Étude comparative des peuplements aviens de quelques milieux forestiers collinéens

Autor(en): **Estoppey, François / Perrin, Nicolas**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles**

Band (Jahr): **76 (1982-1983)**

Heft 364

PDF erstellt am: **14.05.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-278160

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.
Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.
Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

Etude comparative des peuplements aviens de quelques milieux forestiers collinéens

PAR

FRANÇOIS ESTOPPEY ET NICOLAS PERRIN*

Résumé. - Le but de cette étude est de déterminer l'influence d'un certain nombre de paramètres écologiques sur la composition ornithologique d'un échantillonnage de milieux forestiers collinéens.

Parallèlement aux variables caractérisant la structure végétale d'un milieu, ont été définies, grâce aux relevés botaniques effectués, les valeurs relatives de huit variables abiotiques importantes caractérisant essentiellement le sol de ces milieux: humidité, réaction, richesse en substances nutritives, quantité d'humus, dispersité, lumière, température, continentalité.

Les 17 relevés réunis dans cette étude ont été soit effectués par les auteurs et collaborateurs, soit extraits de la littérature, et proviennent de Suisse occidentale et de l'Est de la France.

Entre les 45 variables dépendantes aviennes et les 14 variables indépendantes (écologiques) a été établie une matrice de corrélation qui a elle-même fourni matière à une analyse factorielle des correspondances. Celle-ci a mis en évidence deux axes importants, légèrement corrélés et facilement interprétables. Le premier, qui est également le plus généralement reconnu, correspond à l'importance des hautes strates (plus de 17 m) par rapport aux basses strates (moins de 10 m). Sur cet axe s'étagent les optima de trois catégories de nicheurs: cavernicoles, nicheurs de hautes et moyennes strates, nicheurs de basses strates et du sol. Le second axe s'interprète en termes d'hygrophilie et affecte principalement la dernière catégorie de nicheurs.

Une analyse en composantes principales des milieux définis par leurs variables ornithologiques montre que le premier axe est créé biocénotiquement par l'évolution du *Querco-carpinetum* vers son climax, et le second axe par l'opposition, de part et d'autre du jeune *Querco-carpinetum,* d'un *Alnetum* hygrophile et d'un *Coronillo-quercetum* xérophile.

INTRODUCTION

Tous les paramètres écologiques d'un biotope particulier n'influencent pas identiquement son peuplement en oiseaux. L'efficacité prépondérante de certains de ces paramètres sur la densité, la diversité, la structure ou la

* Institut de Zoologie et d'écologie animale, Bâtiment de Biologie, CH-1005 Lausanne-Dorigny.

composition spécifique d'un tel peuplement a déjà fait l'objet de nombreux travaux.

Indépendamment du problème biogéographique, les prospections de diverses séries écologiques ont révélé l'importance de l'âge (FERRY et FROCHOT, 1970), de la structure de la végétation (MCARTHUR *et al.* 1961, 1962; BLONDEL, 1979), de l'altitude (BLONDEL *et al.,* 1978) ou de l'hygrométrie LEBRETON *et al.,* 1976). De même, l'espèce végétale dominante s'est révélée un bon descripteur écologique (LEBRETON *et al.,* 1976; BLONDEL *et al.,* 1978).

Il est clair que tous ces paramètres présentent certaines redondances. Ainsi, LEBRETON *et al.* (1976) peuvent-ils écrire:

«... aspect *et* climatologie de l'environnement agissent donc sur l'oiseau selon des modalités complexes, directes ou indirectes (c'est-à-dire par le biais de la végétation elle-même); à la limite, le simple fait de formuler ainsi des questions, de manière peut-être trop analytique, a-t-il vraiment un sens? L'aulnaie verte plaît-elle à la fauvette des jardins parce qu'elle est humide ou parce que ses strates inférieures sont bien remplies? La mésange huppée fréquente-t-elle préférentiellement les pinèdes sèches parce qu'elles sont pinèdes, ou parce qu'elles sont sèches? Ne serait-il pas plus prudent, et tout aussi explicite, de dire que pin sylvestre et mésange huppée trouvent leur *convergence* écologique dans un environnement sec particulièrement favorable à la biocénose considérée?»

Identifier et éliminer toute redondance est évidemment hors de propos dans un domaine où l'expérimentation est pratiquement exclue. Un choix judicieux des biocénoses prospectées pourra bien entendu réduire certaines d'entre elles. Mais le nombre de paramètres que l'on peut supposer actifs est à priori trop important pour qu'un échantillonnage limité puisse tenir compte de l'ensemble des corrélations possibles. Dans l'incapacité de prétendre à l'exhaustivité, la recherche de l'activité de chaque paramètre doit se concevoir, ici particulièrement, comme un tâtonnement.

Tel est bien le sens à donner à la présente étude qui réunit quelques relevés ornithologiques effectués dans l'étage collinéen de Suisse occidentale et de l'Est de la France. Ainsi ont été exclus les paramètres de latitude, longitude et altitude.

L'influence des paramètres de structure de la végétation a été limitée par la restriction de l'échantillon au milieu forestier.

Enfin, la composition botanique des différents biotopes considérés n'a pas fourni de paramètres directement, mais d'elle ont été déduites certaines conditions abiotiques[1] caractéristiques.

Cette méthode a permis de réunir un nombre restreint de variables structurelles et abiotiques à progression scalaire dont l'influence sur la composition ornithologique des milieux étudiés a pu être comparée.

---

[1] Le terme abiotique est pris ici dans son sens, le plus courant en écologie, de «non vivant», et non «invivable».

Nom des localités	Symbole	Localisation	Altitude (m)	Précipitations annuelles moy. (mm)	Température (°C)	Exposition	Pente	Association végétale	Surface (ha)	Age de la végétation ligneuse	Nb de comptages	Date des comptages	Auteurs	Méthode
1 Vuache	Vu	France, Ain 5°53'E, 46°4'N	500	900	10°	WSW	25°	Coronillo-Quercetum	16	Subclimax édaphique	33	mars avril mai 1978	présente étude	IKA
Mormont	Mo	Suisse, Vaud 6°32'E, 46°39'N	560	1000	9°	SSE	20°	"	17	"	32			
Follatères	Fo	Suisse, Valais 7°4'E, 46°8'N	650	1200	9°	SE	28°	"	15	"	10			
2 Grangettes		Suisse, Vaud 6°53'E, 46°24'N	373	1100	10°	--	0°					avril mai 1974	Zollinger et Genoud communication person.	IPA
	JN	.....	....	....	....	....	....	Alnetum glutinosae	1,2	10 ans	7 à 8			
	AN_1	.....	....	....	....	....	....		1,1	Subclimax édaphique				
	AN_2	.....	....	....	....	....	....		2,3					
	JM	.....	....	....	....	....	....	Populiculture	2,1	âge peupliers 5 ans				
	AM_1	.....	....	....	....	....	....		11	14 ans				
	AM_2	.....	....	....	....	....	....		8	30 ans				
	AM_3	.....	....	....	....	....	....		3,8	14 ans				
	Jm	.....	....	....	....	....	....		3,9	5 ans				
	Am	.....	....	....	....	....	....		4	20 ans				
	JP	.....	....	....	....	....	....		14,9	5 ans				
	AP	.....	....	....	....	....	....		2,3	30 ans				
3 Bourgogne		France, Côte d'Or et Saône et Loire 5°10'E, 47°10'N	180 à 250	750	10°	--	0°	Querco-Carpinetum primuletosum	10 à 20			avril mai 1959-1967	Ferry et Frochot 1970	IKA
	Bo_1									13-20 ans	13			
	Bo_2									40-70 ans	17			
	Bo_3									150-200 ans	33			

Tableau I. – Caractérisation des milieux considérés dans cette étude.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

I. *Milieux choisis*

Dix-sept séries de dénombrements ont été retenues pour cette analyse (Tableau I), se répartissant comme suit:

1.1 à 1.3: trois séries effectuées par les soins des auteurs et collaborateurs en chênaie pubescente *(Coronillo-quercetum).*

2.1 à 2.11: onze séries effectuées par ZOLLINGER et GENOUD en milieux humides, naturels *(Alnetum glutinosae)* ou plantés de peupliers. Ces relevés ont déjà fait l'objet d'une publication (ZOLLINGER et GENOUD, 1979). Les symboles utilisés pour leur dénomination ont la signification suivante:

P = peupleraie pure, sans végétation ligneuse naturelle;
m = peupleraie faiblement colonisée par la végétation naturelle;
n = peupleraie fortement colonisée par la végétation naturelle;
N = aulnaie naturelle;
J = stade jeune du peuplement considéré;
A = stade âgé.

3.1 à 3.3: trois séries extraites d'une publication de FERRY et FROCHOT (1970), effectuées en chênaies à charme *(Querco-carpinetum primuletosum)* d'âges différents.

II. *Dénombrements d'oiseaux*

Les méthodes de relevés ornithologiques les plus couramment employées sont les IKA (FERRY et FROCHOT, 1958) et les IPA (BLONDEL, FERRY et FROCHOT, 1970). Dans un IKA (Indice kilométrique d'abondance), le relevé est effectué le long d'un transect traversant la parcelle étudiée. Dans un IPA (Indice ponctuel d'abondance), le relevé est effectué à partir d'une station d'écoute fixe.

Les données en chênaie pubescente ont été obtenues par IKA, le long d'un transect de 600–700 m au travers de la parcelle la plus caractéristique au point de vue phytosociologique. Une trentaine de relevés ont permis de noter matin (6 h.) et soir (18 h.) tous les contacts – chants et cris – obtenus 50 m de part et d'autre du transect.

Les relevés de FERRY et FROCHOT ont également été effectués par IKA. ZOLLINGER et GENOUD ont par contre utilisé la méthode des IPA.

Tous les relevés ainsi obenus ont été convertis en termes d'abondances relatives (pourcentage de chaque espèce par relevé) et réunis en une matrice 17×45:17 milieux échantillonnés comprenant 45 espèces d'oiseaux (Tableau II).

Pour justifier l'utilisation simultanée de relevés obtenus par deux méthodes différentes, on peut faire remarquer que l'abondance relative calculée à partir d'un IKA ou d'un IPA revient au même, «... du moins jusqu'à un certain seuil de densité et de diversité de l'avifaune...» (BLONDEL *et al.,* 1970). Ainsi quelques IKA effectués parallèlement aux IPA de ZOLLINGER et

Tableau II. – Abondances relatives des espèces rencontrées dans les 17 séries de relevés.

	JN	AN_1	AN_2	JM	AM_1	AM_2	AM_3	Jm	Am	JP	AP	Vu	Mo	Fo	BO_1	BO_2	BO_3
Tetrastes bonasia													1				
Columba palumbus			4	1	11	7	5					1		9		1	
Streptopelia turtur															2	1	
Cuculus canorus			2		2	1	4	3		3		1					
Picus viridis		1														1	2
Dendrocopos major		2					1						2			4	5
Dendrocopos medius																1	5
Dendrocopos minor					2		1										
Anthus trivialis					2		1	14		12							
Prunella modularis				1								1			5		
Sylvia communis			5	1			1	11	2	10					2		
Sylvia borin	6			10			1		9			1			9		
Sylvia atricapilla	8	6	8	9	11	10	11	6	4		1	3	5	4	9	2	1
Phylloscopus trochilus	8	1	2	16	2	2	1		4	2	1	1	2		12	1	
Phylloscopus collybita	17	22	10	24	8	6	7	17	24		1	17	12	11	6	3	1
Phylloscopus sibilatrix					1		1					1	4	1		2	6
Phylloscopus bonelli												4	1				
Regulus regulus		2				1							2				
Phoenicurus phoenicurus																	2
Erithacus rubecula	4	5	7	2	6	8	10	8	7	6		34	22	6	10	15	6
Luscinia megarhynchos	11	2	2	5	2	2	6	3	4	2					4		
Turdus merula	11	9	11	12	16	12	13	8	12	2	8	7	13	16	5	3	3
Turdus pilaris	6	11	3				4			35	26						
Turdus philomelos	1	1					1							2	5	6	3
Turdus viscivorus																2	1
Aegithalos caudatus		2	2		2				2			2	3	5	2	1	
Parus major	7	5	8	1	10	7	2	3	7	20	8	11	13	15	2	10	8
Parus coeruleus	2	5	7	3	7	7	8	3	11		1	4	8	6	3	8	14
Parus palustris			2			1						1		1	5	7	4
Sitta euroaea														3		1	9
Certhia brachydactyla		2	1		3	1	1						2			1	7
Troglodytes troglodytes	9	9	5	9	5	12	9	3	2			1	2	3	3	11	4
Emberiza citrinella															1		
Emberiza cirlus												1					
Fringilla coelebs	3	10	8	1	5	6	2	17	4		10	9	4	11	8	9	9
Carduelis carduelis					2					2	3						
Carduelis spinus					1	1				5	1						
Carduelis chloris					1		1			2				4			
Pyrrhula pyrrhula															1		
Coccothraustes coccothraustes															1	4	1
Acanthis cannabina															1		
Passer montanus	3		6			3	1		6		28						
Sturnus vulgaris					1	3	4	6								1	7
Oriolus oriolus	3	4	3		4	2	2				9			1			
Garrulus glandarius	1	2	2	2	3		4				4	2	3	4	3	5	4

GENOUD n'ont montré aucune différence significative (comm. pers. des auteurs).

III. *Variables écologiques*

a) *Variables structurelles.* La méthode la plus simple et la plus courante pour décrire la structure végétale est d'y définir un certain nombre de strates

superposées; à l'intérieur de chacune d'elles, l'importance relative de la végétation sera estimée. Cette décomposition de l'espace en six strates a donné naissance à une matrice 17×6 (S_1 à S_6 du tableau III).

Tableau III. – Valeurs des paramètres écologiques considérés. S_1 à S_6: paramètres de structure; les valeurs indiquent les pourcentages de recouvrement des différentes strates.
E_1 à E_8: paramètres abiotiques; la signification des indices utilisés est donnée dans le texte.

S_1 : 0–0,5 m
S_2 : 0,5–2 m
S_3 : 2–6 m
S_4 : 6–10 m
S_5 : 10–17,5 m
S_6 : supérieur à 17,5 m

	S_1	S_2	S_3	S_4	S_5	S_6	E_1	E_2	E_3	E_4	E_5	E_6	E_7	E_8
Vu	70	72	88	31	-	--	2,42	3,67	2,41	3,22	3,50	2,76	4,05	2,80
Mo	66	72	50	37	33	-	2,42	3,74	2,42	3,16	3,47	2,95	3,84	3,00
Fo	40	27	70	30	-	-	2,11	3,75	2,51	2,98	3,12	3,15	3,87	3,08
JN	70	38	81	30	-	-	4,05	2,93	2,94	3,47	4,29	2,94	3,27	2,50
AN_1	91	67	31	19	69	9	4,35	3,10	3,00	3,70	4,70	3,54	3,25	2,63
AN_2	79	45	49	56	54	4	4,00	3,17	3,18	3,79	4,50	3,18	3,61	2,57
JM	76	94	70	30	-	-	3,71	3,38	3,35	3,29	4,25	2,96	3,58	2,69
AM_1	85	45	42	71	62	11	3,68	3,34	3,46	3,48	4,28	2,96	3,85	2,65
AM_2	88	51	25	51	69	64	3,73	3,07	3,29	3,60	4,47	2,82	3,82	2,65
AM_3	97	58	31	35	56	10	3,53	3,53	3,51	3,29	4,04	2,91	3,78	2,31
Jm	99	35	34	15	-	-	3,25	3,10	3,19	3,22	3,93	2,96	3,32	2,87
Am	99	34	31	48	30	1	3,87	2,85	3,09	3,80	4,84	3,47	3,13	2,75
JP	99	27	33	54	23	-	3,25	3,25	3,50	3,16	3,66	3,16	3,58	3,25
AP	99	2	-	30	66	27	3,11	3,23	3,66	3,16	4,44	3,55	3,11	2,94
Bo_1	-	-	99	99	-	-	3,00	2,92	2,71	3,69	3,85	3,00	3,57	3,14
Bo_2	5	-	-	-	-	95	2,80	3,00	3,00	3,60	3,80	2,40	3,60	2,80
Bo_3	5	-	-	-	-	95	3,00	3,14	3,00	3,77	4,00	2,62	3,77	2,92

b) *Variables abiotiques.* Chaque espèce végétale ne peut normalement prospérer que dans certaines conditions abiotiques bien déterminées. Si ces conditions sont connues, un simple relevé botanique, même non exhaustif, apportera nombre d'informations utiles sur les valeurs de ces paramètres qui caractérisent le milieu étudié. LANDOLT (1977) a ainsi établi pour chaque

espèce végétale de Suisse les valeurs caractéristiques d'un jeu de paramètres écologiques. Ce jeu comprend essentiellement 8 variables définies chacune par 5 valeurs croissant de 1 à 5:

E_1: Humidité; indique l'humidité moyenne relative du sol durant la période de végétation.
1 = humidité faible; 5 = humidité forte.

E_2: Réaction; caractérise la teneur en ions H^+ libres du sol.
1 = sol acide; 5 = sol riche en bases.

E_3: Richesse en substances nutritives; il s'agit ici principalement de la teneur en azote du sol.
1 = sol pauvre; 5 = sol riche.

E_4: Richesse en humus.
1 = faible teneur; 5 = forte teneur.

E_5: Dispersité et/ou manque d'aération; paramètre défini par la taille des particules du sol et/ou son oxygénation.
1 = sol à granulosité grossière et/ou bien oxygéné; 5 = sol à particules très fines et/ou peu oxygéné.

E_6: Lumière; caractérise l'intensité lumineuse nécessaire à assurer une bonne croissance de l'espèce durant sa période de végétation.
1 = plant sciaphile; 5 = plante photophile.

E_7: Température: se réfère à la température de croissance optimale de l'espèce.
1 = température basse; 5 = haute température.

E_8: Continentalité: caractérise le climat de croissance habituelle de l'espèce par les écarts de température annuels et journaliers et l'humidité atmosphérique.
1 = écarts faibles, humidité forte; 2 = grands écarts, faible humidité.

Les valeurs moyennes des indices définis pour chaque plante observée, grossièrement pondérées par leur abondance relative, ont fourni pour chacun des milieux les valeurs réunies au tableau III (E_1 à E_8).

IV. *Analyses mathématiques*

Notre but étant de repérer, parmi les variables abiotiques et structurelles à disposition, celles dont pourrait dépendre l'abondance relative dans un milieu donné de chacune des espèces d'oiseaux considérées, notre premier pas a été d'établir une matrice de corrélation entre les 45 variables dépendantes (oiseaux) et les 14 variables indépendantes (écologiques). Le coefficient de corrélation de rang de Spearman, non paramétrique, a été utilisé:

$$r = 1 - \frac{6\Sigma(x-y)^2}{p(p^2-1)}$$

où x et y correspondent au rang respectif de chacun des p relevés dans les deux variables comparées (Programme NONPAR CORR, SPSS, Nie *et al.* 1975).

Cette matrice a été par la suite soumise à une analyse factorielle des correspondances, qui considère simultanément les 45 espèces dans l'espace créé par les 14 variables indépendantes, et ces mêmes 14 variables dans l'espace créé par les 45 espèces. Spatialement, deux variables seront d'autant plus proches que mieux corrélées.

La meilleure représentation de ce nuage de points est ensuite obtenue par projection selon ses axes principaux, c'est-à-dire ceux tenant compte du maximum de variation: cette projection permet de repérer graphiquement quelles variables indépendantes expliquent le mieux la distribution des espèces considérées (Programmes CORRES, KENT 1975, Centre de calcul EPF Lausanne).

L'influence propre des variables autres que structurelles a été ensuite estimée par corrélations partielles, qui déduisent de la réponse globale d'une espèce les effets dus aux variables de structure (Programme PARTIAL CORR, SPSS, NIE *et al.* 1975).

Pour estimer la part de variation effective exprimée par les coefficients de corrélation, nous avons enfin procédé à une analyse en composantes principales situant quant à elle les relevés, et eux seuls, dans l'espace des variables ornithologiques (Programme FILE, CLUSTAN, WISHART 1975, Computer Center University College London).

Tous les calculs ont été effectués sur un ordinateur CDC CYBER 7328.

RÉSULTATS

I. *Analyse factorielle*

Notre discussion se fondera premièrement sur les résultats de l'analyse factorielle des correspondances (fig. 1); pour une bonne compréhension de celle-ci, nous allons suivre différentiellement la projection des jeux de variables sur les deux premiers axes de variation, qui rendent compte à eux seuls de 62% de la variation totale du nuage.

Ia. *Variables de structure:* La projection de ces 6 variables (S_1 à S_6 sur la fig. 2a) permet d'établir une droite de régression indiquant la direction de leur principale corrélation avec la composition ornithologique des milieux étudiés. La projection des points sur cette droite sépare la strate S_6 des strates S_1 à S_4; S_5 occupe une position intermédiaire. Cela signifie que l'élément de structure qui influence le plus fortement la composition ornithologique des milieux considérés est l'importance des hautes strates arborescentes.

De chaque côté de cette droite s'isolent les groupes S_{3-4} et S_{1-5}, définissant ainsi un axe structurel secondaire. Le premier groupe correspond à une strate importante entre 2 et 6 m, sans arbres de taille supérieure, à faible recouvrement herbacé. Le second groupe correspond à une strate arborescente supérieure à 10 m, accompagnée d'un tapis herbacé dense, et dépourvu de strates intermédiaires.

Figure 1. – Représentation de l'analyse factorielle des correspondances selon ses deux axes principaux.

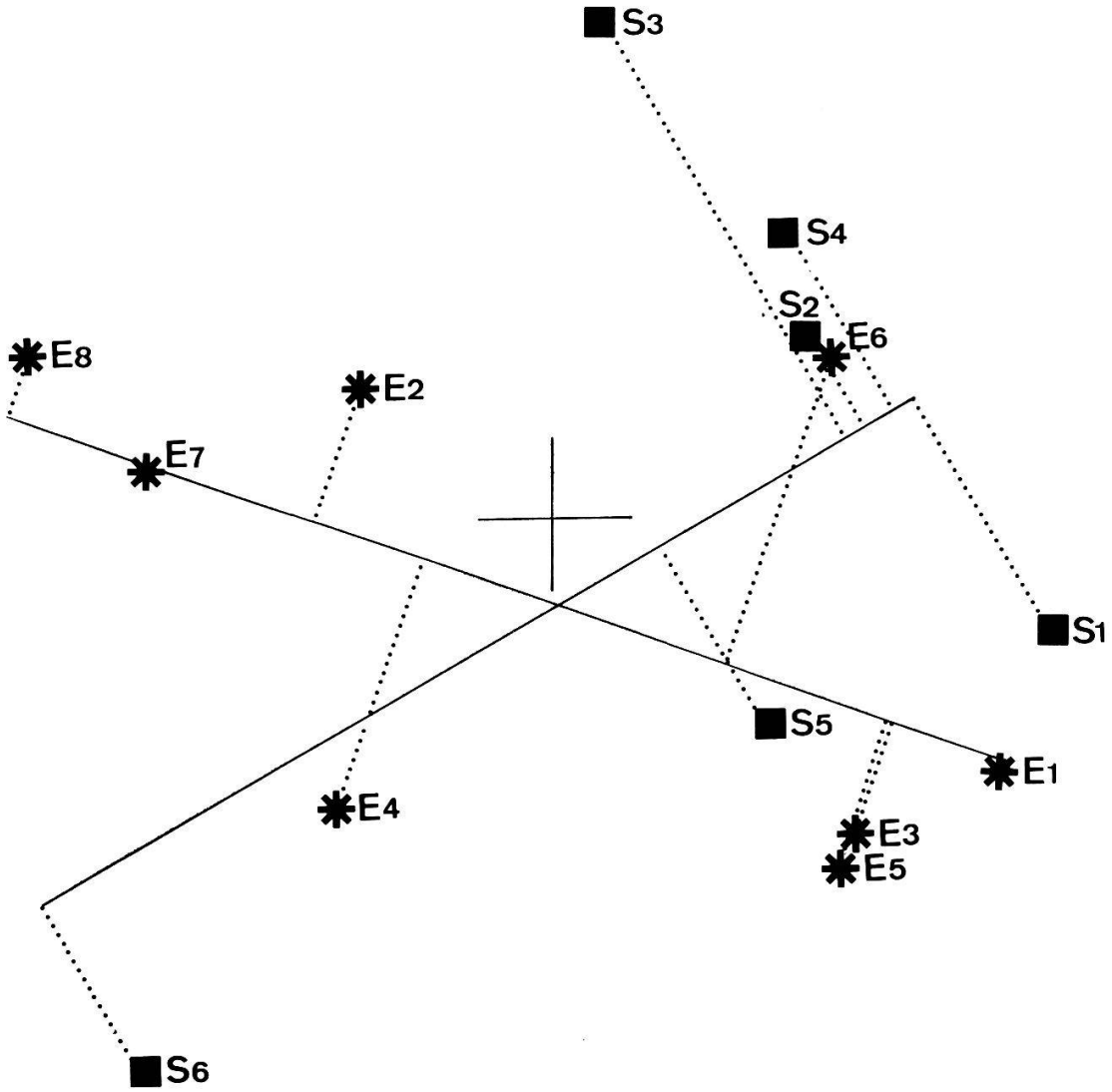
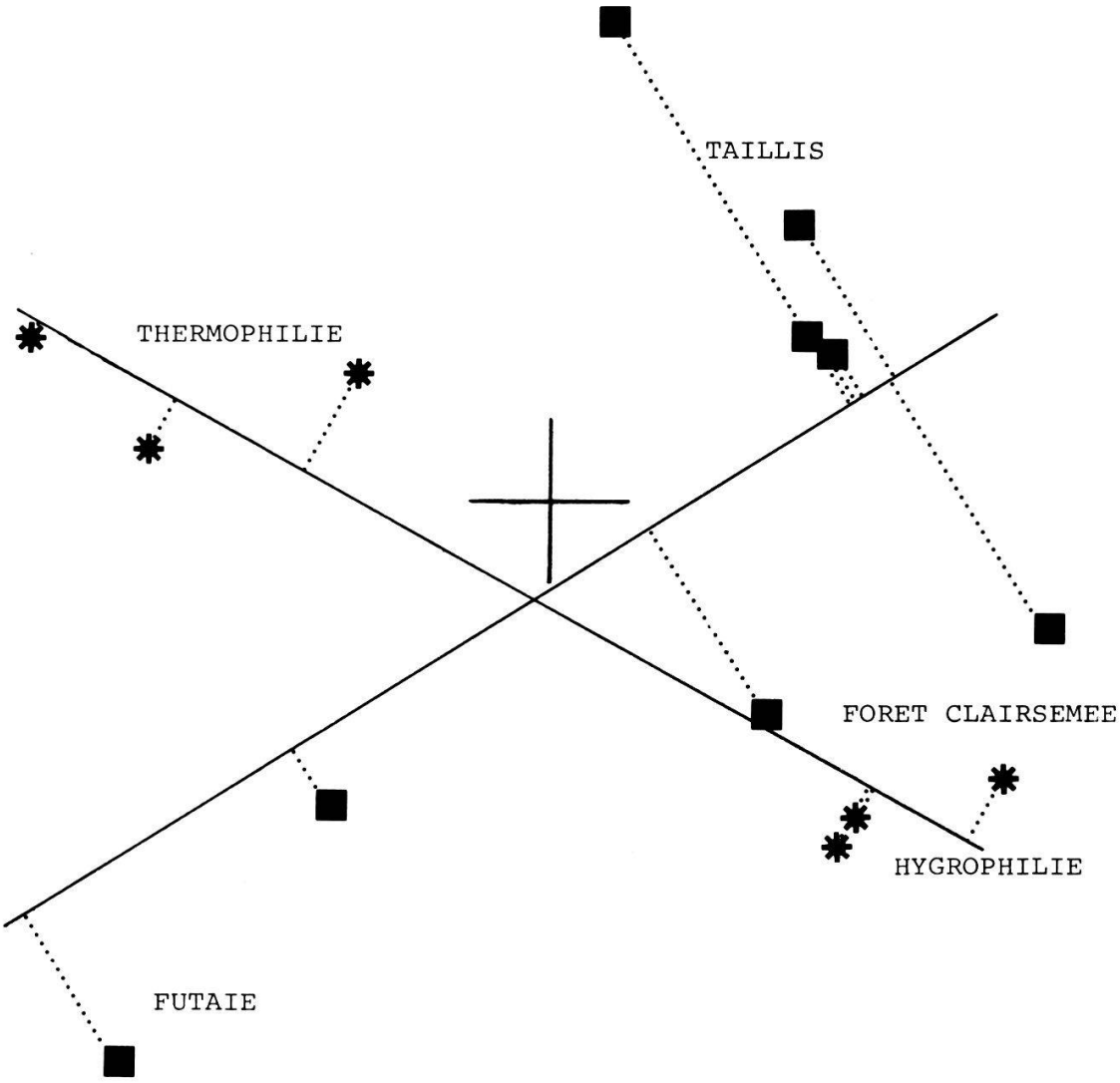


Figure 2a. – Projection en analyse factorielle des correspondances des variables indépendantes uniquement. Les axes correspondent aux droites de régression sur les variables de structure (S_1 à S_6) d'une part, abiotiques d'autre part (E_1 à E_8).

Ib. *Variables abiotiques.* On peut de même tracer une droite de régression sur les 8 variables abiotiques, séparant nettement sur la figure 2a le groupe $E_{2\text{-}7\text{-}8}$ du groupe $E_{1\text{-}3\text{-}5}$, et sur laquelle les projections de E_4 et E_6 prennent une position intermédiaire. Le premier groupe correspond à une végétation de caractère continental (E_8), thermophile (E_7), sur sol peu décalcifié (E_2). Le deuxième groupe signale au contraire une végétation de caractère hygrophile (E_1) sur sol compact et/ou peu oxygéné (E_5), riche en substances nutritives (E_3). La meilleure interprétation de cet axe semble devoir se faire en termes de xérophilie-hygrophilie, ou de continentalité.

E_4 et E_6, peu importants sur cet axe, sont par contre bien corrélés avec l'axe de structure. La quantité d'humus (E_4) se rapproche du facteur S_6 (grands arbres) et la luminosité (E_6) s'en éloigne au contraire. L'interprétation de ces deux variables est assez simple pour que nous puissons les considérer comme indicatrices de structure essentiellement, et redéfinir ainsi deux



2b. - Même projection. Les axes sont modifiés par l'assimilation de la quantité d'humus (E_4) et la lumière (E_6) aux variables de structure, et interprétés.

nouvelles droites de régression sur 8 variables de structure et 6 variables abiotiques (fig. 2b).

Il est à noter que LEBRETON *et al.* (1976) reconnaissent également dans l'axe principal d'une analyse factorielle des correspondances entre divers milieux forestiers montagnards, un axe d'hygrométrie; cet axe possède cependant également une composante structurelle dans la mesure où, dans l'échantillonnage effectué par ces auteurs, la présence de résineux est fortement corrélée avec le caractère xérophile du milieu (voir citation en introduction).

En résumé, l'interprétation que nous venons de fournir de la configuration des variables écologiques met en évidence:

- un axe de structure important opposant la strate arborescente haute aux strates inférieures;
- parmi ces dernières, un second axe de structure opposant les strates

arborescente, basse et herbacée (S_{1-5}), aux strates buissonnantes intermédiaires (S_{3-4});

- un axe abiotique opposant un caractère continental thermophile à un caractère hygrophile.

Ic. *Variables dépendantes: les oiseaux.* La discussion de la situation des 45 espèces d'oiseaux sur les deux axes principaux de la projection (fig. 1) permet d'illustrer les considérations précédentes. Leur dispersion sur la projection indique une importance sensiblement équivalente des axes reconnus.

Les deux axes structurels permettent de regrouper les profils structurels spécifiques (fournis par la matrice des corrélations espèce/strate) en trois types principaux.

Un premier groupe, en bas et à gauche de la projection (fig. 1) montre une corrélation positive avec la strate arborescente haute, nulle ou négative avec les autres (fig. 3a). Il s'agit des espèces suivantes: *Streptopelia turtur, Picus viridis, Dendrocopos major, Dendrocopos medius, Phylloscopus sibilatrix, Phoenicurus phoenicurus, Turdus philomelos, Turdus viscivorus, Parus coeruleus, Parus palustris, Sitta europaea, Certhya brachydactyla, Troglodytes troglodytes, Fringilla coelebs, Coccothraustes coccothraustes, Sturnus vulgaris* et *Garrulus glandarius.*

Un deuxième groupe, en bas à droite sur la projection 1, montre une corrélation nette avec la strate arborescente moyenne (entre 10 et 17 m) ainsi qu'avec la strate herbacée (fig. 3b). Il est constitué des 9 espèces suivantes: *Cuculus canorus, Dendrocopos minor, Anthus trivialis, Regulus regulus, Turdus pilaris, Carduelis carduelis, Carduelis spinus, Passer montanus* et *Oriolus oriolus.*

Le troisième groupe enfin, comprenant 18 espèces situées en haut et à droite de la projection 1, montre une corrélation négative avec les strates arborescentes hautes, et positive avec les strates entre 0,5 et 6 m (fig. 3c). Il s'agit de *Tetrastes bonasia, Prunella modularis, Sylvia communis, Sylvia borin, Sylvia atricapilla, Phylloscopus trochilus, Phylloscopus collybita, Phylloscopus bonelli, Erithacus rubecula, Luscinia megarhynchos, Turdus merula, Aegythalos caudatus, Parus major, Emberiza citrinella, Emberiza cirlus, Carduelis chloris, Pyrrhula pyrrhula* et *Acanthis cannabina.*

On s'aperçoit ainsi que le premier axe structurel est créé par l'isolement du premier de ces groupes, le deuxième par l'opposition des deux autres.

Une illustration plus concrète du premier de ces axes peut être fournie par l'attribution des espèces aux catégories de nicheurs suivantes:

- cavernicole;
- nicheur des hautes et moyennes strates;
- nicheur des basses strates et du sol.

L'image résultant de cette attribution (fig. 4) fait apparaître trois zones correspondant chacune à un optimum de l'une des trois catégories.

Zone I: la plus restreinte, dominée par les cavernicoles, et englobant le paramètre S_6 (hautes strates arborescentes).

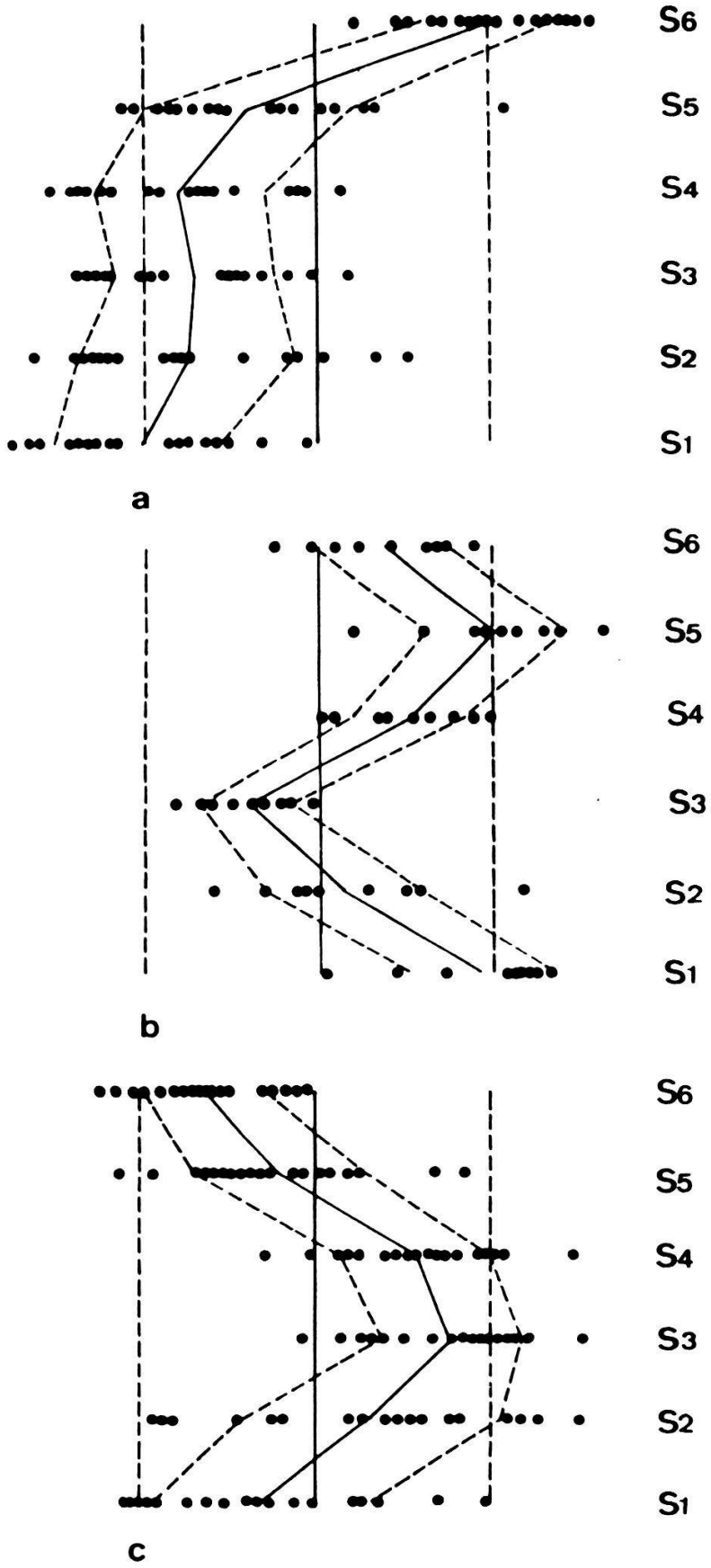


Figure 3. - Représentation graphique des corrélations entre espèces et strates. Ces corrélations sont positives à droite de la ligne droite continue, négatives à gauche, et significatives à l'extérieur des lignes droites interrompues. Les lignes brisées continue et interrompues correspondent respectivement à la moyenne et à l'écart type pour les trois groupes représentés en a, b et c. Explications complémentaires dans le texte.

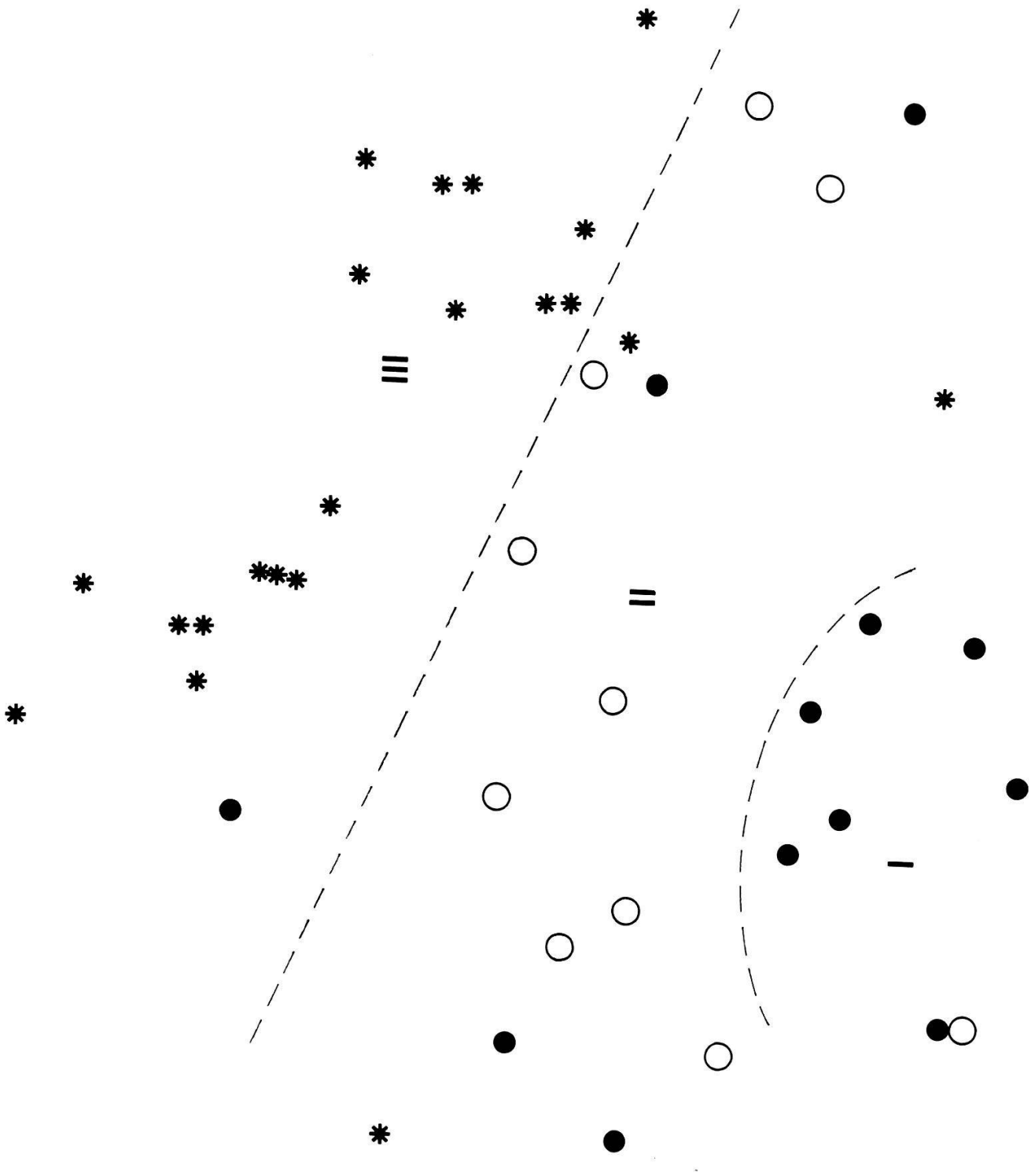


Figure 4. - Projection en analyse factorielle des correspondances des variables dépendantes uniquement, c'est-à-dire les espèces d'oiseaux, figurées par leur appartenance à l'une des trois catégories de nicheurs:
Cercle plein: cavernicole.
Cercle vide: nicheur des hautes strates.
Etoile: nicheur des basses strates ou du sol.
Les zones I, II et III définies dans le texte sont également représentées.

Zone II: circonscrivant la première, cette zone est dominée par les nicheurs des strates hautes et moyennes, et englobe S_5 (strates arborescentes moyennes).

Zone III: cette troisième zone périphérique comprend essentiellement les nicheurs des strates basses et du sol, et englobe les paramètres S_1 à S_4 (strates de 0 à 10 m).

Quant à l'activité de l'axe d'hygrométrie, son illustration la plus frappante est peut-être offerte par le groupe des pouillots: *Ph. trochilus* et *collybita*

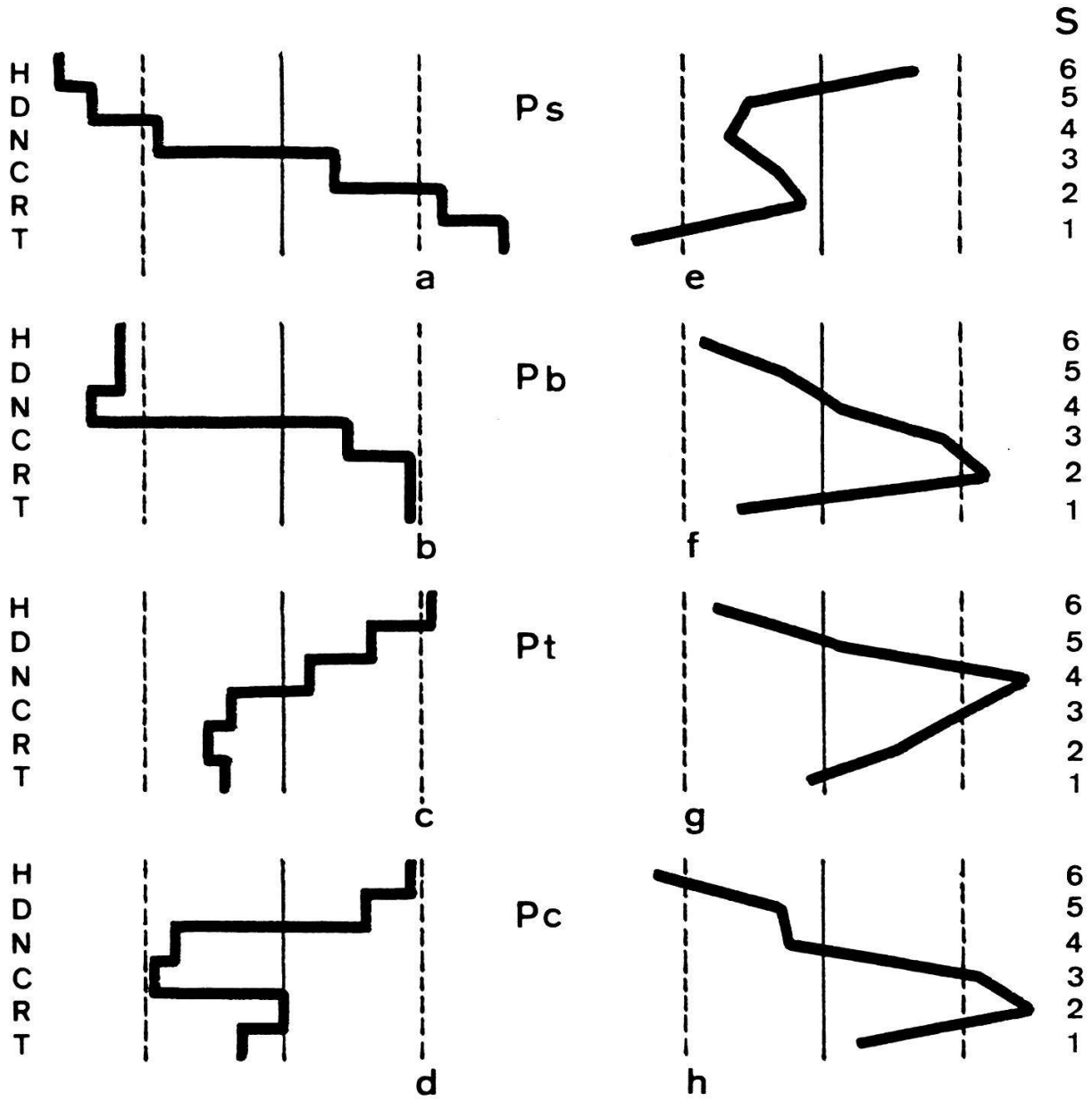


Figure 5. - Profils écologiques caractéristiques des quatre espèces de pouillots; de haut en bas: *Ph. sibilatrix, Ph. bonelli, Ph. trochilus* et *Ph. collybita.* Colonne de droite: corrélations espèce-strate, même légende que figure 3. Colonne de gauche: corrélations espèce-variable abiotique; celles-ci rangées dans l'ordre suivant, de haut en bas: Humidité, Dispersion, Richesse, Continentalité, Réaction et Température; les trois premières constituent le groupe hygrophile, les trois autres le groupe thermophile.

ont un profil relativement hygrophile (fig. 5cd), *Ph. bonelli* et *sibilatrix* relativement xérophile (fig. 5ab). Les profils structurels par contre (fig. 5e–h) éloignent *Ph. sibilatrix* des trois autres. Il s'ensuit une configuration en triangle sur la projection de la figure 1 dont l'un des petits côtés est créé par l'axe de structure *(Ph. sibilatrix–Ph. bonelli),* l'autre par l'axe d'hygrophilie *(Ph. bonelli–Ph. trochilus + collybita)* et le grand côté par l'effet conjugué des ces deux axes. La séparation entre *Ph. trochilus* et *collybita* n'apparaît pas sur la projection considérée.

II. *Analyse en composantes principales*

A l'analyse factorielle ainsi interprétée, on peut faire correspondre la représentation graphique de l'analyse en composantes principales obtenue à partir des 17 relevés ornithologiques. Celle-ci montre une grande dispersion du nuage: il est nécessaire de cumuler les 6 premières composantes pour rendre compte de 70% de la variation, et les 10 premières pour atteindre 90%. Parmi les multiples représentations possibles et, vu l'étalement des points, sensiblement équivalentes de cette analyse, c'est la projection selon les axes I et IV (fig. 6) qui permet d'établir la meilleure correspondance avec l'analyse factorielle. Cette projection rend compte de 32% de la variation totale.

L'axe I est créé par l'éloignement des relevés Bo_2 et surtout Bo_3, correspondant respectivement aux futaies de *Querco-carpinetum* de 40 à 70 ans, et de 150 à 200 ans. On reconnaît ici le premier axe de structure défini par l'analyse factorielle.

Sur le nuage de droite, de part et d'autre de Bo_1 – soit le jeune *Querco-carpinetum* – se crée l'axe de thermophilie-hygrophilie, éloignant vers le haut les trois relevés en chênaie pubescente *(Coronillo-quercetum)* et vers le bas ceux en milieu humide (*Alnetum* plus ou moins dégradé). Parmi ces derniers, les jeunes peuplements (J) occupent les positions extrêmes sur le premier axe. Nous reconnaissons donc bien la même situation qu'en analyse factorielle.

Discussion

Nos résultats confirment bien la prépondérance générale des variables de structure sur la composition ornithologique d'un milieu (McArthur *et al.*, 1961, 1962; Ferry et Frochot, 1970; Blondel, 1979).

Parallèlement, l'importance de certains facteurs liés à l'hygrométrie est démontrée.

Une certaine corrélation cependant, liant l'axe d'hygrométrie à l'axe structurel secondaire, perturbe quelque peu nos résultats. Cette corrélation est due au fait que la forêt clairsemée n'est représentée, dans notre échantillon, que par des populicultures hygrophiles. Il est clair, par exemple, que des espèces comme le Pipit des arbres ou le Loriot ne se situent pas sur la droite des zones II ou III pour une simple question d'hygrophilie, mais

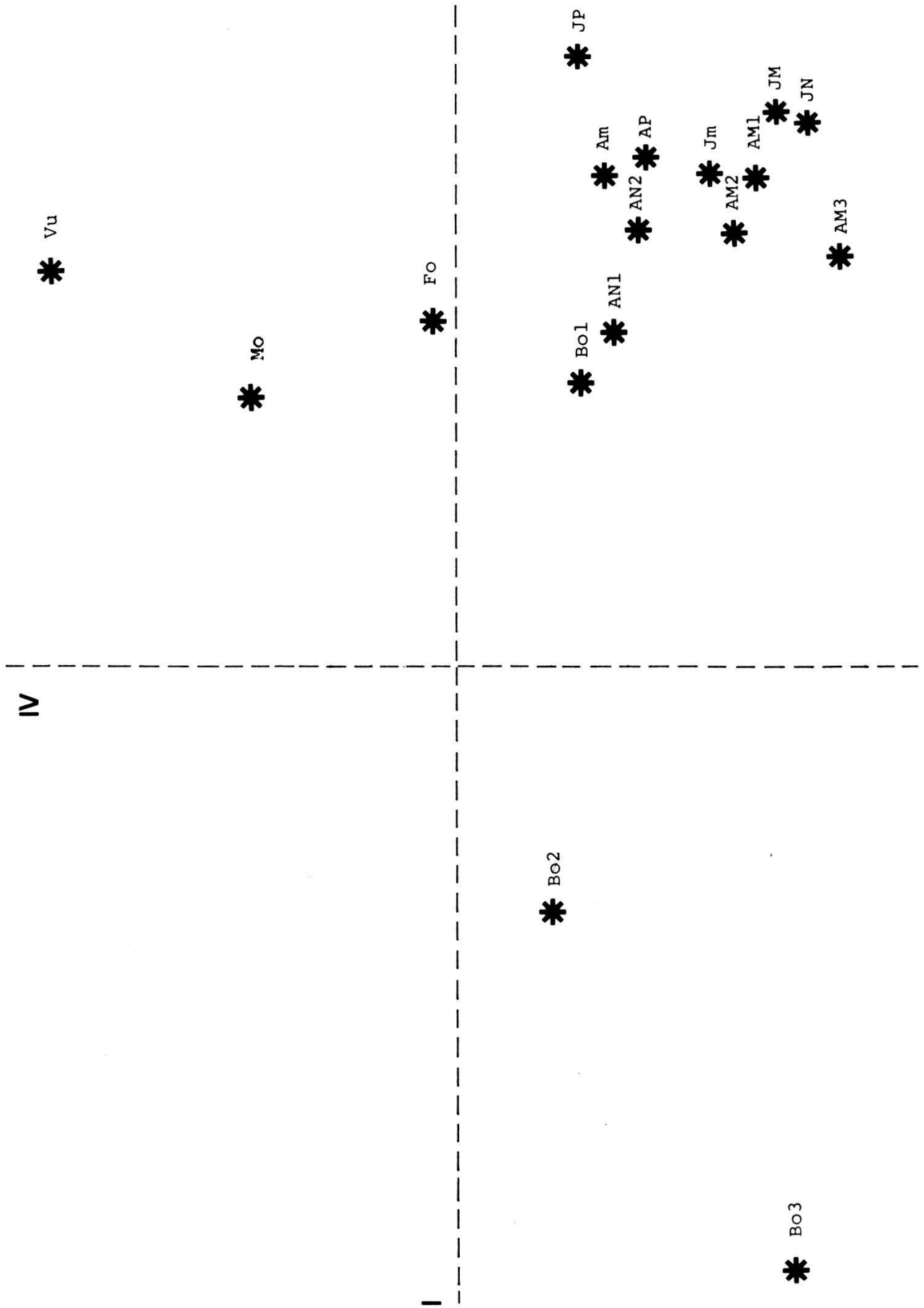


Figure 6. – Projection en composantes principales des 17 séries de relevés, selon les axes I et IV.

plutôt de par leur liaison aux milieux forestiers ouverts à grands arbres clairsemés.

Il faut cependant remarquer, à l'encontre du texte de LEBRETON *et al.*, cité en introduction, que cette corrélation n'est pas forcément liée aux limites d'une approche analytique du problème, mais à la partialité de l'échantillonnage fourni à cette analyse; l'adjonction de quelques relevés effectués dans un milieu de structure comparable à une peupleraie, tout en s'en différenciant par son hygrométrie (p.ex. un très jeune taillis sous futaie) permettrait peut-être d'éviter cette corrélation en reléguant l'axe structurel secondaire sur une troisième dimension. Ensuite, que l'analyse des corrélations partielles permet d'observer une activité de cet axe d'hygrométrie indépendante des variables de structure échantillonnées.

Il reste bien entendu toujours possible que cette activité soit en fait celle d'autres paramètres non échantillonnés, et corrélés avec le gradient d'hygrophilie. C'est pourquoi la signification exacte de celui-ci reste difficile à cerner, bien plus que celle de l'axe structurel primaire. Quoi qu'il en soit, il est très peu probable, malgré la taille restreinte de l'échantillonnage, que les

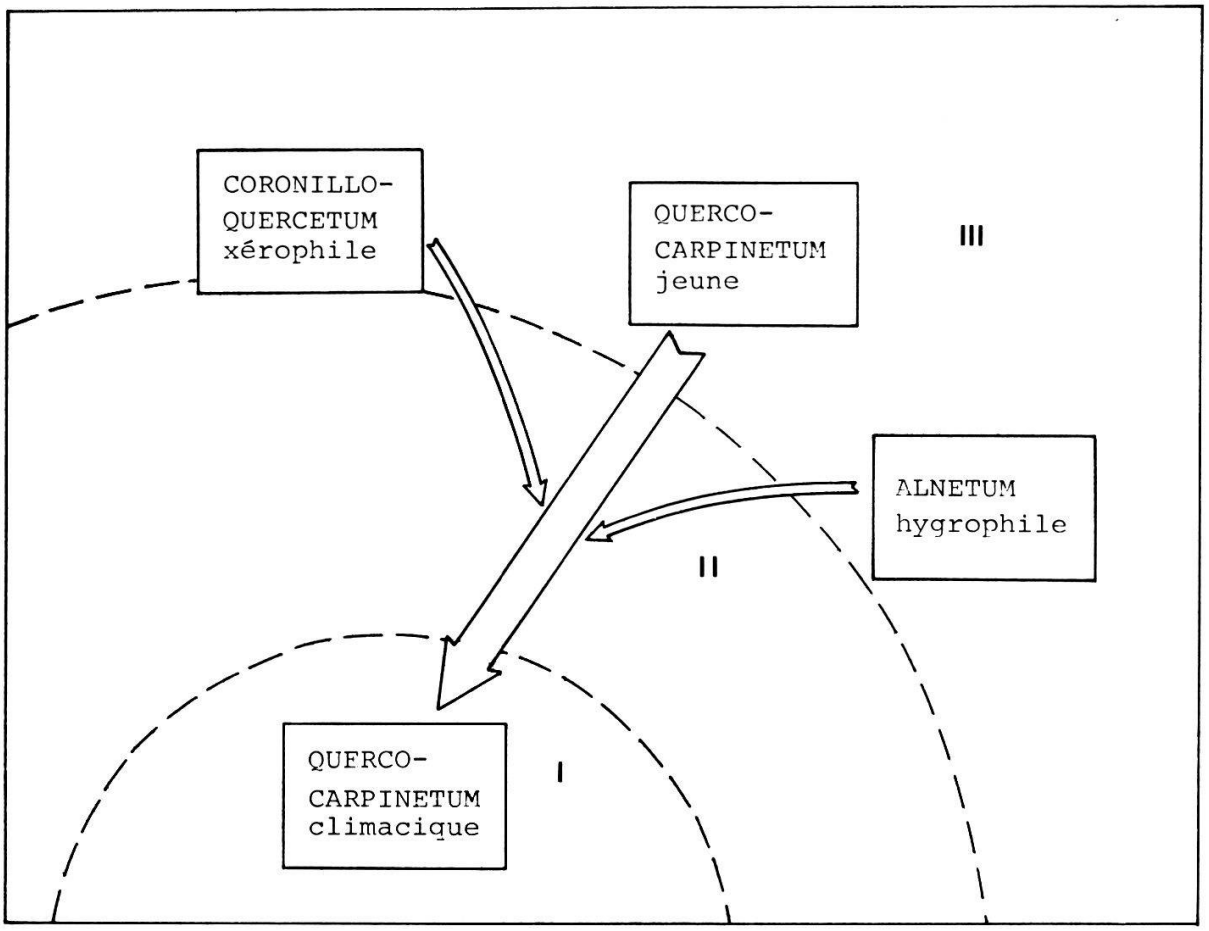


Figure 7. - Schéma descriptif général des observations notées dans ce travail. Explications dans le texte.

paramètres effectivement actifs traduits par l'axe d'hygrométrie ne soient que fortuitement corrélés avec celui-ci.

Quelle est l'importance relative des relations mises en évidence? Les deux axes principaux - structurel et hygrométrique - reconnus par cette étude n'expliquent que 32% de la variation de l'analyse en composantes principales, dont 22% dus au gradient structurel - évolution climacique - et 10% au gradient d'hygrophilie. Cependant, ces mêmes axes rendent compte de 62% de la variation explicable par les facteurs écologiques considérés, parmi lesquels les facteurs abiotiques sont importants.

On peut finalement tenter de fournir un schéma descriptif général tenant compte des différents faits notés (fig. 7). La composition ornithologique des milieux étudiés est partiellement (un tiers environ) déterminée par deux axes écologiques correspondant l'un à l'influence des hautes strates arborescentes, l'autre au caractère hygrophile du milieu. Sur le plan biocénotique, le premier axe traduit l'évolution du *Querco-carpinetum* vers son climax; le deuxième est défini par l'opposition d'une association spécialisée xérophile *(Coronillo-quercetum)* à une association spécialisée hygrophile *(Alnetum)*. Sur le plan ornithologique, l'axe structurel différencie trois zones correspondant à trois catégories de nicheurs: I. Cavernicoles, II. Nicheurs des hautes et moyennes strates, III. Nicheurs des basses strates et du sol. La première de ces catégories, liée au stade climacique, est la plus restreinte sur l'axe d'hygrométrie.

Remerciements

Nous adressons nos remerciements à R. Arlettaz, R. Delarze et F. Turrian pour leur participation à la récolte des données sur le terrain, M. Genoud et J.L. Zollinger pour leurs conseils, et les Professeurs J. Blondel et P. Vogel pour leurs lectures du manuscrit et conseils de rédaction.

Bibliographie

Blondel, J. 1979. - Biogéographie et écologie. Masson, Paris.

— 1980. - Structure et dynamique des peuplements d'oiseaux forestiers. *In* P. Pesson: Actualités d'écologie forestière. Sol, flore, faune. Bordas, Paris.

Ferry, C. et Frochot B. 1970. - La méthode des indices ponctuels d'abondance (IPA) ou des relevés d'avifaune par «station d'écoute». *Alauda 38,* 55-71.

—, David, P., Lepart, J. et Romane, F., 1978 - L'avifaune du Mont Ventoux, essai de synthèse biogéographique et écologique. *In* P. du Merle: Le massif du Ventoux, Vaucluse: éléments d'une synthèse écologique. *La Terre et la Vie,* supplément *1,* 32.

Daget, J. 1976. - Les modèles mathématiques en écologie. Masson, Paris.

Ferry, C. et Frochot, B. 1958. - Une méthode pour dénombrer les oiseaux nicheurs. *La Terre et la Vie 12,* 85-105.

—, —, 1970, - L'avifaune nidificatrice d'une forêt de chênes pédonculés en Bourgogne: étude de deux successions écologiques. *La Terre et la Vie 24,* 153-250.

Landolt, E. 1977. - Oekologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. Geobotan. Institut ETH Zürich.

LEBRETON, PH., TOURNIER, H. et LEBRETON, J.-D. 1976 - Etude de l'avifaune du Parc de la Vanoise. VI. Recherches d'ordre quantitatif sur les oiseaux forestiers de Vanoise. *Travaux scientifiques du Parc national de la Vanoise 7,* 163-243.

MACARTHUR, R. et MACARTHUR, J.W. 1961. - On bird species diversity. *Ecology 42,* 594-598.

—, — et PREER, J. 1962. - On bird species diversity II: Prediction of bird census from habitat measurement. *American Naturalist 96,* 167-174.

NIE, N.H., HULL, C.H., JENKINS, J.G., STEINBRENNER, K. et BART, D.H. 1975. - Statistical package for the social sciences. McGraw-Hill Book Company, New York.

ZOLLINGER, J.-L. et GENOUD, M., 1979. - Etude comparée de l'avifaune des ripisilves et des populicultures aux Grangettes (Vaud). *Nos Oiseaux 35,* 45-64.

Manuscrit reçu le 4 juillet 1983