pilat	45°23'	1150	6,4	sur 12,5 ha	quadrats	Thévenot in Lebreton <i>et al.</i> , 1971
A6	Pyrénées a, ouest et centre	42°50'	1340	6,8	sur 20,1 km (100 ha)	I.K.A.	Purroy, 1974a
A7	Pyrénées b, ouest et centre	42°50'	1300	7,0	sur 29,4 km (147 ha)	I.K.A.	Purroy, 1974b
<i>Abies pinsapo</i>							
A8	Andalousie, Grazalema	36°46'	1275	10,1	sur 2,4 km (12 ha)	I.K.A.	Antunez <i>et al.</i> , 1989
A9	Andalousie, Yunquera	36°43'	1350	9,8	sur 1,4 km (7 ha)	I.K.A.	Antunez <i>et al.</i> , 1989
A10	Andalousie, Sierra Bermeja	36°30'	1300	10,1	3 stations	24 E.F.P. convertis	Lebreton, inédit
<i>Abies maroccana</i>							
A11	Maroc, Rif	35°04'	1700	8,9	9 stations	4 I.P.A. et 21 E.F.P.	Thévenot, inédit
<i>Pinus sylvestris</i>							
P1	Vosges, Hanau	49°00'	250	9,1	sur 125 ha	I.P.A. convertis	Muller, 1981
P2	Alpes, Vanoise	45°15'	1450	5,0	8 stations	15 I.P.A. convertis	Lebreton <i>et al.</i> , 1976
P3	Alpes, Diois	44°40'	1160	7,8	16 stations	16 I.P.A. convertis	Lebreton & Choisy, 1991
P4	Pyrénées, centre	42°40'	-	7,0	sur 16,5 km (82 ha)	I.K.A.	Purroy, 1974c
<i>Pinus pinaster</i>							
P5	Andalousie, Sierra Bermeja	36°30'	1050	11,6	4 stations	26 E.F.P. convertis	Lebreton, inédit
P6	Maroc, Moyen Atlas	33°35'	1700	9,7	2 stations	4 I.P.A. et 6 E.F.P.	Thévenot, inédit

La nomenclature spécifique avienne est conforme à celle de la Commission d'Avifaune Française (C.A.F., 2007). A comparer les relevés ornithologiques des 11 (*Abies*) + 6 (*Pinus*) situations, il apparaît vite que leur hétérogénéité méthodologique (quadrats ; relevés sur itinéraires-échantillons I.K.A., Indices kilométriques d'abondance ; relevés par points I.P.A., Indices ponctuels d'abondance ; E.F.P., Echantillonnage fréquentiel progressif) rend illusoire une conversion commune en densités dites absolues. En outre, à partir des I.P.A. (*sensu* Blondel *et al.*, 1970), le problème se pose de la validité de coefficients de conversion obtenus par des observateurs et des étalonnages différents. Utilisant ces données brutes, on peut néanmoins accéder, à l'intérieur de chaque situation (ou entre situations étudiées par la même méthode et par les mêmes observateurs) à un classement des espèces permettant d'obtenir pour chacune un *indice d'abondance relatif* par rapport au total de chaque peuplement. Ces indices sont alors comparables bien que probablement entachés, du moins pour certains, par des imprécisions de second ordre ; c'est notamment le cas de la sapinière andalouse de la Sierra de Bermeja où seuls des E.F.P. sont disponibles, bien que la comparaison I.P.A. / E.F.P. de la sapinière rifaine puisse valider ces données. On peut dès lors comparer entre eux les ensembles avifaunistiques grâce à des analyses statistiques sur des échantillons constitués de tout ou partie des diverses situations.

Les différences d'abondance relative de chaque espèce d'oiseau en fonction de l'essence forestière et / ou de la situation biogéographique ont été évaluées par les tests usuels de Student ou du Chi², complétés par des tests non paramétriques comme le test U de Mann-Withney, effectués avec le logiciel « R » (R Development Core Team, 2005). Les préférences de chaque espèce en termes d'orientation ont été exprimées par l'indice « ubac / adret » qui est le rapport, exprimé en %, existant entre la somme des observations faites en ubac (NW, N et NE) et la somme de toutes celles faites en adret (SW, S et SE) et en ubac (Lebreton *et al.*, 2000, p.78). Le tableau II donne pour chaque situation la liste des espèces d'oiseaux, documentées pour leurs abondances relatives au sein du peuplement ornithologique. Au delà (analyses d'ensembles), une perte d'information doit et peut être consentie pour obtenir des matrices semi-quantitatives susceptibles d'analyses multivariées globales. À cet effet, on a procédé à un regroupement des données en 7 classes d'abondance relative délimitées comme suit par rapport au total du peuplement : (0) : absence totale ; (1) : de 0,1 à 1,0 % inclus (espèces très rares) ; (2) : de 1,1 à 2,0 % inclus (espèces rares) ; (3) : de 2,1 à 4,0 % inclus (espèces peu communes) ; (4) : de 4,1 à 8,0 % inclus (espèces communes) ; (5) : de 8,1 à 12,0 inclus (espèces fréquentes) ; (6) : au delà de 12 % (espèces très fréquentes).

Un problème particulier intéresse trois taxons représentés le long du gradient étudié par des espèces vicariantes. Deux d'entre elles sont séparées par la Méditerranée : le Pic vert *Picus viridis* et la Mésange bleue *Parus caeruleus*, présents en Europe et respectivement remplacés au Maghreb par le Pic de Levailant *Picus levailantii* et la Mésange maghrébine *Parus teneriffae*. Le troisième cas concerne le Pouillot véloce *Phylloscopus collybita* et le Pouillot ibérique *Phylloscopus ibericus* qui entrent en contact dans le sud-ouest de la France et le nord de la péninsule ibérique ; récemment reconnues, les deux dernières espèces n'avaient pas été distinguées lors des relevés de terrain en Espagne. Dans toutes les analyses, ces trois taxons ont été considérés globalement, compte-tenu de leurs proximités bio-écologiques. Un quatrième taxon, présentant des espèces différentes de part et d'autre de la Méditerranée, aurait pu figurer ici ; il s'agit du « couple » Gobemouche noir *Ficedula hypoleuca* / Gobemouche de l'Atlas *Ficedula speculigera*. Mais, contrairement au Gobemouche noir en Europe, le Gobemouche de l'Atlas n'a pas été rencontré dans notre échantillonnage et ne semble pas peupler les forêts de conifères du Maroc (Thévenot, 1982). Un autre problème est présenté par les avifaunes de deux sapinières andalouses où les Columbides et les Picides n'ont pas été pris en compte par les auteurs espagnols. Malgré l'intérêt présenté a priori par ces oiseaux (notamment les Grimpeurs), une analyse particulière conduite sur les 15 situations où figurent les 5 espèces en cause (3 Picides et 2 Columbides) n'a pas apporté d'information complémentaire substantielle, ce qui s'explique probablement par des densités faibles dues aux grands cantons de ces grosses espèces. Le corps des discussions s'appuiera donc surtout sur l'ensemble des Passereaux, autres groupes taxonomiques (dont les Rapaces) exclus.

Deux types d'analyses multivariées ont été conduits sur les indices de classes, l'A.H.A., Analyse Hiérarchique Ascendante (distances euclidiennes) et l'A.F.C., Analyse Factorielle des Correspondances (réalisées avec le logiciel d'analyse multivariée et de représentation graphique ADE-4, Thioulouse *et al.* 1997). Pour ce faire, on a éliminé le contingent des oiseaux à la fois peu fréquents et / ou abondants sur l'ensemble des situations étudiées, pour éviter un « bruit de fond » dans les tableaux de données ; il s'agit des 12 espèces présentant, sur les 17 situations, une somme d'indices de classe inférieure à 4 (à titre indicatif, le Pinson, espèce la mieux représentée, a une somme d'indices de classe égale à 92, pour une valeur maximale de $6 \times 17 = 102$), à savoir une espèce (Pouillot siffleur) présente trois fois avec l'indice 1, six espèces (Bruants jaune et zizi, Fauvettes passerinette et pitchou, Pouillot fitis, Tarin) présentes deux fois avec des indices 1 et 2, cinq espèces (Cassenois, Merle bleu, Hypolaïs obscure, Fauvette grisette, Venturon) présentes une fois avec l'indice 3. Il aurait été trop sévère d'éliminer les 4 espèces de somme d'indices égale à 4 (Alouette lulu, Fauvette des jardins, Merle à plastron, Rougequeue noir, présents chez *Abies* et *Pinus*). Inversement, pour éviter « le brouillard par le haut », on aurait pu songer à éliminer les espèces « fortes et homogènes » (p. ex. celles dotées de l'indice 5 dans toutes les situations) ; mais l'espèce la plus uniforme, la Mésange noire, présente déjà 5 situations de classe 6, 10 de classe 5 et 2 de classe 4, réparties entre pins et sapins. Au total, l'ensemble des 59 espèces diminués des 12 Passereaux précités et des 5 Picides + Columbides revient ici à 42.

TABLEAU II

Liste des espèces d'oiseaux : abondance relative (en %), richesse et diversité (calculée selon Shannon et Weaver). Sapinières = A1-A11 ; pinèdes = P1-P6
 List of the birds, with mention of relative abundance (%), richness and diversity (calculated according to Shannon and Weaver). Fir forests = A1-A11, pine forests = P1-P6)

Espèces	Noms latins	Sapinières										Pinèdes							
		A1	A2	A3	A4	A5	A6	A7	A8	A9	A10	A11	P1	P2	P3	P4	P5	P6	
Colombidés et Picidés																			
1	Pigeon ramier	0,2	5,4	0,3	0,5	0,1	0,1	0,3	-	-	0	0,5	0,2	0,2	0,5	1,2	0,7	1,2	
2	Pigeon colombin	0	1,4	0	0	0	0	0	-	-	0	1,6	0	0	0	0	0	0	
3	Pic noir	0,1	0	0,5	0	1,2	0,1	0,8	-	-	0	0	0,1	0	0,8	0,4	0	0	
4	Pic vert/Levaillant	0,1	1,4	0,1	0	0	0	0,2	-	-	2,2	1,1	0,1	0,1	0,3	0,2	0,4	0,7	
5	Pic épeiche	0,4	1,4	1,4	0,9	0,1	0,1	0,2	-	-	2,8	1,2	2,5	1,1	0,8	1,2	1,4	0,4	
Passereaux																			
6	Alouette lulu	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,5	0,4	0	0	0	0	0	1,8	0
7	Pipit des arbres	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2,8	0	0	2,4	0	0	
8	Troglodyte mignon	11	4,5	4,9	10,7	7	7,8	6,4	4,1	8	12,9	6,7	5,3	0	2,9	10,6	11,1	11,1	
9	Accenteur mouchet	2,6	0	7	1,9	3,5	2,7	1,1	0	0	0	0	0	5,2	0	4,1	0	0	
10	Rougegorge familier	5,9	4,5	7	7,6	7	8,4	11,7	15,5	1,8	12,9	6,7	9,8	4,5	10,7	10	8,6	6	
11	Rougequeue noir	0	0	0	0	0	0	0,2	0	1,3	0	0	0	0,9	0	0	0	0	
12	Rougequeue à front blanc	0,2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9,7	2,3	4,3	0	0	0	0	
13	Merle bleu	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,1	0	0	0	0	0	0	0	
14	Merle noir	2,4	9	1,5	3,8	0,7	0,8	2	4	2,7	4,3	3	0,4	0,5	4,8	5,2	2,2	4,3	
15	Merle à plastron	0	0	2,3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,5	0	0	0	0	
16	Grive draine	1,4	1,5	0,3	0,5	0,4	0,6	0,2	0	0,5	0,2	1	0,4	0,9	2,3	1,4	0,2	1,2	
17	Grive musicienne	2,6	9	1,4	2,2	1,4	3,8	5,1	0	0	0	0	0,5	0	2,2	2	0	0	
18	Fauvette des jardins	0	0	0,4	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,2	0,2	0	0	
19	Fauvette à tête noire	7,3	1,5	0	8,2	3,5	5	1,5	6,1	12,1	0	0	0,8	0	1,1	1,7	0,9	0	
20	Fauvette grisette	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,6	
21	Fauvette passerinette	0	0	0	0	0	0	0	0,9	0,9	0	0	0	0	0	0	0	0	

Espèces	Noms latins	Sapinières										Pinèdes							
		A1	A2	A3	A4	A5	A6	A7	A8	A9	A10	A11	P1	P2	P3	P4	P5	P6	
22	Fauvette pitchou		0	0	0	0	0	0	0	0,9	0,8	0	0	0	0	0	0	0	0
23	Hypolaïs obscure		0	0	0	0	0	0	0	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
24	Pouillot véloce/ ibérique	3,3	3	1,1	3,7	0,7	0	0	2,6	0	0	0	4,6	0	9,3	1,9	0	0	
25	Pouillot fitis		0	0	0,9	0	0	0	0	0	0	0	1,9	0	0	0	0	0	
26	Pouillot de Bonelli		0	0	1	0	0	0	7,5	18,1	0	5,5	0	3,6	0	3,3	0	7,8	
27	Pouillot siffleur	0,2	0	0,2	0	0	0	0	0	0	0	0	0,3	0	0	0	0	0	
28	Roitelet huppé	10,4	6	12,4	11,9	15,1	17,8	9	0	0	0	0	2,7	9,6	0,8	0,7	0	0	
29	Roitelet à triple bandeau	8,3	6	4,8	6	13,9	15,7	14,4	21	5,9	3,2	15,5	2,5	0	11,3	11,8	1,8	12,4	
30	Gobemouche gris		0	0	0	0	0	0,4	0	0	0	0,8	0	0	0	0	0	3,1	
31	Gobemouche noir		0	1,5	0	0	0	0	0	0	0	0	8,2	0	0	0	0	0	
32	Mésange charbonnière	0,2	1,5	0	0,3	0	0,4	2,2	2,3	1,3	8	7	6,5	0	0	1	9,2	3,1	
33	Mésange bleue/ maghrébine		0	0	0	0	0	1,8	6,3	0	0	7	0,4	0	0	0,5	0	4,7	
34	Mésange noire	8,5	9	10,6	8,9	16,2	16,1	11,6	8,6	15,8	10,2	7	8,7	13	11,5	12,5	6,2	9,8	
35	Mésange nonnette	1,2	0,8	0	0	0,3	0	1,4	0	0	0	0	7,3	0	0,6	0,2	0	0	
36	Mésange boréale	0,4	1,5	7,6	3	0	0	0	0	0	0	0	0	15,3	0	0	0	0	
37	Mésange huppée	5,9	4,5	6,7	4,7	5,8	3,6	1,3	5,2	3,1	11,8	0	7	16,1	13,5	5,2	20,2	0	
38	Mésange à longue queue	1,6	0	0	0	0	0	0,7	0	0	0	0	0	0	0	0,7	0,7	0	
39	Sittelle torchepot	2,6	1,5	0	1	0,7	0	4,5	0	0	8,6	7,7	2,4	0	1,1	0,9	3,2	3,1	
40	Grimpereau des bois	2,8	3	2,9	0	0,3	3,3	5,1	0	0	0	0	5,6	1,8	0	0	0	0	
41	Grimpereau des jardins	0	0	0	4,2	3,5	1,9	2,5	11,2	3,6	10,7	7,3	0,8	0	0,9	3,4	7,3	4,7	
42	Étourneau sansonnet	0,2	0	0	0,9	0	0	0	0	0	0	0	2,6	0	0	0	0	0	
43	Geai des chênes	0,2	3	0,3	1,2	0,4	0,6	1,8	0,9	0,9	0,3	1,7	0,5	0,4	0,2	1,4	0,9	0,4	
44	Casse-noix moucheté	0	0	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	

Espèces	Noms latins	Sapinières										Pinèdes							
		A1	A2	A3	A4	A5	A6	A7	A8	A9	A10	A11	P1	P2	P3	P4	P5	P6	
45	Cornelle noire		3	0	0	0	0,1	0,2	0	0	0	0	0	0	0	0	0,7	0	0
46	Grand Corbeau		0	0	0	0	0,2	0	0	0	0,4	0	0	0	0	0	0,2	0,5	0,4
47	Pinson des arbres	16,9	19,5	16,9	13,2	18,5	7,5	13	3,4	5,9	12,9	7,7	13,8	14,6	18,4	12,6	11,5	17,9	
48	Chardonneret élégant	0	0	0	0,6	0	0	0	0,2	1,8	0	0	0	0,3	0	0	1,4	1,6	
49	Linotte mélodieuse	0	0	0	0	0	0	0	0	2,7	0	0	0	0	0	0	2,1	0	
50	Serin cini	0	0	0	0	1,1	0,2	0,2	0,2	9	0,3	3,1	0	0	0,2	0,7	0	2,3	
51	Tarin des aulnes	0	0	0	0	0,4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,8	0	0	
52	Venturon montagnard	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2,9	0	0	0	0	
53	Verdier d'Europe	0,1	1,5	0	0	0	0	0	0	1,3	0,3	0	0	0	0	0	1,4	1,1	
54	Beccroisé des sapins	0,4	0	0,4	0,2	0,4	0	0,6	0	1,3	0,3	0,2	1,7	1,6	1,3	1,7	0	0	
55	Bouvreuil pivoine	3,1	3	10,3	3,9	0,7	2,3	0,6	0	0	0	0	0	2,2	6,8	0,7	0	0	
56	Grosbee casse-noyaux	0,4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,2	0	0	0	0	0	3,5	
57	Bruant jaune	0	1,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,2	0	
58	Bruant zizi	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,4	0	0	0	0	0,2	0	
59	Bruant fou	0	0	0	0	0	0	0	0	0,5	0,8	0	0	1,8	0	1,1	8,9	0	
		27	23	22	24	20	20	27	(17)	(23)	19	21	26	20	20	32	20	20	
Richesse		3,94	4,03	3,72	3,40	3,97	3,55	3,88	3,51	3,76	3,48	3,87	4,11	3,57	3,53	4,11	3,64	3,80	
Indice de diversité																			

RÉSULTATS

ANALYSE AVIFAUNISTIQUE GLOBALE

Approche univariée

Quinze espèces sur 54 Passereaux sont à considérer comme constantes, présentes dans tout ou partie notable des 17 situations globalement considérées (Tab. III) : Pinson des arbres *Fringilla coelebs*, Mésange noire *Parus ater*, Rougegorge *Erithacus rubecula*, Merle noir *Turdus merula*, Geai des chênes *Garrulus glandarius* (17 / 17 ; elles représentent à elles seules 36 % du peuplement global moyen) ; Roitelet triple-bandeau *Regulus ignicapillus*, Troglodyte *Troglodytes troglodytes*, Mésange huppée *Parus cristatus* et Grive draine *Turdus viscivorus* (16 et 15 / 17 ; 24 %) ; Roitelet huppé *Regulus regulus*, Grimpereau des jardins *Certhia brachydactyla*, Fauvette à tête noire *Sylvia atricapilla*, Mésange charbonnière *Parus major*, Sittelle torchepot *Sitta europaea* et Becroisé des sapins *Loxia curvirostra* (13 à 11 / 17 ; 17 %). Au total, ces 15 espèces constituent 80 % des peuplements de sapinières, 74 % des peuplements de pinèdes, soit plus des trois quarts de l'ensemble des peuplements. On trouve en tête trois super-ubiquistes, qualifiés par leurs faibles coefficients de variation (= rapport de l'écart-type à la moyenne) calculés entre les 17 situations éco-géographiques : Mésange noire (27 %), Pinson des arbres (35 %), Rougegorge (40 %) ; seule la première espèce relève franchement des résineux. A l'opposé de ce noyau dur existe un « sous-ensemble flou » de 20 espèces, notées dans moins de 4 des 17 situations : de l'Alouette lulu *Lullula arborea* au Rougequeue noir *Phoenicurus ochruros* (3 fois), du Pipit des arbres *Anthus trivialis* à la Fauvette pitchou *Sylvia undata* (2 fois), de la Fauvette grisette *Sylvia communis* au Venturon *Carduelis citrinella* (une seule situation).

TABLEAU III

Liste ordonnée (fréquences et abondance relative) des 15 principaux oiseaux du transect en fonction des essences forestières et de la géographie

The 15 main birds ordered on the transect, according to trees species and geography (frequency and relative abundance)

Espèce	Fréquence (sur 17)	Abondance relative (moyenne et écart-type)				
		globale	sapinières	pinèdes	Europe	Méditerranée
1 Pinson des arbres	17	13,2 (4,8)	12,3 (5,5)	14,8 (2,8)	15,0 (3,5)	9,9 (5,3)
2 Mésange noire	17	10,9 (3,0)	11,1 (3,4)	10,3 (2,6)	11,5 (2,8)	9,6 (3,4)
3 Rougegorge familier	17	8,2 (3,4)	8,1 (3,9)	8,3 (2,5)	7,9 (2,4)	8,6 (5,0)
4 Merle noir	17	3,0 (2,2)	3,1 (2,3)	2,9 (2,2)	2,8 (2,7)	3,4 (0,9)
5 Geai des chênes	17	0,9 (0,7)	1,0 (0,9)	0,6 (0,4)	1,5 (2,2)	0,9 (0,5)
6 Roitelet triple-bandeau	16	9,1 (5,9)	10,4 (5,8)	6,6 (5,8)	8,6 (5,2)	10,0 (7,6)
7 Troglodyte mignon	16	7,4 (3,5)	7,6 (2,8)	6,8 (4,8)	6,4 (3,5)	9,0 (3,3)
8 Mésange huppée	15	6,7 (5,6)	4,8 (3,1)	10,3 (7,5)	7,1 (3,8)	6,0 (4,3)
9 Grive draine	16	0,8 (0,6)	0,6 (0,5)	1,1 (0,8)	0,9 (0,7)	0,5 (0,5)
10 Roitelet huppé	11	5,7 (6,2)	7,5 (6,7)	2,3 (3,7)	8,8 (3,9)	0,0 (0,0)
11 Grimpereau des jardins	13	3,5 (3,6)	4,1 (4,0)	2,9 (2,8)	1,6 (1,6)	7,5 (3,1)
12 Fauvette à tête noire	12	3,0 (3,6)	4,1 (4,0)	0,8 (0,7)	4,6 (3,6)	3,2 (5,0)
13 Mésange charbonnière	13	2,5 (3,1)	2,1 (2,8)	3,3 (3,8)	1,1 (1,9)	2,9 (3,2)
14 Sittelle torchepot	12	2,1 (2,6)	2,4 (3,2)	1,8 (1,3)	1,3 (1,4)	2,2 (2,6)
15 Becroisé des sapins	12	0,6 (0,6)	0,3 (0,4)	1,1 (0,6)	0,8 (0,7)	0,3 (0,5)

Entre ces deux groupes se situent 19 espèces présentes dans 10 à 4 des 17 situations, de la Grive musicienne *Turdus philomelos* et du Bouvreuil *Pyrrhula pyrrhula* (10 fois), à la Fauvette des jardins *Sylvia borin* au Rougequeue à front blanc *Ph. phoenicurus* (4 fois), en passant par le Grimpereau des bois *Certhia familiaris* (8 fois) ou le Verdier *Carduelis chloris* (6 fois). C'est en fait surtout dans ce groupe qu'il conviendra de rechercher les espèces susceptibles de distinguer entre elles les situations géographiques ou écologiques, les espèces peu fréquentes n'apportant pas assez d'information et les espèces constantes saturant celle-ci. Le cas du Pinson est néanmoins instructif, dont un gradient est observé au long de la trajectoire Vosges / Moyen-Atlas (cf. Fig. 1), gradient lui-même lié à la nature des essences forestières : sur l'ensemble des 17 situations, ses abondances sont bien corrélées (négativement) aux distances kilométriques mesurées sur cette trajectoire ($r = -0,563$; $p = 0,018$) [ou aux abscisses sur l'axe F_1 de l'A.F.C. ($r = -0,493$; $p = 0,042$), voir ci-dessous] ; plus globalement, l'abondance relative moyenne de cette espèce est significativement plus élevée dans les 11 situations médio-européennes que dans les 6 situations méditerranéennes : 15,0 (3,5) vs 9,9 (5,3) % ($U = 54$; $p = 0,039$). De la Suisse au Pilat, le Pinson est toujours l'espèce la plus commune mais, à partir des Pyrénées, il n'occupe plus en moyenne que le 5ème rang. Pour autant, la différence n'est pas univoque puisque notée seulement pour les sapinières (*A. alba* vs *A. pinsapo / maroccana*), avec une densité double en Europe de ce qu'elle est en Méditerranée [15,1 (4,1) vs 7,5 (4,0) % ; $U = 26$; $p = 0,029$] ; en revanche, pour les pinèdes (*P. silvestris* vs *P. pinaster*), l'uniformité est la règle [14,9 (2,5) vs 14,7 (3,2) %]. On voit donc, au moins sur cet exemple majeur, que la situation peut être bivariable.

Approche multivariée

Affinant la démarche précédente, une analyse multivariée (A.F.C. conduite sur les indices de classes) de la matrice 17 situations x 42 espèces assimile très nettement le premier axe (qui porte 25 % de l'information matricielle) à un gradient latitudinal : une relation hautement significative ($r = +0,942$; $p << 0,001$) apparaît entre les abscisses sur F_1 des 17 situations et leur positionnement géographique projeté sur l'axe reliant les deux extrémités Vosges et Moyen-Atlas du gradient (Fig. 2) ; l'abscisse zéro sépare les domaines médio-européen (de la Vanoise aux Pyrénées incluses : 11 situations) et méditerranéen (Andalousie et Maroc : 6 situations). Parallèlement, une Analyse Hiérarchique Ascendante (15 situations, avec Pics et

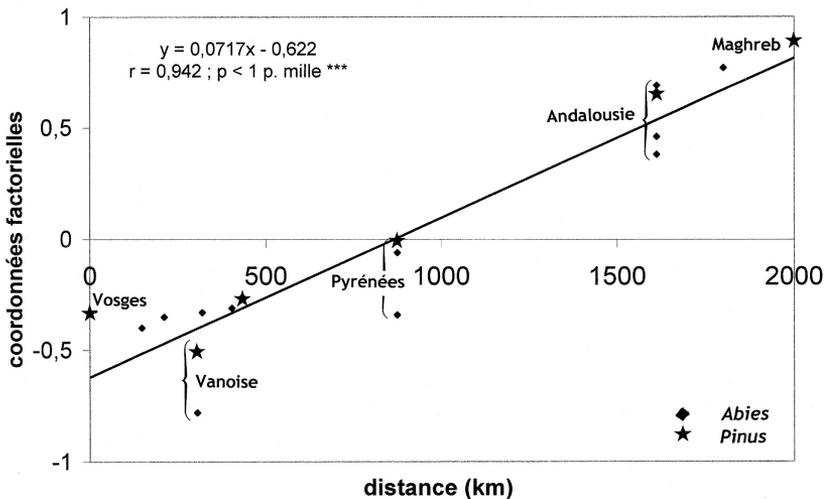


Figure 2. — Corrélation entre les ordonnées des peuplements d'oiseaux sur l'axe F_1 de l'analyse multivariée et leur situation géographique sur le transect.
Correlation between ordinates of the birds communities on the first axis of the multivariate analysis and their localization on the geographical transect.

Pigeons) classe à l'opposé d'une part 6 des 7 sapinières européennes, d'autre part les 4 formations méditerranéennes, essences confondues, confirmant ainsi la complexité géographique et physiologique du déterminisme général de l'avifaune. Les axes 2 et 3 (qui portent pourtant 15 et 11 % de l'information) n'ont pas fourni d'interprétation écologique ou biologique utilisable (sur l'axe F₂, la situation Vosges emporte l'essentiel de l'information, à cause du Gobemouche noir, dont c'est la seule station ; sur l'axe F₃ il s'agit de la situation Andalousie / Bermeja, de faible richesse avifaunistique). La discussion s'est donc concentrée sur la dimension biogéographique générale étayée par F₁, sans négliger pour autant les distinctions de niveau mésologique relevées entre essences forestières présentes sous les mêmes latitudes.

En ce qui concerne les espèces aviennes, la même analyse multivariée permet de distinguer deux sous-ensembles extrêmes le long de l'axe F₁ (Fig. 3) :

(1) un *groupe septentrional* (abscisses inférieures ou égales à - 0,7) de 8 espèces, composé (à partir de la plus extrême) du Merle à plastron *Turdus torquatus*, de la Mésange boréale *Parus montanus*, du Bouvreuil, du Roitelet huppé, du Grimpereau des bois, de l'Accenteur mouchet *Prunella modularis*, du Gobemouche noir et de la Fauvette des jardins. Il s'agit manifestement d'une avifaune de forêts fraîches et plutôt denses.

(2) un *groupe méridional* (abscisses supérieures ou égales à + 0,7) de 10 espèces, composé (à partir de la plus extrême) du Gobemouche gris *Muscicapa striata*, de la Linotte *Acanthis*

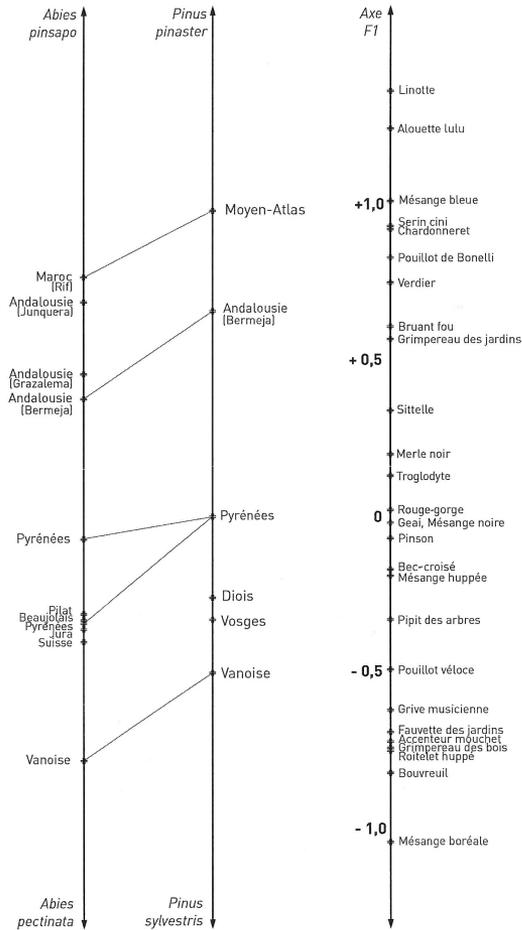


Figure 3. — Positionnement des principales espèces aviennes et des stations résineuses sur l'axe F₁ de l'analyse multivariée. *Localization of the main birds and forests on the first axis of the multivariate analysis.*

cannabina, du Grosbec *C. coccothraustes*, de l'Alouette lulu, de la Mésange bleue, du Serin cini *Serinus serinus*, du Chardonneret *Carduelis carduelis*, du Grand Corbeau *Corvus corax*, du Pouillot de Bonelli *Phylloscopus bonelli* et du Verdier. Il s'agit d'une avifaune de milieux ligneux chauds et plutôt ouverts.

Entre les deux, un *groupe médian* de 24 espèces d'oiseaux plutôt ubiquistes, avec un noyau central (abscisses sur F_1 comprises entre - 0,1 et + 0,1) de 8 espèces, composé (depuis la plus centrale) du Geai des chênes, du Rougegorge, de la Mésange noire, de la Fauvette à tête noire, de la Mésange à longue queue *Aegithalos caudatus*, de la Grive draine, du Pinson des arbres et du Rougequeue à front blanc.

Parmi les traits biologiques propres à chaque espèce avienne, les préférences d'orientation sont très instructives, ce caractère évoluant au long de l'axe F_1 de l'analyse multivariée. Les deux groupes extrêmes ont des indices d'ubac très significativement différents : 68 (14) vs 36 (18) % ($t = 4,24$; $p < 0,001$) ; de plus, non seulement le groupe médian présente un indice d'orientation [53 (15) %] intermédiaire entre ceux des groupes extrêmes, mais la différence est significative de part et d'autre (vers le nord et vers le sud, respectivement, $t = 2,10$ et $2,20$; $p = 0,026$ et $0,020$). Pour ces 25 espèces, indices d'orientation et abscisses sur F_1 sont fortement corrélés ($r = - 0,670$; $p < 0,001$). La question sera discutée ci-dessous.

ANALYSE DE NIVEAU BIOGÉOGRAPHIQUE

Les deux approches précédentes de la structuration de la matrice de données ornithologiques convergent ainsi pour désigner, non seulement le paramètre général le plus déterminant, à savoir la dimension géographique, mais les divers oiseaux en cause, au nombre d'une vingtaine. Compte tenu de cette complexité, on distinguera donc les espèces à répartitions tranchée et nuancée. Formellement, sur la liste générale des 54 espèces, pas moins de 14 sont absentes de Méditerranée et 7 d'Europe, avec un lot relativement restreint de 33 espèces en commun. Les différences de diversité informatique [3,80 (0,26) vs 3,68 (0,16)] désignent les peuplements européens comme plus divers, mais sans être vraiment significatives ($t = 1,23$; $p = 0,118$).

Oiseaux à répartition tranchée

Ce groupe recrute surtout chez les espèces de fréquence moyenne ; 15 espèces montrent une différence significative (au seuil 0,06) entre Europe moyenne et Méditerranée (Tab. IV). Huit d'entre elles, du Bouvreuil pivoine au Pinson des arbres, sont plus fréquentes en Europe moyenne ; sept autres, du Grimpereau des jardins à la Linotte mélodieuse, sont mieux représentées en Méditerranée.

Oiseaux à répartition nuancée (gradients systématiques)

Cette analyse est conduite par groupes taxinomiques (genre ou familles) constitués à partir des 42 espèces de la matrice principale. Chez les Mésanges du genre *Parus*, le gradient sur l'axe F_1 est constitué des Mésanges boréale *P. montanus* (- 1.04), nonnette *P. palustris* (- 0.52), huppée *P. cristatus* (- 0.19), noire *P. ater* (- 0.02), charbonnière *P. major* (+ 0.59) et bleue *P. caeruleus* (+ 1.01), cette dernière représentée au Maroc par l'espèce vicariante *P. teneriffae ultramarinus*, la Mésange bleue maghrébine. Les Mésanges boréale et nonnette n'atteignent pas ici les Pyrénées (la seconde est toutefois connue en Espagne septentrionale) et la Mésange huppée est absente du Maghreb. Entre Europe moyenne (11 situations) et Méditerranée (6 situations), les Mésanges huppée (6,8 et 6,7 %), noire (11,5 et 9,6 %) et bleue (0,2 et 3,0 %) ne montrent pourtant pas de différences significatives d'abondances relatives. Seule se démarque la Mésange charbonnière, significativement plus abondante au sud qu'au nord. Dans le genre *Turdus*, les quatre espèces se rangent comme suit : Merle à plastron *T. torquatus* (- 1,42), Grive musicienne *T. philomelos* (- 0,62), Grive draine *T. viscivorus* (- 0,06) et Merle noir (+ 0,20). Le Merle à plastron (présent jusqu'en Espagne septentrionale) n'a été noté ici qu'en Vanoise (Alpes internes) ; la Grive musicienne descend sporadiquement jusqu'en Espagne moyenne mais n'a pas ici dépassé les Pyrénées [2,7 (2,5) vs 0,0 (0,0) ; $U = 63$; $p = 0,002$]. Même la Grive

TABLEAU IV

Différences ornithologiques entre boisements européens et méditerranéens (espèces ordonnées selon le premier axe de l'analyse multivariée)

Ornithological differences between European and Mediterranean forests (birds ordered on the first axis of multivariate analysis)

Espèces	Europe moyenne		Méditerranée		Test U de Mann Withney
	Fréquence (sur 11)	Abondance relative	Fréquence (sur 6)	Abondance relative	Risque p
Septentrionales					
Bouvreuil pivoine	10	3,1 (3,1)	0	0,0 (0,0)	0,002
Roitelet huppé	11	8,8 (5,7)	0	0,0 (0,0)	0,001
Grimpereau des bois	8	2,3 (2,0)	0	0,0 (0,0)	0,011
Accenteur mouchet	8	2,6 (2,3)	0	0,0 (0,0)	0,011
Grive musicienne	10	2,7 (2,5)	0	0,0 (0,0)	0,002
Mésange nonnette	7	1,1 (2,1)	0	0,0 (0,0)	0,021
Pouillot véloce/ibérique	8	2,5 (2,8)	1	0,4 (1,1)	0,044
Pinson des arbres	11	15,0 (3,5)	6	9,9 (5,3)	0,039
Méridionales					
Grimpereau des jardins	7	1,6 (1,6)	6	7,5 (3,1)	0,001
Mésange charbonnière	7	1,1 (1,9)	6	5,2 (3,3)	0,005
Pouillot de Bonelli	3	0,7 (1,4)	4	6,5 (6,7)	0,037
Chardonneret élégant	2	0,1 (0,2)	4	0,8 (0,9)	0,040
Serin cini	4	0,2 (0,4)	5	2,5 (3,4)	0,033
Alouette lulu	0	0,0 (0,0)	3	0,5 (0,7)	0,016
Linotte mélodieuse	0	0,0 (0,0)	2	0,8 (1,3)	0,060

draine (qui niche couramment au Maghreb, du moins en montagne : sous-espèce *deichleri*) semble mieux représentée en Europe moyenne qu'en Méditerranée [0,9 (0,7) vs 0,5 (0,5)], mais la différence n'est pas significative.

Chez les Fringilles, le Pinson et le Bouvreuil sont des nordiques avérés, opposés comme tels au Chardonneret, au Serin cini et à la Linotte (cf. Tab. IV). Globalement, le Pinson est plus commun au nord qu'au sud, comme vu en exergue ; l'articulation se fait au niveau des Pyrénées : au nord de la chaîne, cette espèce représente en moyenne 16,5 (2,4) % des peuplements contre 10,3 (4,5) % au sud ; la différence reste très significative ($U = 67$; $p = 0,003$) en ne considérant que les sapinières, où le Pinson occupe le premier rang 5 fois sur 5, contre une fois seulement sur 6 plus au sud : 17,0 (2,4) vs 8,4 (3,8) ($U = 30$; $p < 0,004$). Le Beccroisé est moins rare au nord qu'au sud : 0,8 (0,7) vs 0,3 (0,5) % (la différence n'est toutefois pas assurée statistiquement : $U = 50$; $p = 0,090$). C'est l'inverse pour le Verdier, absent de 9 des 11 des situations septentrionales et présent 4 fois sur 6 en Méditerranée : 0,1 (0,5) vs 0,7 (0,7) % ($U = 17$; $p = 0,068$. $\chi^2 = 4,00$; $p = 0,043$). Chez les Sylviidés, dont les Roitelets, la gradation concerne, du nord au sud, le Roitelet huppé (- 0,75), la Fauvette des jardins (- 0,69), le Pouillot véloce *Phylloscopus collybita* (- 0,49), la Fauvette à tête noire (- 0,03), le Roitelet triple-bandeau (+ 0,10) et le Pouillot de Bonelli (+ 0,83) ; les Fauvettes pitchou et passerinette (*Sylvia undata* et *cantillans*) viendraient à la suite, mais elles n'ont pas été prises en compte, car trop rares, dans l'analyse multivariée.

La recherche de corrélations abondances / positionnement sur l'axe géographique Vosges / Moyen-Atlas ou, ce qui revient au même, sur l'axe F_1 de l'analyse multivariée, confirme comme septentrionaux le Roitelet huppé ($r = - 0,735$; $p < 0,001$) et le Pinson ($r = - 0,563$; $p = 0,018$), et comme méridionaux le Grimpereau des jardins ($r = + 0,781$; $p < 0,001$) et le Serin cini *Serinus serinus* ($r = + 0,551$; $p = 0,021$). Les densités du Grimpereau des jardins sont d'ailleurs corrélées négativement à celles du Grimpereau des bois ($r = - 0,586$; $p = 0,013$), ainsi qu'à

celles du Pinson ($r = -0,578$; $p = 0,015$) et du Roitelet huppé ($r = -0,521$; $p = 0,031$) ; dans le premier cas, on peut parler de vicariance éco-géographique.

Oiseaux à statut particulier

Il est aussi 10 espèces qui, sans présenter de différences géographiques significatives sur l'ensemble des situations forestières, apparaissent néanmoins distinctes en ne prenant en compte que les sapinières, comme déjà dit pour le Pinson (Tab. V) ; le nombre plus restreint de pinèdes rend la comparaison Europe / Méditerranée plus délicate d'un point de vue statistique. Par ailleurs, l'adjonction aux Passereaux des Pigeons et des Pics, espèces de fortes tailles donc de faibles densités, ne modifie pas le profil général des avifaunes, la seule espèce présentant une distribution significative étant le Pic vert (taxon pris au sens large) considéré entre Europe (11 situations) et Méditerranée (4 situations) : 0,2 (0,4) vs 1,1 (0,8) % ($U = 3$; $p = 0,014$).

TABLEAU V

Différences ornithologiques entre sapinières européennes et méditerranéennes (espèces ordonnées selon le premier axe de l'analyse multivariée)

Ornithological differences between European and Mediterranean fir forests (birds ordered on the first axis of multivariate analysis)

Espèces	Europe moyenne		Méditerranée		Test U de Mann Withney
	Fréquence (sur 7)	Abondance relative	Fréquence (sur 4)	Abondance relative	Risque p
Septentrionales					
Bouvreuil pivoine	7	3,4 (3,3)	0	0,0 (0,0)	0,009
Roitelet huppé	7	11,8 (3,9)	0	0,0 (0,0)	0,009
Grimpereau des bois	6	2,5 (1,8)	0	0,0 (0,0)	0,023
Accenteur mouchet	6	2,7 (2,2)	0	0,0 (0,0)	0,023
Grive musicienne	7	3,6 (2,7)	0	0,0 (0,0)	0,009
Pinson des arbres	7	15,1 (4,1)	4	7,5 (4,0)	0,029
Méridionales					
Grimpereau des jardins	4	1,7 (1,8)	4	8,2 (3,5)	0,017
Mésange charbonnière	5	0,7 (0,9)	4	4,7 (3,3)	0,029
Pouillot de Bonelli	1	0,1 (0,4)	3	7,8 (7,6)	0,038
Serin cini	2	0,2 (0,4)	4	3,2 (4,1)	0,029

ANALYSE DE NIVEAU MÉSOLOGIQUE

Approche générale (= physiologique)

La comparaison se faisant au sein d'un même groupe végétal, les Pinales (Abiétacées + Pinacées), aux aiguilles également persistantes (alors que la nature caduque ou décidue du feuillage est l'un des principaux caractères différentiels entre Europe moyenne et Méditerranée chez les Angiospermes, par exemple dans le genre *Quercus*, les chênes), on ne s'étonnera donc pas de constater que, sur les 54 Passereaux inventoriés, trois seulement sont ici propres aux pinèdes (Venturon, Pipit des arbres, Fauvette grisette) et cinq aux sapinières (dont quatre dans les formations méditerranéennes : Cassenoix ; Fauvettes pitchou et passerinette, Hypolais obscure, Merle bleu). Pas moins de 46 oiseaux figurent en commun dans les deux types de formations résineuses, aux fortes affinités ornithologiques ; les diversités informatives respectives [3,74 (0,22) vs 3,79 (0,26)] sont d'ailleurs identiques, globalement parlant. Bien plus, les 6 espèces les plus communes de l'ensemble considéré sont présentes dans les sapinières et dans

les pinèdes (cf. Tab. III), qui permutent seulement Mésange huppée (plus forte en pinèdes : [10,3 (7,5) vs 4,8 (3,1) %]) et Roitelet triple-bandeau [(plus fort en sapinières : 10,4 (5,8) vs 6,6 (5,8) %)] entre les 3ème et 6ème places (d'autant que la différence n'est pas significative). Chez les oiseaux de moindre importance numérique, deux seulement sont à citer : la Fauvette à tête noire, plus commune en sapinières [4,1 (4,0) vs 0,8 (0,6) %], le Beccroisé dit « des sapins », plus commun en pinèdes qu'en sapinières [1,1 (0,8) vs 0,3 (0,4) %], mais ces différences ne sont pas assurées statistiquement. À un niveau systématique plus fin, les différences avifaunistiques observées entre les sapinières à *Abies alba* et *Abies pinsapo* (*sensu lato*) d'une part, et les pinèdes à *Pinus silvestris* et *Pinus pinaster* d'autre part, relèvent plus du gradient général que de leurs qualités physiologiques. Une comparaison plus détaillée des sapinières et des pinèdes andalouses / maghrébines sera fournie par ailleurs, restreinte à ce domaine bioclimatique et biogéographique particulier.

Il convient enfin d'éviter d'éventuels biais biogéographiques sous-jacents, le cas le plus flagrant étant celui du Roitelet huppé, absent de Méditerranée. En ne considérant donc que le domaine médio-européen, les densités de cette espèce en sapinières sont significativement supérieures à celles notées en pinèdes [(11,8 (3,9) vs 3,5 (4,2) % ; U = 26 ; p = 0,024] . À l'inverse, la Mésange huppée est plus abondante en pinèdes [(4,6 (1,8) vs 10,5 (5,2) % ; U = 25 ; p = 0,042].

Une situation particulière, la Vanoise

L'analyse multivariée a placé aux deux extrémités du gradient la sapinière à *Abies alba* de Vanoise et la pineraie à *Pinus pinaster* du Moyen-Atlas. Si le second fait n'a rien de géographiquement surprenant, le premier l'est davantage puisque la Vanoise est située au sud des Vosges, du Jura, des Alpes bernoises et du Beaujolais (cf. Tab. I). Un premier commentaire est d'ordre faunistique (cf. Tab. II et Fig. 3) : des 17 situations montagnardes étudiées, les deux formations de Vanoise sont les seules à abriter le Merle à plastron et le Venturon ; la Mésange boréale y connaît ses fréquences maximales et, bien que sporadique, le Cassenois a été observé en sapinière, seule station de tout le transect. Pourtant, la richesse spécifique (22 et 20 espèces en sapinière et en pinède sylvestre respectivement) et la diversité informaticque (3,72 et 3,57) sont plutôt en dessous de la moyenne générale des 9 autres formations médio-européennes (24,3 (4,1) espèces et 3,84 (0,27)). Si l'on s'interroge sur cet état de fait, la situation de la Vanoise dans les Alpes internes et l'importance locale de l'étage subalpin surmontant l'étage montagnard objet de notre étude constituent une première explication de cette originalité, doublée d'une restriction avifaunistique attribuable à la (relative) sévérité climatique du milieu. A contrario, la situation des Vosges, du Jura et du massif Central, voire des préalpes du Diois, où l'étage subalpin est (quasi) absent, conforte le propos.

De toutes les formations européennes considérées, la sapinière et la pinède de Vanoise présentent en effet les cotes les plus élevées : 1590 et 1450 mètres en moyennes respectives contre 700-1350 et 250-1160 mètres pour toutes les autres situations. Corrélativement, si nous considérons les températures moyennes annuelles au long du transect (cf. Tab. I), trois sous-ensembles stationnels s'individualisent : un large groupe médian rassemblant d'une part les 10 sapinières à *Abies alba* et *Abies pinsapo* / *maroccana* et les 3 pinèdes à *Pinus silvestris* autres que celles de Vanoise (moyenne thermique annuelle 8,2 +/- 1,0°C), encadré par les deux boisements de Vanoise (sous-ensemble « froid » : 4,7 +/- 0,3°C) d'une part, et par les deux pineraies à *Pinus pinaster* (sous-ensemble « chaud » : 10,7 +/- 1,0°C) de l'autre (t = 7,33 ; p < 0,001 et t = 2,45 ; p = 0,014 respectivement). Sans remettre en cause la validité des propositions antérieures, on doit donc admettre que des paramètres mésologiques liés à la nature et à la situation des massifs montagneux peuvent nuancer l'image générale du gradient avifaunistique latitudinal.

DISCUSSION

Intégrant l'ensemble des espèces aviennes significatives, l'analyse multivariée a classé de part et d'autre du point zéro du premier axe les 11 formations boisées médio-européennes

(depuis la sapinière de Vanoise) et les 6 formations homologues méditerranéennes (jusqu'à la pineraie du Moyen-Atlas), indépendamment de la nature des essences sylvatiques. Il est symptomatique que l'articulation se fasse entre la pinède pyrénéenne et la sapinière andalouse de Bermeja, soulignant ainsi la dualité de l'axe déterminant de l'analyse. Les Pyrénées et / ou la Méditerranée jouent donc un rôle de frontière biogéographique tranchée pour un nombre relativement élevé d'oiseaux comme le Roitelet huppé, l'Accenteur mouchet, le Bouvreuil, le Grimpereau des bois, la Grive musicienne, le Pouillot véloce ; ces 6 espèces constituent le quart du total général des abondances relatives. Dans la mesure où les 6 oiseaux mieux représentés en Méditerranée qu'en Europe moyenne ne sont - à la seule exception du Grimpereau des jardins, vicariant du Grimpereau des bois - ni communs (la somme de leurs abondances relatives est de l'ordre de 5 % seulement), ni franchement forestiers (les quatre Carduélinés et l'Alouette lulu), ce constat corrobore l'analyse de Blondel (1986, p. 44-45) pour qui « les avifaunes /.../ de forêt méditerranéenne ressemblent étrangement dans leur composition à celle des forêts d'Europe moyenne ». « Bref, les avifaunes forestières méditerranéennes sont un échantillon appauvri, mais non différent, biogéographiquement parlant, de celles du reste de l'Europe », surtout - ajouterons-nous - si l'on ne considère pas comme espèces distinctes la Mésange bleue européenne et son homologue maghrébine, ou le Pic vert et le Pic de Levailant, etc. Bien que la différence soit peu significative ($t = 1,36$; $p = 0,095$), la richesse spécifique moyenne des forêts européennes, essences confondues, est ici supérieure de près de 2 points (16,5 vs 14,7) à celle des boisements méditerranéens.

Cette première approche, fort classique, mérite néanmoins quelques nuances où le cadre écologique local tient un rôle non négligeable, à en juger par la comparaison entre sapinières et pineraies homologues. Globalement, les trois sous-ensembles constitués par les sapinières (septentrionales) à *Abies alba*, les pinèdes (septentrionales elles aussi) à *Pinus silvestris* et les pineraies (méridionales) à *Pinus pinaster* présentent des richesses avifaunistiques comparables, de l'ordre de 16 espèces (d'abondance relative > 1 %), supérieures à celle des sapinières méditerranéennes, en moyenne 14 espèces ; le fait est essentiellement dû à la moindre richesse (11 espèces) de la sapinière à *Abies pinsapo* de la Sierra de Bermeja, « insulaire et boréale », et la différence générale n'est pas assurée, statistiquement parlant ($p > 0,10$). De même une différence apparaît-elle entre les 4 sapinières méditerranéennes comparées à leurs 7 homologues européennes, riches de 14,0 (2,6) et 16,7 (2,9) espèces respectivement ; à nouveau due pour l'essentiel à la station de la Sierra de Bermeja, elle reste néanmoins peu significative ($t = 1,61$; $p = 0,070$).

Ce qui distingue en revanche les formations ligneuses méditerranéennes des forêts européennes, c'est que leur déficit en oiseaux « boréaux » n'y est pas compensé par d'autres espèces sylvicoles d'origine méditerranéenne, encore moins tropicales ou « éthiopiennes » (au sens géo-faunistique du terme) (cf. Blondel, 1990) ; ce rôle y est tenu par des espèces paléarctiques assez banales qui, bien qu'arboricoles, ne peuvent être pleinement qualifiées de forestières, tout au plus de « pré-forestières », eu égard à l'ouverture généralement connue par les peuplements ligneux constituant leur principal habitat.

La répartition de ces deux groupes écofaunistiques, respectivement qualifiés ici de « sylvicoles + » et « sylvicoles - », dans les formations européennes et méditerranéennes généralise le propos (Tab. VI). En Europe, les oiseaux foncièrement forestiers représentent les trois quarts du peuplement, trois fois plus abondants que les espèces « secondairement forestières » ; en revanche, en Méditerranée, celles-ci l'emportent, avec un peu plus de la moitié du peuplement avien. À ce propos, l'étude particulière des boisements de la Sierra de Bermeja a montré que trois Carduélinés auxquels s'ajoute significativement le Bruant fou sont plus fréquents en pineraie qu'en sapinière ; plus précisément, cette dernière espèce est 6 fois plus fréquente en Méditerranée qu'en Europe, et 20 fois plus en pinèdes qu'en sapinières. Un retour à l'analyse multivariée éclaire cette dualité latitude / orientation, de nature éco-géographique : le positionnement des situations géographiques tout au long de l'axe principal permet en effet de constater qu'aux mêmes latitudes (Vanoise, Pyrénées, Andalousie, Maroc), les pinèdes sont toujours en position avifaunistique plus « méridionale » (= abscisses plus élevées) que les sapinières syntopiques. Traduite en distances (453, 325, 445 et 298 km), la différence moyenne vaut 380 +/- 80 km, soit + 2°C en équivalence thermique ; une telle valeur est tout à fait plausible entre

ubacs et adrets de même situation. Pour le groupe avifaunistique européen, l'indice d'ubac vaut en moyenne 66 +/- 14, contre 35 +/- 24 pour le sous-ensemble méditerranéen ; la différence est hautement significative ($t = 7,30$; $p \ll 0,001$) ; de même pour l'abscisse moyenne sur l'axe

TABLEAU VI

Abondances relatives des principaux oiseaux considérés comme « sylvicoles + » et « sylvicoles - », présents dans les boisements européens et méditerranéens

Relative abundances of the main birds considered as « forest + » and « forest - » in European and Mediterranean forests

Oiseaux	Europe (11 formations)	Méditerranée (6 formations)	Indice d'ubac (%)	Abscisse sur F ₁
sylvicoles +				
Pinson des arbres	15,0%	9,9%	56	- 0,07
Mésange noire	11,5%	9,6%	69	- 0,02
Roitelet huppé	8,8%	0,0%	69	- 0,75
Rougegorge familier	7,9%	8,6%	66	- 0,02
Mésange huppée	6,8%	6,7%	61	- 0,19
Bouvreuil pivoine	3,1%	0,0%	84	- 0,82
Fauvette à tête noire	2,8%	3,2%	44	- 0,03
Merle noir	2,8%	3,4%	49	+ 0,20
Grive musicienne	2,7%	0,0%	83	- 0,62
Accenteur mouchet	2,6%	0,0%	63	- 0,72
Pouillot véloce/ibérique	2,5%	0,4%	92	- 0,74
Mésange boréale	2,5%	0,0%	71	- 1,04
Grimpereau des bois	2,3%	0,0%	92	- 0,74
Geai des chênes	0,9%	0,9%	59	- 0,02
Grive draine	0,9%	0,5%	60	- 0,06
Gobemouche noir	0,9%	0,0%	50	- 0,70
Beccroisé des sapins	0,8%	0,3%	59	- 0,17
etc.		
Total	75,3%	43,5%	66 +/- 14	- 0,38 +/- 0,38
sylvicoles -				
Roitelet triple-bandeau	8,6%	10,0%	89	+ 0,10
Troglodyte mignon	6,5%	9,0%	71	+ 0,13
Grimpereau des jardins	1,6%	7,5%	20	+ 0,57
Pouillot de Bonelli	0,7%	6,5%	56	+ 0,83
Mésange charbonnière	1,1%	5,2%	35	+ 0,59
Mésange bleue maghrébine	0,2%	3,0%	41	+ 1,01
Serin cini	0,2%	2,5%	28	+ 0,93
Bruant fou	0,3%	1,7%	12	+ 0,61
Rougequeue à front blanc	0,6%	1,6%	23	+ 0,08
Linotte mélodieuse	0,0%	0,8%	36	+ 1,36
Chardonneret élégant	0,1%	0,8%	28	+ 0,92
Verdier d'Europe	0,1%	0,7%	19	+ 0,75
Alouette lulu	0,0%	0,5%	0	+ 1,24
etc.		
Total	23,1%	55,2%	35 +/- 24	+ 0,70 +/- 0,41
Total général	98,4%	98,7%		

F₁, qui vaut - 0,38 +/- 0,38 dans le premier cas contre + 0,70 +/- 0,41 dans le second (t = 4,08 ; p < 0,001). Ceci confirme le déterminisme mésologique de la gradation avifaunistique.

En effet, non seulement cette différence climatique, d'ordre hélio-xéro-thermique, est à même d'agir directement sur la composition des avifaunes locales via l'autoécologie des espèces constitutives mais, déterminant le bilan hydrique local, elle induit par concurrence vitale l'ouverture des peuplements arborés, second mécanisme actif sur la structure avifaunistique. En d'autres termes, en accord avec les préférendums écologiques reconnus aux diverses espèces aviennes (au sein des Fringilles, les Carduélinés s'opposent ainsi au Pinson et au Bouvreuil, le Grimpereau des jardins au Grimpereau des bois, etc.), de même que l'avifaune forestière méditerranéenne en général était apparue comme un sous-ensemble appauvri de l'avifaune européenne homologue, de même l'avifaune des pinèdes peut elle être considérée comme une « distorsion » de l'avifaune des sapinières, plus fondamentale. Ce point de vue est à rapprocher de celui de phytogéographes et phytosociologues (voir p.ex. Quézel & Médail, 2003), pour qui la série dite climacique du Pin sylvestre (notamment dans le massif Central) serait en fait paraclimacique par rapport à celle du Sapin pectiné ; de même plus au sud pour le Pin d'Alep par rapport au Chêne vert.

De manière plus générale encore, on en vient donc à penser - avifaunes à l'appui - que les adrets soient secondaires (au sens du dynamisme végétal) comparés aux ubacs, plus fondamentaux, comme la garrigue l'est par rapport au *Quercetum ilicis*, climacique ; de même pour les milieux méridionaux par rapport à leurs homologues septentrionaux. À l'échelle du Maghreb, comme déjà noté par l'un d'entre nous (Thévenot, 1982, p.138), on peut « ainsi opposer l'avifaune boréale du climat forestier prédominant dans le nord du pays à l'avifaune méridionale du climat steppique régnant dans le sud ». Aux paramètres strictement naturels s'ajoute le rôle de l'Homme et de ses avatars, soit la déforestation (directe, ou indirecte : le bétail) et le feu : « c'est l'artificialisation des habitats qui favorise les espèces méditerranéennes au détriment des espèces autochtones d'origine boréale » et « c'est à la faveur de la dégradation de la forêt que les espèces de type méridional peuvent coloniser une partie du domaine sylvatique ».

D'un point de vue prospectif, cette dérive mésologique et avifaunistique ne saurait désormais que s'accroître : la pression humaine n'a aucune raison d'épargner les habitats (croissance démographique au Maghreb, croissance économique en Europe) dans un contexte général de réchauffement climatique, donc de « secondarisation » de la couverture végétale. En France moyenne, on peut ainsi prévoir que les Abiétacées indigènes (Sapin, Epicéa) vont régresser au profit des Pinacées (d'ouest en est : Pin maritime, Pin de Salzmann, Pin d'Alep), avec elles leurs avifaunes particulières. Corrélativement, les oiseaux pourraient alors servir d'indicateurs écologiques de cette dérive phytoclimatique et de l'évolution biocénotique corrélative.

CONCLUSION

Fondée sur l'analyse de 17 situations échelonnées des Vosges (49°N) au Moyen-Atlas (33°N), cette étude comparative de l'avifaune de sapinières et de pinèdes homologues et / ou syntopiques a confirmé des propositions antérieures d'ordre biogéographique : « insularisées » entre Méditerranée et Sahara, les formations boisées méditerranéennes accueillent des avifaunes apparentées mais « réduites » par rapport à celles d'Europe moyenne occidentale. Ainsi pas moins de 8 espèces boréales, du Roitelet huppé à la Mésange nonnette, ne franchissent-elles pas l'Espagne moyenne, pour une abondance cumulée proche du quart de l'abondance totale du transect. Plus subtilement, ce gradient biocénotique latitudinal met également en jeu la nature des essences, par une dualité *Abies / Pinus* de nature xéro-thermique fondée sur une opposition ubacs / adrets, avec une ouverture plus marquée des peuplements boisés dans le second cas. Sont ainsi significativement plus abondants en pinèdes la Mésange huppée, le Bruant fou et le Pouillot de Bonelli, pourtant présents des deux côtés de la Méditerranée.

Tout au long de la trajectoire ainsi dessinée, deux sous-ensembles avifaunistiques peuvent être délimités, correspondant d'une part aux oiseaux adeptes des forêts climaciques fraîches et denses, à caractère « boréal », d'autre part aux oiseaux peuplant des boisements plus chauds

et plus secs, généralement plus ouverts, de nature « secondaire » voire para-climacique. Alors qu'en Europe moyenne, malgré la présence des pinèdes (à Pin sylvestre), le premier groupe avifaunistique représente les trois quarts du peuplement global étudié, il n'en atteint pas la moitié en Méditerranée, où les oiseaux dits « sylvicoles - » l'emportent ainsi sur les « sylvicoles + ». Les indices d'orientation significativement différents des deux sous-ensembles biogéographiques corroborent cette distinction, qui ne saurait que s'accroître dans le contexte écologique et anthropique considéré (démographie humaine, économie touristique, réchauffement climatique).

REMERCIEMENTS

À Claude-Pierre Guillaume pour son aide dans les analyses multivariées.

RÉFÉRENCES

- ANTUNEZ, A., VARGAS, J.M. & PLEGUEZUELOS, J.M. (1989). — Analisis biogeografico de las comunidades de aves de los bosques de *Abies pinsapo*. *Act. biol. mont.*, 9 : 217-224.
- BLONDEL, J. (1986). — *Biogéographie évolutive*. Masson, Paris.
- BLONDEL, J. (1990). — Biogeography and history of forest bird faunas in the Mediterranean zone. Pp 95-107, in : A. Keast (ed.). *Biogeography and ecology of forest birds communities*. SPB Acad. Publ. bv, The Hague, The Netherlands.
- BLONDEL, J., FERRY, C. & FROCHOT, B. (1970). — La méthode des indices ponctuels d'abondance (IPA) ou des relevés d'avifaune par « stations d'écoute ». *Alauda*, 38 : 55-71.
- C.A.F. (Commission d'Avifaune Française) (2007). — *Liste des oiseaux du Paléarctique occidental*. Site Web L.P.O. (en ligne) : <http://www.lpo.fr/caf/lopo.shtml> (consultée le 26 juin 2008).
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U.N. (1962). — *Die Brutvögel der Schweiz*. Schweizerische Vogelwarte, Sempach, Suisse.
- FROCHOT, B. (1971). — *Écologie des oiseaux forestiers de Bourgogne et du Jura*. Thèse de Doctorat, Université de Dijon.
- JALAS, J. & SUOMINEN, J. (eds) (1973). — *Atlas Florae Europaeae. Distribution of Vascular Plants in Europe. 2. Gymnospermae (Pinaceae to Ephedraceae)*. The Committee for Mapping the Flora of Europe, Helsinki.
- LEBRETON, P. & CHOISY, J.-P. (1991). — Incidences avifaunistiques des aménagements forestiers : substitution *Quercus* / *Pinus* en milieu subméditerranéen. *Bull. Ecol.*, 22 : 213-220.
- LEBRETON, P., LEBRUN, P., MARTINOT, J.-P., MIQUET, A. & TOURNIER, H. (2000). — Approche écologique de l'avifaune de Vanoise. *Trav. Sci. Parc nation. Vanoise*, XXI : 5-304.
- LEBRETON, P. & PONT, B. (1987). — Avifaune et altérations forestières. I. L'avifaune des boisements résineux du Haut-Beaujolais. *Acta Oecolog. Oecolog. Gener.*, 8 : 227-235.
- LEBRETON P., THÉVENOT M., LEBRETON J.-D. & BRAEMER H. (1971). — Étude ornithologique du Massif du Pilat (Loire). *Alauda*, 39 : 317-345.
- LEBRETON, P., TOURNIER, H. & LEBRETON, J.-D. (1976). — Étude de l'avifaune du parc national de la Vanoise. VI – Recherches d'ordre quantitatif sur les oiseaux forestiers de Vanoise. *Trav. Sci. Parc nation. Vanoise*, VII : 163-243.
- MULLER, Y. (1981). — Recherches sur l'écologie des oiseaux forestiers des Vosges du Nord. I. Étude de l'avifaune nicheuse d'une futaie de Pins sylvestres de 125 ha. *Ciconia*, 5 : 15-31.
- PURROY, F.J. (1972). — Comunidades de aves nidificantes en el bosque pirenaico de abeto blanco (*Abies alba* L.). *Bol. Estac. Centr. Ecologia*, I : 41-44.
- PURROY, F.J. (1974a). — Contribución al conocimiento ornitológico de los pinares pirenaicos. *Ardeola*, 20 : 245-261.
- PURROY, F.J. (1974b). — Breeding communities of birds in the beech and fir forests of the Pyrenees. *Acta Ornith.* (Pol.), 14 : 151-156.
- QUÉZEL, P. & MÉDAIL, F. (2003). — *Écologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*. Elsevier, Paris.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM (2005). — *R. A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, U.R.L. : <http://www.R-project.org>.
- THÉVENOT, M. (1982). — Contribution à l'étude écologique des Passereaux forestiers du Plateau Central et de la corniche du Moyen Atlas (Maroc). *Ois. Rev. Fr. Ornith.*, 52 : 21-152.
- THIOULOUSE, J., CHESSEL, D., DOLEDEC, S. & OLIVIER, J.-M. (1997). — ADE-4 : a multivariate analysis and graphical display software. *Statist. Comput.*, 7 : 75-83.