



HAL
open science

Relations entre la physionomie végétale et la répartition spatiale des populations post-nuptiales d'oiseaux forestiers

Y. Leruth

► **To cite this version:**

Y. Leruth. Relations entre la physionomie végétale et la répartition spatiale des populations post-nuptiales d'oiseaux forestiers. *Revue d'Écologie (La Terre et La Vie)*, 1977, 2, pp.177-224. <hal-03530627>

HAL Id: hal-03530627

<https://hal.science/hal-03530627v1>

Submitted on 17 Jan 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire HAL, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



HAL Authorization

RELATIONS ENTRE LA PHYSIONOMIE VEGETALE
ET LA REPARTITION SPATIALE DES POPULATIONS
POST-NUPTIALES D'OISEAUX FORESTIERS.

par Y. LERUTH

*Laboratoire d'Ecologie théorique et de Biométrie,
Université Catholique de Louvain **

Les données de la présente étude ont été recueillies en vue d'obtenir des estimations d'abondance des oiseaux forestiers en période post-nuptiale (juin à août 1973). Les méthodes classiques de recensement, basées principalement sur la localisation des mâles chanteurs (Kendeigh, 1944 ; Dorst, 1963 ; Blondel, 1969 b), ne sont applicables qu'en période de nidification où les populations atteignent leur minimum annuel. Par le jeu de la reproduction et ensuite de la migration, les populations atteignent rapidement des niveaux considérablement plus élevés qui correspondent au maximum annuel. Il en résulte que l'impact des oiseaux sur le milieu va être beaucoup plus important à ce moment de l'année qu'à tout autre.

Il est donc nécessaire de recourir à d'autres méthodes pour estimer les populations post-nuptiales. Celles que nous nous proposons d'utiliser sont basées sur la capture, le marquage et la recapture d'individus prélevés dans la population et sont dérivées de l'index de Lincoln (1930) ; elles ont été passées en revue notamment par Southwood (1966), Cormack (1968) et Seber (1973).

Les conditions d'application aux oiseaux de ces méthodes, qui ont été utilisées avec succès pour les populations de micromammifères, seront discutées dans un prochain article. Notre propos actuel est plus modeste : il s'agit de voir les rapports qui existent entre la physionomie végétale et le nombre de captures de chaque espèce en chacun des postes de piégeage que nous avons utilisés.

Dans cette étude, nous poursuivons deux objectifs principaux :
(1) améliorer nos estimations d'abondance en plaçant les filets

* Adresse : 5, place Croix-du-Sud, 1348 Louvain-la-Neuve, Belgique.

dans les endroits les plus attractifs pour les oiseaux ; (2) mettre en évidence le rôle des variables de la structure végétale dans les préférences spatiales des oiseaux.

Cela revient à préciser les limites de tolérance et les préférences pour les variables végétales de la niche écologique des espèces (au sens multidimensionnel de Hutchinson, 1965).

Les variables du milieu végétal sont particulièrement difficiles tant à définir qu'à mesurer. On tourne généralement la difficulté en classant les biotopes en fonction de leur degré d'évolution vers un climax. Cette évolution est artificielle dans le cas de plantations de conifères (Lack, 1933, 1939 ; Turcek, 1957 ; Yapp, 1960) ou partiellement naturelle dans le cas de chênaies à charmes (Yapp, 1955, 1969 ; Ferry, 1960 ; Ferry & Frochot, 1970) ou de forêts d'Amérique du Nord (Odum, 1950 ; Bond, 1957 ; Martin, 1960 ; Johnston & Odum, 1965).

Le plus souvent, l'élément essentiel du classement est l'âge des parcelles. Les successions sont toujours étudiées dans le cadre d'associations végétales et de traitements forestiers précis. Cependant, on constate que les oiseaux sont plus souvent sensibles à la physionomie de la végétation qu'à sa composition floristique. En somme, ce sont les composantes de cette physionomie qu'il faut définir et mesurer, si l'on veut déceler les éléments déterminants pour les oiseaux : l'âge des parcelles n'est qu'une caractéristique générale expliquant des caractéristiques physionomiques particulières. Certains travaux se sont attachés à quantifier cette physionomie : Emlen (1956) propose des critères élémentaires mais bien suffisants pour des analyses préliminaires. James & Shugart (1970) et Shugart & Patten (1972) utilisent des critères plus élaborés.

Dans ce contexte, notre étude actuelle présente des particularités notables. Tout d'abord, les travaux classiques se basent sur le principe du line-transect, ce qui implique que l'investigation doit se faire en période nuptiale et sur des surfaces importantes aussi homogènes que possible. Bien souvent, les oiseaux sont cependant sensibles à des micro-hétérogénéités qui vont régler leur occupation du terrain. Par capture, nous pouvons mettre en évidence cette hétérogénéité à faible échelle et préciser les éléments auxquels sont sensibles les différentes espèces. De plus, nous pouvons étudier les préférences des oiseaux en période post-nuptiale. Il est clair qu'elles ne sont pas les mêmes qu'en période de nidification où jouent les nécessités éthologiques de la reproduction. Des modifications de régime alimentaire liés à la mue et à la migration peuvent même, dans certains cas, entraîner un complet changement de biotope. Comme nous le verrons, la méthode utilisée souffre de limitations dont nous devons tenir compte.

I - TERRAIN D'ETUDE

1. Choix de la parcelle :

Pour obtenir des estimations d'abondance satisfaisantes, le terrain étudié doit répondre à trois critères : il doit être aussi grand que possible par rapport à l'amplitude des déplacements des oiseaux ; il doit être aussi homogène que possible pour que tous les individus soient également susceptibles d'être capturés et recapturés ; la hauteur du couvert végétal ne doit pas dépasser de beaucoup la hauteur des filets utilisés, afin que l'intensité de capture soit suffisante. Pour ces trois raisons, nous avons choisi de travailler dans une parcelle de taillis-sous-futaie assez jeune.

2. Caractéristiques géographiques et géologiques :

La parcelle est située sur le territoire de la commune de Sivry (Hainaut) à l'extrême ouest de l'Entre-Sambre-et-Meuse (Fig. 1 ; coordonnées : Long. E 4° 10', Lat. N 50° 10' 93"). Elle est située en bordure de la région naturelle de la « Fagne » qui est une dépression orientée Est-Ouest et prolongée par la Famenne à l'Est de la Meuse (Duvigneaud, 1971). Du point de vue relief, elle est caractérisée par un alignement de crêtes séparées par des dépressions.

Du point de vue géologique, ce sont surtout les schistes et psammites de l'étagé Famennien (Dévonien) qui affleurent. Les

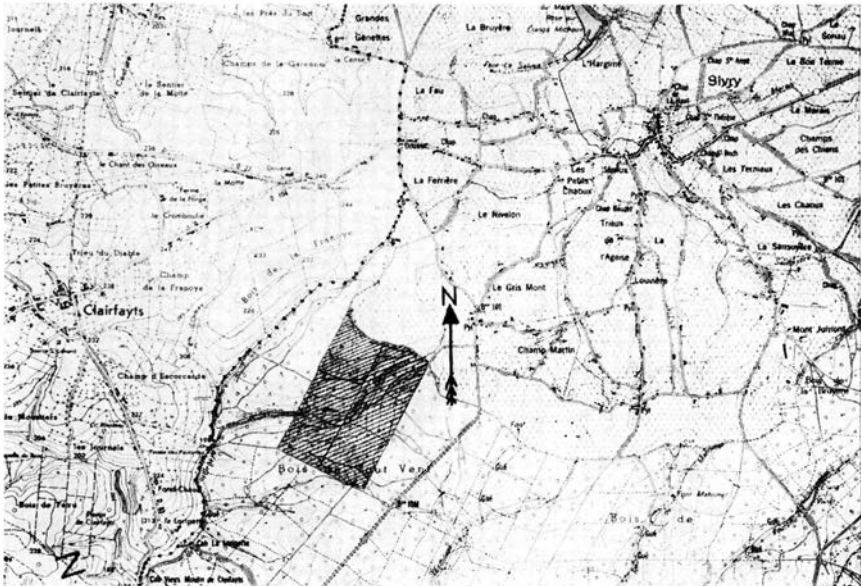


Figure 1. — Situation géographique de la parcelle d'étude.

sols, assez superficiels, sont cependant plus épais et plus riches que dans la dépression Fagne-Famenne proprement dite : cela explique la richesse relative de la végétation forestière comparée à celles de forêts plus typiques de cette région.

Notre parcelle est située à la lisière (orientée vers le N.-E.) d'un massif forestier étendu (Bois de Touvent) qui se prolonge au-delà de la frontière française toute proche. Elle est parcourue par le cours d'un petit ruisseau encaissé dans une vallée assez nette. L'altitude est de 230 à 240 m, ce qui est assez élevé pour la région.

3. Caractéristiques phytosociologiques :

L'association spontanée est le *Querceto-carpinetum*. La sous-association est la variante acide à *Convallaria majalis*. Le long du ruisseau on rencontre également par endroits la sous-association à *Filipendula ulmaria* (Mullenders, com. pers.).

Dans cette association, la strate arborescente est dominée par le Chêne pédonculé (*Quercus robur*) (68 % des arbres recensés) associée par ordre d'importance au Bouleau verruqueux (*Betula pendula*) (11 %), Merisier (*Cerasus avium*) (8 %), Frêne (*Fraxinus excelsior*) (3 %), Aulne glutineux (*Alnus glutinosa*) (3 % : lieux humides), Hêtre (*Fagus sylvatica*) (2 %), Charme (*Carpinus betulus*), Saule marsault (*Salix capraea*) et Tremble (*Populus tremula*). La strate arbustive est nettement dominée par le Charme associé au Bouleau, Hêtre (surtout en plantation), Noisetier (*Corylus avellana*), Saule marsault, Tremble, Erable (*Acer platanoides*), Aulne glutineux, Sureau rouge (*Sambucus racemosa*), Merisier, Chêne, Frêne, Genêt à balai (*Sarothamnus scoparius*) et Sorbier (*Sorbus aucuparia*).

La strate herbacée, surtout représentée dans les endroits d'aspect jeune et clairié, n'a pu être inventoriée de façon complète. Seules les espèces abondantes qui participent le plus à la physionomie ont été notées. Les Ronces (*Rubus sp.*) sont dominantes et forment des massifs parfois très denses. On rencontre aussi diverses Graminées, surtout dans les endroits très clairiés ; l'Epilobe (*Epilobium angustifolium*) souvent associée au Framboisier (*Rubus idaeus*) forment aussi des couverts denses. Il existe, par endroits, des couverts de Fougère femelle (*Athyrium filix-femina*) (sites assez âgés et humides) et de Fougère aigle (*Pteridium aquilinum*) (lieux secs et clairiés). Remarquons que les espèces citées ici ne sont pas les plus caractéristiques pour le phytosociologue. Plus caractéristiques sont celles associées à l'acidité relative du milieu (*Teucrium scorodonia*, *Luzula pilosa*...).

4. Pratiques sylvicoles :

Le massif forestier est soumis au régime du taillis-sous-futaie qui était jusqu'à récemment le mode d'exploitation le plus répandu

pour les chênaies. Dans ce mode d'exploitation, le massif est divisé en unités appelées « triages ». Chaque triage est composé, en principe, de 25 « coupes » qui sont des surfaces délimitées, classiquement d'une trentaine d'hectares. Chaque coupe est exploitée une fois tous les vingt-cinq ans et les différentes coupes du triage sont exploitées successivement année après année, de sorte que l'on rencontre dans un triage tous les stades d'évolution du taillis sur le cycle d'exploitation. Il arrive fréquemment que les coupes d'âge voisin soient juxtaposées sur le terrain.

L'exploitation se fait en deux phases : durant la première année, le taillis est, en principe, éliminé intégralement à l'exception de quelques plants d'avenir. La seconde année, une partie de la futaie est exploitée. Les arbres d'avenir sont laissés « en réserve ».

La parcelle est ensuite abandonnée à elle-même jusqu'à la révolution suivante. Après une phase à couvert herbacé dominant, le taillis se régénère rapidement par rejet de souche et semis naturel issu des réserves. L'évolution de son aspect et de sa composition a été décrite par Ferry & Frochot (1970) pour des chênaies de Bourgogne. Cette description s'applique en gros au massif forestier de Touvent. Notre parcelle est constituée de deux coupes âgées respectivement de 12 ans (32 ha) et de 13 ans (36 ha). Les caractères physiologiques que nous avons relevés sont comparés sur le tableau I avec ceux relevés par Ferry & Frochot (1970) sur toute la révolution.

TABLEAU I

Structure végétale de notre parcelle comparée à deux autres chênaies exploitées en taillis-sous-futaie.

Etude		FERRY et FROCHOT (1970)						Présente étude	FERRY (1960)
Age du taillis-sous-futaie (années)		1	4	8	13	20	30 à 45	12 - 13	11 - 15
Strate herbacée	Hauteur (m)	1 à 2		0,50				0,50	0,1
	Couverture (%)	50	20	10	0 à 10			20	0 à 10
Strate arbustive	Hauteur (m)	1	2	3,5	8	15	20 à 25	5 - 7	3,5
	Couverture (%)	50	80	90	90	à 100		86	90
Strate arborescente	Hauteur (m)	20 à 25						20 à 25	-
	Couverture (%)	30						27	

Nous notons plusieurs différences. Tout d'abord, il semble que dans notre cas la croissance du taillis soit plus lente : pour le même âge, la taille et le recouvrement sont moins importants que dans les milieux analysés par ces deux auteurs. En conséquence, le recouvrement de la strate herbacée est aussi plus important. Si, par contre, nous comparons notre situation à celle de Ferry (1960) où les sols sont très pauvres et comparables à ceux de la Famenne proprement dite, nous constatons que la croissance est beaucoup plus rapide chez nous mais que le recouvrement est un peu moins important, ce qui laisse la place à une végétation herbacée plus abondante.

Il semble que le facteur explicatif essentiel de ces différences soit la richesse et l'humidité du sol. La présente situation est intermédiaire entre celles des travaux cités mais la végétation herbacée y prend relativement plus de place, vraisemblablement en raison de la présence plus fréquente d'essences arbustives de lumière (Noisetier, Bouleau) qui créent moins d'ombre que le Charme très dominant dans les forêts étudiées par Ferry (1960) ; signalons aussi que de petites plantations de Hêtres ont été réalisées après l'exploitation et dégagées une seule fois peu après, ce qui a également provoqué quelques rajeunissements locaux. Nous constatons que le recouvrement de la strate arborescente ne diffère pas sensiblement de celui rapporté par Ferry & Frochot (1970). Nos données du tableau I sont le résumé d'une analyse végétale détaillée dont l'exposé suivra. Il est au préalable nécessaire de décrire la manière dont ces données ont été recueillies.

II - MATERIEL ET METHODES

A - ECHANTILLONNAGE DES POPULATIONS D'OISEAUX.

1. *Méthode de piégeage :*

L'usage des filets verticaux est maintenant classique. La constitution de ces filets et leur principe de fonctionnement ont été décrits par de nombreux auteurs, notamment par Low (1957). Les filets que nous utilisons ont 13,30 m de longueur et possèdent quatre poches dont nous avons fixé la largeur à 50 cm, de sorte que la largeur totale égale 2 m. Les mâts ont une longueur de 3 m et sont enfoncés de 40 cm dans le sol ; le filet s'étend donc entre 2,60 m et 0,60 m du sol. De cette façon, le centre des poches successives est situé approximativement à 85, 135, 185 et 235 cm du sol. Notons encore que nous disposons de 25 filets et que les mailles avaient une dimension de 16×16 mm.

2. *Répartition des postes de piégeage :*

Pour aborder des questions de dynamique de population, il est nécessaire que les postes de piégeage soient répartis aussi uni-

formément que possible sur la parcelle. Nous avons défini 100 postes qui sont représentés sur la figure 2. Ils sont placés le long de dix chemins transversaux très étroits que nous avons dégagés dans le taillis. Les positions n'ont pas été choisies au hasard : dans la mesure du possible, nous avons évité de placer des filets dans des endroits trop dégagés où ils auraient été trop peu camouflés. Cependant, nous n'avons jamais non plus recherché systématiquement des sites présentant des caractéristiques végétales particulières de sorte que les points choisis sont assez représentatifs de la structure végétale de toute la parcelle.

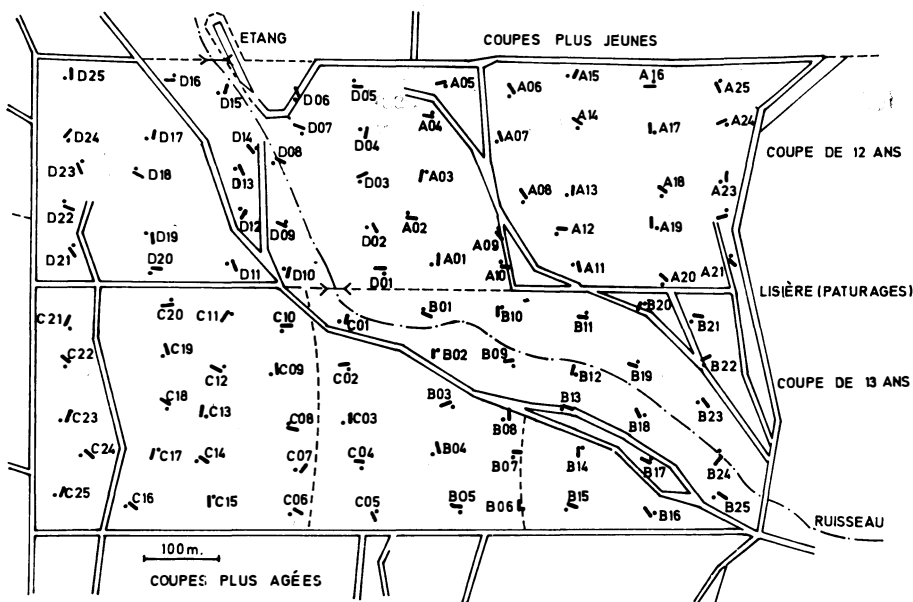


Figure 2. — Disposition des postes de piégeage sur la parcelle d'étude.

Pour cartographier la localisation des postes, nous avons placé, au mois d'avril, des balises blanches occupant toute la longueur du filet. Une photographie aérienne a ensuite été réalisée et redressée pour constituer la carte.

3. Mode de piégeage :

Il ne nous était pas possible de placer un filet en chacun des points simultanément : dans de telles conditions, un seul expérimentateur n'aurait jamais pu surveiller les filets avec une fréquence suffisante. C'est pourquoi la parcelle a été divisée en quatre quartiers subégaux, notés A, B, C, D et contenant chacun 25 postes. Chaque quartier fut piégé successivement jour après jour. Des

mâts furent placés à tous les postes et les filets, montés sur anneaux, pouvaient facilement être déplacés d'un poste à l'autre.

Le piégeage débuta le 4 juin 1973 en parcelle A et se termina le 3 septembre en parcelle D. De cette façon, chaque quartier fut visité vingt-trois fois au cours de la période. Du 4 juin au 5 juillet, seule la moitié des filets furent placés dans chaque quartier : les filets de numéro pair lors d'un cycle et les filets de numéro impair au cycle suivant, de sorte que chaque poste n'était occupé qu'un jour sur huit. Au total, chaque quartier fut donc piégé avec une intensité assez semblable.

En général, les filets étaient placés à l'aube et visités cinq fois dans la journée, soit toutes les 90 à 100 minutes. Ils étaient ensuite démontés. Il est parfois arrivé que les filets soient montés plus tard et démontés plus tôt en raison des conditions climatiques défavorables. Dans la mesure du possible, nous compensions ce manque de piégeage en effectuant six visites au lieu de cinq lorsque nous piégions à nouveau dans le même quartier. En moyenne, le piégeage était effectué de quatre à cinq heures jusqu'à quatorze à quinze heures.

4. *Notations* :

Toute capture fournit les renseignements suivants : numéro de bague, capture ou recapture, date, espèce, âge, sexe, numéro du filet, numéro de portion du filet (ceux-ci sont divisés en deux moitiés longitudinales), numéro de poche (les poches sont comptées à partir du bas), sens (face du filet ; recto ou verso), numéro de visite (de 1 à 5 ou à 6 dans la journée), divers (notamment état de mue ou état de santé).

Les renseignements d'âge et de sexe ne sont fournis que pendant une période déterminée et pour certaines espèces. En ce qui concerne l'âge, nous distinguons uniquement les jeunes des adultes : avant et pendant la mue totale de ceux-ci il est facile à déterminer ; ensuite, il faut recourir à des caractères de détail qui ne sont pas présents chez toutes les espèces.

En ce qui concerne le sexe, il n'est discernable dans la plupart des cas que chez les adultes. S'il n'existe pas de dimorphisme sexuel, il peut souvent être déterminé avant la mue par examen de la plaque incubatrice.

Les heures et minutes de toutes les visites à tous les filets sont également notées.

Les données d'observation ont été traitées par ordinateur au Centre de Calcul de l'Université de Louvain.

B - ÉCHANTILLONAGE DE LA VÉGÉTATION.

1. *Récolte des données* :

La description des points de piégeage a été faite en dessinant en plan de façon aussi précise que possible les arbustes, rejets de

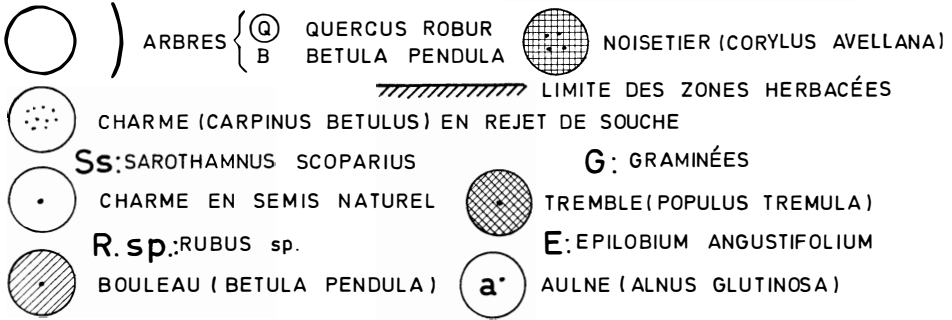
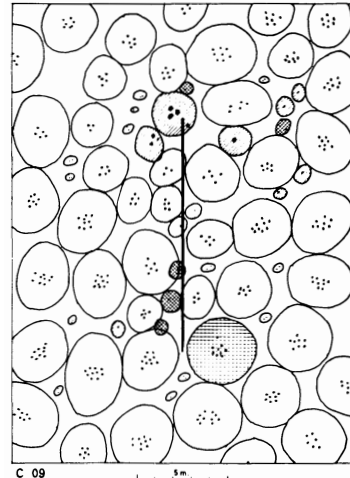
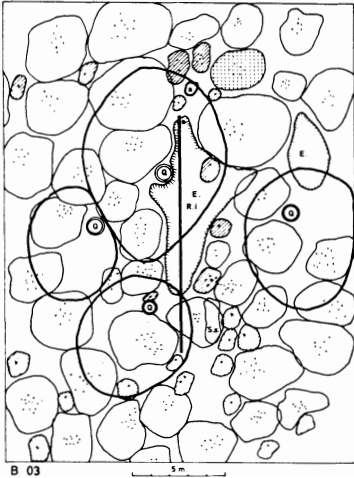
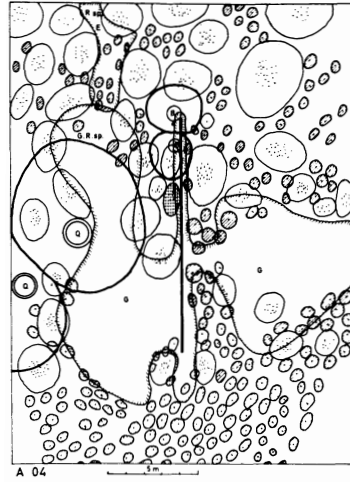
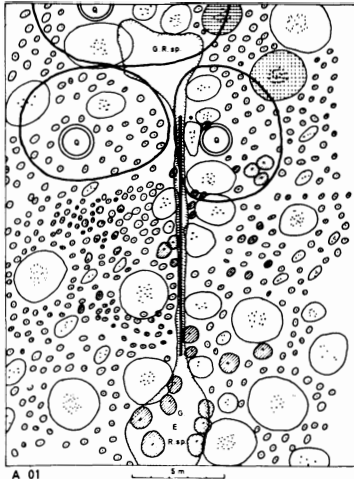


Figure 3. — Quelques exemples de relevés de végétation.

souches, arbres, clairières et zones herbacées sur une surface de 540 m² autour du filet, figurant un rectangle de 27 × 20 cm au centre duquel se trouve ce dernier. Nous explorons donc une zone de 10 m sur chaque face du filet, ainsi qu'une zone de 6,85 m aux deux extrémités.

Les dessins sont réalisés à l'échelle du 1/100^e. Quelques exemples sont représentés sur la figure 3. Lorsque les arbustes et rejets de souches sont assez grands, on peut certifier qu'ils sont tous représentés. Par contre, lorsqu'on est en présence de jeunes semis, il est impossible de figurer chaque brin et le nombre de petits cercles représentés constitue une sous-estimation.

2. Quantification :

La méthode de description que nous avons utilisée est couramment employée en phytosociologie et connue sous le nom de « relevé de végétation ». De nombreux auteurs la décrivent, notamment Oosting (1956), Vandenberghe (1966, 1971) et Guinochet (1973).

A partir du relevé, on peut déduire trois types de renseignements quantitatifs :

1. *Estimation du recouvrement des strates* : Expression, en pourcentage, de la continuité de la couverture végétale pour chaque strate.

2. *Coefficients d'abondance-dominance* : Il s'agit d'indices prenant les valeurs +, 1, 2, 3, 4, 5 (Braun-Blanquet, 1951) correspondant respectivement à des recouvrements moyen de 0,2, 2,5, 15, 37,5, 62,5 et 87,5 % (Mullenders, 1954). Les coefficients sont directement applicables aux espèces de la strate arbustive.

Pour la strate herbacée, ils sont applicables mais beaucoup plus approximatifs car il ne nous a pas été possible de représenter chaque espèce de façon précise : nous nous sommes contenté de noter sur les dessins celles qui étaient les plus représentées en chaque endroit.

Comme le recouvrement de la strate arborescente est faible et que le nombre de pieds par relevé est toujours limité, nous avons préféré noter le nombre de pieds de chaque espèce.

3. *Index physionomique* : Nous n'avons pas d'information sur la hauteur ni sur la structure verticale de la strate arbustive. Cette structure a cependant une grande importance pour les oiseaux car elle est un des éléments essentiels de la physionomie du taillis, laquelle a souvent plus d'importance que la composition spécifique.

Néanmoins, il existe une relation entre la surface moyenne par pied ou par rejet de souche et la physionomie verticale : pour

TABLEAU II

*Variables végétales des différents postes de piégeage :
Strates herbacée et arbustive, coefficients
d'abondance-dominance. Strate arborescente, nombre de pieds.*

Numéro du relevé : parcelle A	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25		
Recouvrement, strate herbacée %	10	30	25	50	10	50	10	20	30	40	20	20	40	60	30	15	20	15	5	40	30	20	25	50	15		
Coeff. Abond.																											
Rubus sp.	3	.	4	2	3	5	5	5	5	3	3	4	4	5	4	4	5	5	5	3	4	4	2	5	3	.	
Rubus idaeus	3	1	
Epilobium angustifolium	3	1	4	1	.	.	.	2	3	1	3	3	2	.	1	3	
Athyrium filix-femina	2	.	.	1	
Pteridium aquilinum	.	5	3	
Oxalis acetosella	
Graminées sp.	3	1	.	5	1	1	.	2	3	3	3	3	2	3	3	3	2	1	.	3	3	3	4	2	3		
Bois au sol	2	.	2	.	.	.	2	2	2	1	
Semis divers	
Glechoma hederacea	.	.	.	1	1	1	
Recouvrement, strate arbustive %	90	75	75	50	90	75	90	90	60	70	80	90	60	75	90	90	90	90	95	60	80	90	75	75	90		
Coeff. Abond.																											
Quercus robur	1	.	
Fagus sylvatica	2	.	2	2	2	
Cerasus avium	+	
Carpinus betulus	5	5	5	3	5	4	4	3	3	3	3	3	3	3	3	3	4	4	4	4	4	2	2	2	3	3	
Sorbus aucuparia	+	+	.	
Betula pendula	1	3	2	4	1	3	4	3	3	2	5	3	4	3	3	3	3	4	3	4	5	4	5	4	3		
Alnus glutinosa
Populus tremula	3	2	+	2	
Corylus avellana	.	2	2	+	1	.	.	4	3	3	3	2	.	3	4	2	3	+	+	.	1	2	1	1	2		
Sarothamnus scoparius	+	1	
Sambucus racemosa	+	
Salix capraea	2	1	1	+	.	2	2	.	1	.	+	1	+	1	
Acer platanoides	1	
Fraxinus excelsior	1	
Recouvrement, strate arborescente %	30	20	20	15	25	40	25	25	0	40	0	0	10	45	15	40	30	20	20	15	20	0	25	15	30		
Nombre de pieds.																											
Quercus robur	3	2	4	2	2	2	3	5	.	2	.	.	1	2	1	2	1	3	2	1	2	.	1	1	2		
Fagus sylvatica	1	
Fraxinus excelsior	2	.	3	
Betula pendula	.	.	.	2	
Cerasus avium	1	.	1	
Populus tremula	
Alnus glutinosa	3	.	.	1	
Acer platanoides	
Salix capraea	
Carpinus betulus	
Index physiognomique	0.88	2.98	5.83	0.93	6.48	1.78	2.01	4.07	3.86	2.00	1.41	2.67	2.01	6.663	2.84	4.04	1.81	2.25	2.21	2.74	1.07	1.86	1.72	2.58	2.53		

TABLEAU II (suite)

*Variables végétales des différents postes de piégeage :
Strates herbacée et arbustive, coefficients
d'abondance-dominance. Strate arborescente, nombre de pieds.*

Numéro du relevé : parcelle B		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25			
Recouvrement, strate herbacée %		30	15	10	35	10	25	15	5	20	5	60	10	40	50	15	15	50	5	10	30	20	30	10	50	20			
Coeff. Abond.	Rubus sp.	2	.	.	3	5	1	.	.	.	5	.	2	2	4	.	3	.	.	3	4	3	2	.	2	.			
	Rubus idaeus	2	3	3	2	.	.	.	2	3	.	3	2	.	.	5	3	3	3		
	Epilobium angustifolium	3	2	3	1	.	3	2	2	2	.	2	2	4	.	3	3	3	.	.	.	3		
	Athyrium filix-femina	1	3	3	5	.		
	Pteridium aquilinum	
	Oxalis acetosella	3	5	
	Graminées sp.	.	.	1	1	.	5	5	3	3	.	3	2	3	2	.	.	.	5	2	.	3	3	3	.	.	.		
	Bois au sol	1	
	Semis divers	5	.	.	
	Glechoma hederacea	
	Recouvrement, strate arbustive %		75	85	90	90	90	80	90	95	90	95	50	95	70	50	85	85	50	99	95	70	85	75	95	90	90		
	Coeff. Abond.	Quercus robur
Fagus sylvatica		.	.	.	2	.	+	3	
Cerasus avium		
Carpinus betulus		3	5	5	3	5	4	5	5	5	5	5	5	3	5	5	5	5	5	5	5	5	5	4	5	3	4	.	
Sorbus aucuparia		
Betula pendula		2	2	2	3	1	3	1	2	+	3	2	1	1	2	+	1	1	1	1	1	2	2	3	3	3	2	.	
Alnus glutinosa		+	
Populus tremula		1	2	2	2	
Corylus avellana		1	.	+	2	.	1	+	.	3	+	.	1	2	1	1	1	.	.	+	2	+	.	2	.	3	4	.	
Sarothamnus scoparius		.	.	+	+	
Sambucus racemosa		1	+	1	+	2	+	1	+	+	.	2	1	1	+
Salix capraea		.	1	+	+	.	.	1	.	+	3	+	.	1	
Acer platanoides		.	1	.	.	2	+	2	+	+	
Fraxinus excelsior		
Recouvrement, strate arborescente %		20	30	40	25	20	45	20	35	15	10	40	0	10	25	45	60	50	30	40	50	20	15	10	15	0			
Nombre de pieds.		Quercus robur	1	3	3	1	2	3	1	1	1	.	6	.	.	.	3	4	3	4	2	3	4	
	Fagus sylvatica	1		
	Fraxinus excelsior	1		
	Betula pendula	1	2	3	2	.	.	.		
	Cerasus avium	.	.	1	1	.	.	1	1	4	3		
	Populus tremula		
	Alnus glutinosa		
	Acer platanoides	1	.	
	Salix capraea	2	
	Carpinus betulus	1	.	1	
	Index physiognomique	5.73	5.93	6.77	4.27	6.38	3.43	5.30	5.96	5.72		3.72	4.62	5.96	4.23	2.94	7.70	6.92	3.89	9.31	7.75	2.45	5.77	4.12	3.41	2.99	5.24		

TABLEAU II (suite)

*Variables végétales des différents postes de piégeage :
Strates herbacée et arbustive, coefficients
d'abondance-dominance. Strate arborescente, nombre de pieds.*

Numéro du relevé : parcelle C	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	
Recouvrement, strate herbacée %	15	15	30	5	25	10	10	30	0	15	0	0	20	20	5	0	0	10	5	10	15	10	10	5	40	
Coeff. Abond. Rubus sp.	5	1	3	5	5	5	.	2	.	2	.	.	4	3	5	.	.	5	.	4	3	4
Rubus idaeus	.	1	3	2	.	2	.	.	3	3	5	4	3	3	4	5	.	
Epilobium angustifolium	.	3	3	2
Athyrium filix-femina
Pteridium aquilinum	1	3
Oxalis acetosella	3
Graminées sp.	.	3	3	.	.	.	3	2	.	3	.	.	2	3	.	.	3	.	.	.
Bois au sol	.	.	+	2	.	.	+	.	.	.	+	+	2	.	1	1	1	.	.	1	.	.
Semis divers
Glechoma hederacea	3
Recouvrement, strate arbustive %	85	90	80	99	85	95	95	75	99	90	99	99	90	85	95	99	99	95	99	95	90	90	95	95	70	
Coeff. Abond. Quercus robur	1	1	.	.	.	1	.
Fagus sylvatica	1
Cerasus avium	1
Carpinus betulus	5	5	5	5	4	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	4	5	5	5	5	5	5	4
Sorbus aucuparia	+
Betula pendula	.	2	2	2	.	.	+	1	1	+	+	2	3	2	2	1	+	1	3	2	2	2	1	2	2	
Alnus glutinosa	2
Populus tremula	1	.	.	.	+	2	1	.	3	.	.
Corylus avellana	.	1	2	.	3	1	.	+	.	2	.	1	1	.	2	2	1	.	2	
Sarothamnus scoparius	+	+
Sambucus racemosa	+	+
Salix capraea	.	1	2	+	1	.	.	1	+	+	.	+	1	.	1	1	.	.	1	1	.	.	1	.	.	
Acer platanoides	2	3
Fraxinus excelsior
Recouvrement, strate arborescente %	25	20	15	0	75	30	30	20	0	80	45	0	30	20	15	30	45	45	0	45	0	20	30	0	75	
Nombre de pieds. Quercus robur	3	1	1	.	2	4	2	2	.	4	3	.	2	1	1	.	.	4	.	3	.	2	2	.	5	
Fagus sylvatica	1	2
Fraxinus excelsior	1
Betula pendula	1	1	9	.	.	.	1	2
Cerasus avium	8
Populus tremula
Alnus glutinosa
Acer platanoides
Salix capraea
Carpinus betulus	1	1
Index physiologique	9.24	6.20	4.25	6.45	3.38	2.03	3.84	4.70	6.72	6.66	7.23	5.38	5.37	3.78	3.25	5.98	11.01	9.68	4.65	8.44	5.57	6.66	6.28	4.26	5.04	

TABLEAU II (fin)

*Variables végétales des différents postes de piégeage :
Strates herbacée et arbustive, coefficients
d'abondance-dominance. Strate arborescente, nombre de pieds.*

Numéro du relevé : parcelle D	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
Recouvrement, strate herbacée %	0	40	0	30	25	20	70	40	75	0	20	15	20	15	30	25	35	10	0	5	10	30	25	20	
Coeff. Abond. Rubus sp.	.	.	.	4	2	2	3	.	.	.	3	2	3	5	.	4	3	5	.	5	5	3	3	4	
Rubus idaeus	.	2	.	.	2	.	3	
Epilobium angustifolium	.	.	.	3	2	.	2	2	2	.	.	2	3	3	
Athyrium filix-femina	2	
Pteridium aquilinum	
Oxalis acetosella	
Graminées sp.	.	5	.	3	5	3	5	3	.	5	3	3	.	.	.	2	.	3	3	.	
Bois au sol	2	.	.	.	2	.	1	.	1	1	1	2	2	2	3
Semis divers
Glechoma hederacea	5
Recouvrement, strate arbustive %	99	70	99	90	80	85	90	75	80	99	95	85	90	90	75	85	75	95	99	99	95	95	80	80	95
Coeff. Abond. Quercus robur	1
Fagus sylvatica	.	+	2	+
Cerasus avium
Carpinus betulus	5	5	3	3	5	4	4	3	4	4	5	5	5	5	4	3	4	5	5	5	5	5	5	5	5
Sorbus aucuparia	+	+	+	1
Betula pendula	1	3	3	5	2	3	3	.	3	.	.	+	+	1	.	+	2	.	+	2	+	2	2	2	3
Alnus glutinosa	3	1
Populus tremula	3	.	2	+	+	1	.	.	1	2	2
Corylus avellana	1	+	.	+	+	.	.	1	+	2	1	+	1	1	3	3	3	.	2	2	+
Sarothamnus scoparius	.	.	.	+	+
Sambucus racemosa	.	.	.	+	.	1	.	2	+
Salix capraea	+	+	1	.	1	+	.	1	1	1	+	+	.	.	1	1	+	+	.	1	1
Acer platanoides	1
Fraxinus excelsior	2
Recouvrement, strate arborescente %	30	45	20	25	20	20	30	40	15	25	70	45	45	0	25	40	40	40	25	35	25	60	30	30	0
Nombre de pieds. Quercus robur	4	2	2	2	1	2	3	1	.	3	6	5	3	.	2	2	8	4	3	5	5	4	3	4	.
Fagus sylvatica
Fraxinus excelsior	2	1
Betula pendula	2	1	1	.	.	.	1	1	3	1	7	2	2	.	5	.	.	.
Cerasus avium	1	2
Populus tremula	2	1
Alnus glutinosa	5
Acer platanoides
Salix capraea	1
Carpinus betulus
Index physiognomique	3.76	3.80	2.07	2.79	4.25	2.99	5.30	7.81	2.87	3.81	1.74	4.72	8.15	6.57	4.07	4.52	3.19	5.05	4.44	3.20	10.33	5.11	3.84	1.68	2.65

une surface moyenne faible, la hauteur est faible et l'enfeuillage commence au sol. Pour une surface très élevée la hauteur est beaucoup plus considérable, l'enfeuillage est minime au niveau du sol et ne devient important qu'à deux mètres environ. Quant à la hauteur totale, nous ne l'avons pas mesurée en chaque point mais un examen sommaire nous permet de dire qu'elle varie entre cinq et sept mètres. La surface moyenne par pied peut être estimée en rapportant le nombre total de pieds (pieds = pieds vrais + rejets de souches) de toutes les espèces à la surface absolue recouverte par la strate arbustive. Cette surface moyenne a été appelée « index physiologique » dans la suite de l'exposé.

III - RESULTATS ET DISCUSSIONS

A - COMPOSITION SPÉCIFIQUE DES CAPTURES :

Le tableau III nous donne le nombre total de captures et de recaptures réalisées pour chaque espèce. Plusieurs constatations s'imposent. Tout d'abord, il existe des différences remarquables dans l'aptitude des espèces à être recapturées. Les extrêmes sont le Pouillot fitis avec 7.1 % de recaptures et la Mésange boréale avec 46.71 %. Ces différences tiennent essentiellement au mode de déplacement et au degré de stabilité des populations. Ces questions seront abordées dans un autre article.

Aussi les considérations qui vont suivre concerneront toujours l'ensemble des captures et recaptures. Ensuite, on ne peut pas considérer que la composition spécifique des captures nous renseigne sur la composition de l'avifaune car chaque espèce a sa « piégeabilité » particulière ; le rapport entre l'abondance et le nombre de captures est donc hautement variable suivant les espèces.

Il serait vain enfin de comparer nos données avec des échantillonnages d'adultes nicheurs : en effet, chaque espèce a un taux de reproduction qui lui est propre et, de plus, il existe des apports migratoires chez certaines d'entre elles. Néanmoins, en ce qui concerne la répartition spatiale des captures, le tableau III nous montre que nos conclusions seront surtout limitées aux espèces abondantes parmi lesquelles le Rouge-gorge occupe une place privilégiée.

B - RÉPARTITION DES CAPTURES ENTRE POSTES DE PIÉGEAGE :

Le tableau IV nous donne cette répartition pour les 18 espèces les mieux représentées et pour leur total. La question qu'on doit d'abord se poser est de savoir si, dans la parcelle assez homogène dont nous disposons, les oiseaux sont réellement capturés de préférence à certains postes ou si leur répartition est uniquement

TABLEAU III

Composition spécifique des captures et recaptures.

Noms latins	Noms français	Captures	Recaptures	Total
<i>Dendrocopos major</i>	Pic épeiche	12	5	17
<i>Anthus trivialis</i>	Pipit des arbres	2	0	2
<i>Motacilla cinerea</i>	Bergeronnette des ruisseaux	3	0	3
<i>Troglodytes troglodytes</i>	Troglodyte	105	44	149
<i>Prunella modularis</i>	Accenteur mouchet	95	56	151
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	Rouge-queue à front blanc	1	0	1
<i>Erithacus rubecula</i>	Rouge-gorge	865	563	1428
<i>Luscinia megarhynchos</i>	Rossignol philomèle	6	0	6
<i>Turdus merula</i>	Merle noir	201	77	278
<i>Turdus philomelos</i>	Grive musicienne	220	55	275
<i>Turdus viscivorus</i>	Grive draine	1	1	2
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	Rousserolle effarvate	1	0	1
<i>Sylvia borin</i>	Fauvette des jardins	69	14	83
<i>Sylvia atricapilla</i>	Fauvette à tête noire	336	67	403
<i>Sylvia curruca</i>	Fauvette babillarde	1	0	1
<i>Phylloscopus trochilus</i>	Pouillot fitis	104	8	112
<i>Phylloscopus collybita</i>	Pouillot véloce	175	18	193
<i>Regulus ignicapillus</i>	Roitelet triple-bandeau	1	0	1
<i>Ficedula hypoleuca</i>	Cobemouche noir	7	0	7
<i>Aegithalos caudatus</i>	Mésange à longue queue	21	1	22
<i>Parus palustris</i>	Mésange nonnette	37	15	52
<i>Parus montanus</i>	Mésange boréale	89	78	167
<i>Parus cristatus</i>	Mésange huppée	5	1	6
<i>Parus caeruleus</i>	Mésange bleue	276	42	318
<i>Parus major</i>	Mésange charbonnière	197	76	273
<i>Sitta europaea</i>	Sittelle torchepot	19	12	31
<i>Certhia brachydactyla</i>	Grimpereau des jardins	6	1	7
<i>Emberiza citrinella</i>	Bruant jaune	2	0	2
<i>Fringilla coelebs</i>	Pinson des arbres	8	1	9
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	Bouvreuil	100	28	128
<i>Coccothraustes</i> <i>coccothraustes</i>	Gros-bec	6	0	6
<i>Passer montanus</i>	Moineau friquet	2	0	2
<i>Garrulus glandarius</i>	Geai des chênes	16	1	17
<i>Alcedo atthis</i>	Martin-pêcheur	1	0	1
<i>Pernis apivorus</i>	Bondrée apivore	1	0	1
Total (35 espèces)		2991	1164	4155

due à des facteurs aléatoires. Il serait en effet inutile d'essayer d'établir une relation entre l'environnement végétal et le nombre de captures si nous ne sommes pas en mesure de montrer que les oiseaux ne se font pas prendre au hasard.

1. Agrégation :

Dans les problèmes de répartition spatiale, il est classique de comparer la distribution de recensement observée à une distribution de Poisson qui serait celle que l'on observerait si les ani-

TABLEAU IV

Répartition des captures entre postes de piégeage.

Parcelle A

Espèces	Filets																								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
Rouge-gorge	6	19	11	23	9	14	15	12	12	15	10	10	13	17	14	14	23	15	11	15	14	10	11	15	11
Fauvette à tête noire	1	5	4	7	3	8	1	2	9	5	4	5	10	4	.	5	1	3	6	18	5	7	5	8	5
Mésange bleue	.	1	.	5	.	5	1	1	3	1	16	.	15	.	4	5	1	6	2	.	1	3	16	16	2
Grive musicienne	1	1	1	.	1	2	2	1	2	3	1	1	2	5	2	3	5	2	.	1	.	2	.	4	3
Merle noir	2	2	2	.	3	3	2	2	2	2	1	2	2	.	.	2	3	2	1	1	1	3	5	2	1
Mésange charbonnière	3	.	.	5	.	1	4	5	1	7	.	.	1	1	1	1	5	.	4	9	.	.	7	.	1
Pouillot véloce	.	3	1	7	1	2	.	1	3	3	4	.	6	1	3	6	4	2	1	7	9	12	6	7	5
Troglodyte	.	4	4	2	.	2	1	1	1	1	4	2	1	1	1	2	4	3	3	.	.	1	3	.	3
Pouillot fitis	.	2	.	4	.	3	.	1	.	1	8	2	1	1	5	2	2	.	2	4	8	13	3	4	.
Bouvreuil	.	1	.	1	.	1	.	.	.	2	2	.	.	1	4	1	1	1	.	2	1	1	2	.	1
Accenteur	.	3	.	.	.	3	3	1	4	5	1	2	4	3	3	1	2	2	2	2	1	4	5	3	1
Mésange boréale	.	2	2	5	3	1	.	1	1	3	1	.	2	.	2	2	.	2	.	2	3	1	2	7	.
Fauvette des jardins	.	2	1	4	1	.	.	1	2	.	3	1	1	.	.	2	7	1	1	4	.	1	.	3	2
Mésange nonnette	.	.	.	1	1	3	2	1	2	.	1	.	1	.
Mésange à longue queue	1
Sittelle	.	.	.	2	3	1	1	1	.
Pic épeiche	.	.	.	1	2	.	.	.	1	1	.
Mésange huppée	1	2
Total	13	45	26	67	22	48	29	30	40	48	55	25	62	34	39	48	62	41	35	67	43	59	65	73	35

TABLEAU IV (suite)

Répartition des captures entre postes de piégeage.

Parcelle B

Espèces	Filets	Parcelle B																								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
Rouge-gorge		27	24	22	17	9	20	10	15	17	7	26	17	8	14	8	18	21	9	15	7	25	19	17	29	18
Fauvette à tête noire		2	3	2	15	1	3	2	2	.	2	12	4	4	13	3	6	12	.	1	11	3	4	4	4	3
Mésange bleue		6	3	.	2	.	2	2	2	1	5	14	1	2	2	1	.	4	2	3	1	3	.	2	36	.
Grive musicienne		8	4	1	1	3	2	4	1	3	2	4	3	4	3	2	13	5	4	5	3	2	4	3	7	9
Merle noir		8	3	3	.	2	4	5	4	2	3	1	4	4	6	7	8	4	1	5	1	3	7	2	7	4
Mésange charbonnière		6	3	1	2	.	.	2	3	2	1	3	1	.	3	1	5	3	1	3	3	.	2	2	7	.
Pouillot véloce		2	1	.	10	.	.	2	.	1	.	7	.	3	4	.	1	1	.	.	1	.	1	.	8	1
Troglodyte		5	3	2	.	2	2	.	3	1	1	1	3	1	4	1	2	2	.	3	2	2	1	1	10	.
Pouillot fitis		2	.	.	3	8	.	.	1	2	1	1	2	.	.
Bouvreuil		1	1	.	2	2	.	1	3	2	1	2	7	7	6	4	4	3	3	2	.	1	2	.	16	1
Accenteur		1	1	4	3	.	2	.	1	3	2	5	3	1	1	2	2	2	1	.	3	1	6	.	4	2
Mésange boréale		2	1	1	2	2	.	1	.	4	.	2	3	6	6	1	2	3	.	2	.	2	2	2	3	2
Fauvette des jardins		.	.	1	1	7	.	.	4	.	.	2	.	.	1	1	.	1	.	.
Mésange nonnette		1	.	.	.	1	.	2	1	.	2	1	1	1	.	.	.	1	1	.	1	.
Mésange à longue queue		1	1	.
Sittelle		1	.	.	.	2	2	1	.	1	.	.	.	1	.	.
Pic épeiche		2	1	1	1
Mésange huppée		.	.	1
Total		70	47	38	58	22	35	30	34	37	32	89	50	41	68	31	62	64	22	40	36	45	50	37	133	40

TABLEAU IV (suite)

Répartition des captures entre postes de piégeage.

Espèces \ Filets		Parcelle C																								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
Rouge-gorge		29	13	16	8	12	7	13	11	15	15	15	15	10	12	5	12	17	13	6	15	4	16	13	8	18
Fauvette à tête noire		6	3	5	3	2	.	.	6	.	2	.	1	2	1	1	.	2	4	.	.	2	.	.	3	3
Mésange bleue		9	2	3	1	1	1	.	10	3	.	.	1	.	.	4	2	4	2	.	3	.
Grive musicienne		4	1	1	2	6	6	3	2	1	.	3	5	4	3	2	2	4	3	.	.	3	1	2	3	4
Merle noir		10	4	2	6	7	2	6	2	4	3	6	3	2	4	1	2	2	4	6	1	.	4	.	1	.
Mésange charbonnière		5	1	7	2	1	4	2	1	4	2	1	4	2	1	4	4	4	1	.	8	2	1	3	.	6
Pouillot véloce		.	.	3	1	.	.	.	1	1	.	1
Troglodyte		7	1	2	.	3	.	1	2	1	.	1	1
Pouillot fitis		.	1	1	1
Bouvreuil		1	1	6	.	2	1	1
Accenteur		.	2	1	.	.	.	1	.	.	3	.	.	1	2	1	.	.	.	1	1	.	1	.	1	3
Mésange boréale		.	1	3	.	3	.	.	1	.	1	1	1	.	2	7	1	1	3	2
Fauvette des jardins		3	.	1	.	.	.	1	1	1	1
Mésange nonnette		4	1	.	.	1	1	1	.	.	.	2
Mésange à longue queue		1
Sittelle		1	1	1
Pic épeiche		.	.	.	1	.	.	1	1	1
Mésange huppée		1
Total		79	29	45	24	34	20	29	26	25	28	33	39	27	26	14	23	32	25	19	28	25	27	19	23	41

TABLEAU IV (fin)

Répartition des captures entre postes de piégeage.

Parcelle D.

Espèces	Filets																								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
Rouge-gorge	11	24	10	9	16	14	21	22	19	15	12	8	24	17	24	11	11	8	3	8	7	6	12	13	12
Fauvette à tête noire	3	9	9	2	4	10	11	14	.	.	1	1	8	5	4	.	5	2	2	.	3	2	2	9	4
Mésange bleue	4	18	5	11	.	.	.	3	1	2	.	.	4	1	.	.	2	1	2	3	2	1	1	11	2
Grive musicienne	3	1	2	3	6	4	5	6	2	1	1	5	.	.	3	.	3	3	1	4	2	2	2	2	3
Merle noir	2	4	.	.	1	2	4	11	.	1	3	1	1	1	1	3	2	3	1	1	3	4	.	2	1
Mésange charbonnière	1	10	9	11	.	4	.	8	.	5	1	6	6	1	4	.	4	1	3	1	3	.	1	3	11
Pouillot véloce	2	3	10	8	.	2	4	1	1	1	.	.	2	.	1	1	5	7	1
Troglodyte	1	.	1	1	1	.	2	6	4	.	2	.	2	1	8	1	.	1	.	.	1	1	.	.	1
Pouillot fitis	.	2	2	8	.	1	2	1	1	2	.	1	.	.	.	1	.	.	.	2
Bouvreuil	1	1	11	.	1	.	.	2	1	4	2
Accenteur	.	1	3	1	1	3	2	2	1	1	1	.	2	.	3	2	1	.	.	.	1	1	.	.	2
Mésange boréale	1	2	1	4	2	2	1	13	2	.	1	1	3	1	2	2	3	3	2	.	.	1	.	.	2
Fauvette des jardins	1	.	1	.	3	5	.	2	3	2	.	3
Mésange nonnette	.	.	2	2	.	.	.	4	3	.	.	1	.	1	1	.	.	1	1	.	.
Mésange à longue queue	1	.	1	2	.	2	.	1	1	.	1	1	.	.	8	.
Sittelle	.	1	3	.	2	1	1	1
Pic épeiche	.	.	.	1	.	.	.	1	1
Mésange huppée	1
Total	29	75	55	61	35	48	54	107	33	29	22	23	57	31	59	22	41	25	15	19	24	18	21	55	44

maux étaient répartis au hasard (Gérard, 1970). On sait que pour une distribution de Poisson, la moyenne est égale à la variance. Une distribution dont la variance est inférieure à la moyenne est dite « régulière ». De tels cas se rencontrent très rarement dans la nature. Si la variance est supérieure à la moyenne, la distribution est dite « agrégative » : dans ce cas, les animaux ont tendance à se regrouper en des lieux privilégiés de l'habitat et à y former des agrégats.

Notons qu'en ce qui concerne les oiseaux, il n'existe pas de véritables agrégats à l'échelle où nous travaillons : les modèles invoqués par Gérard (1970) s'appliquent principalement à des recensements de la microfaune du sol par échantillonnage. Dans ce cas l'aire prospectée est toujours grande par rapport à la mobilité des animaux et les échantillons d'habitat contiennent toujours la totalité de la faune qui y vit. Par contre, pour les oiseaux, les déplacements sont considérables dans les limites d'espace et de temps choisies et nous n'échantillons qu'une faible partie de l'avifaune existant aux environs de chaque point piégé.

Pendant la durée de l'expérience, des rassemblements locaux qui peuvent être qualifiés d'agrégats se font et se défont en permanence. Les nombres d'oiseaux capturés aux divers points peuvent donc être considérés tout au plus comme une estimation de la fréquentation relative des différents postes et expriment uniquement ce que Gérard appelle une « répartition hétérogène des individus » due à l'hétérogénéité de l'habitat. L'existence d'un comportement grégaire et donc de réels agrégats très mobiles ne peut être mise en évidence que par la co-occurrence spatiale et temporelle des oiseaux ainsi que nous le verrons plus loin.

La notion d'agrégation étant ainsi précisée, il nous reste à voir comment on peut la mettre en évidence par référence à une distribution de Poisson. Nous avons retenu deux méthodes :

a) COEFFICIENT DE DISPERSION (Blackman, 1942).

Il s'agit simplement du rapport entre la variance et la moyenne. Il vaut 1 pour une distribution de Poisson et prend une valeur d'autant plus grande que la population est distribuée plus agrégativement. En multipliant ce coefficient par $(n - 1)$ (dans notre cas, le nombre d'observations n est égal à 100), on obtient un Chi carré qui permet d'éprouver la validité d'une distribution de Poisson. Dans la suite de l'exposé, pour ce qui concerne les préférences spatiales, nous ne retiendrons donc que les espèces présentant un Chi carré significatif.

Ce coefficient permet de mettre en évidence l'existence d'une agrégation due à l'hétérogénéité du milieu et aussi en partie à la grégarité éthologique chez certaines espèces ainsi que nous le verrons plus loin.

Cependant, il présente l'inconvénient de croître avec l'abon-

dance et ne permet pas de comparer le caractère agrégatif des différentes espèces. Cette comparaison serait intéressante : une espèce très agrégative fréquente un milieu bien défini et peut être qualifiée de « sténotope ». Par contre, une espèce peu agrégative fréquente des milieux plus divers et peut être qualifiée d'« eurytope ».

b) PARAMÈTRE $1/k$:

Le paramètre k de la distribution binomiale négative est utilisé très fréquemment pour décrire les recensements de populations agrégatives. Il peut être estimé par $k = m^2/s^2 - m$ et vaut l'infini pour une distribution de Poisson (m et s^2 sont respectivement la moyenne et la variance estimées). Suivant Gérard (1970), il est une bonne mesure de l'agrégation lorsque la répartition spatiale a pour cause principale l'hétérogénéité de l'habitat. Comme il est d'autant plus petit que l'agrégation est forte, il est préférable d'utiliser son inverse ($1/k$). Ce paramètre a l'avantage sur le coefficient de dispersion d'être beaucoup moins lié à l'abondance et donc de permettre des comparaisons entre espèces.

Les deux paramètres sont repris au tableau V pour les espèces principales. Comparées à des recensements de la microfaune du

TABLEAU V
Les caractéristiques de l'« agrégation » des espèces les plus abondantes.

Espèces	Coefficient de dispersion	$1/k$
Troglodyte	2,2	0,79
Accenteur mouchet	1,3	0,21
Rouge-gorge	2,2	0,09
Merle	1,8	0,29
Grive musicienne	1,6	0,22
Fauvette des jardins	2,5	1,78
Fauvette à tête noire	3,5	0,62
Pouillot fitis	4,2	2,86
Pouillot véloce	3,9	1,54
Mésange nonnette	1,5	0,95
Mésange boréale	2,2	0,70
Mésange bleue	8,5	2,36
Mésange charbonnière	2,7	0,61
Sittelle torchepot	1,4	1,26
Bouvreuil	4,3	2,61

sol, les valeurs de $1/k$ sont appréciables et parfois assez fortes. Cela indique que les oiseaux sont très sensibles à des hétérogénéités à l'échelle de notre parcelle et qu'il est opportun de mener des études à des échelles beaucoup plus faibles que dans les travaux classiques tels que ceux de Ferry & Frochot (1970).

Les valeurs de $1/k$ sont aussi très différentes d'une espèce à l'autre. Lorsque nous discuterons le cas particulier de chaque espèce, il y aura lieu de les mettre en rapport avec la manière dont les espèces réagissent aux caractéristiques de la végétation.

Avant d'aller plus loin, il importe maintenant d'envisager les différentes sources de biais possibles de manière à en tenir compte dans la suite de l'exposé.

2. *Facteurs d'agrégation :*

Il n'est pas certain que le caractère agrégatif mentionné ci-dessus soit uniquement le résultat des préférences des espèces pour un environnement végétal particulier. Pour qu'il en soit ainsi, il faut que différentes conditions soient remplies.

D'abord, tous les postes de capture doivent être piégés avec la même intensité. En particulier, il est nécessaire que tous ces postes aient connu un nombre sensiblement égal de visites réparties sur la période. Ces nombres sont peu différents mais il existe une variation dont nous tiendrons compte. Il faut aussi que tous les postes aient la même efficacité. On peut penser en effet que la constitution du couvert végétal influence l'efficacité ; par exemple la largeur des trouées où sont placés les filets peut déterminer leur camouflage mais aussi la manière dont les oiseaux vont les intercepter : si une trouée est très étroite, les oiseaux atteignent souvent le filet au terme d'un vol court qui leur donne plus de chances de rebondir sans être capturés. Dans ce cas, ils ont aussi plus de chances de se percher très près du filet et donc de le voir. La densité et la continuité du couvert peuvent influencer l'efficacité de la même façon. De même, le degré d'enfeuillage à hauteur du filet, qui est en rapport avec l'âge du taillis, influence son camouflage. Cependant, on peut penser que tous ces facteurs sont ressentis de manière similaire par toutes les espèces : si nous calculons les coefficients de corrélation entre la répartition de chacune d'elles et celle du total des autres, nous constatons (tableau VI) que les coefficients sont généralement assez élevés (pour un couple de variables aléatoires normales, le seuil de signification à 95 % du coefficient serait de 0,195). Il y a donc une certaine ressemblance entre les répartitions des différentes espèces qui peut être due à une hétérogénéité d'efficacité mais aussi à l'existence de facteurs de l'environnement ressentis par toutes les espèces. Ces deux facteurs sont difficiles à dissocier. Remarquons le cas particulier du Merle et de la Grive musicienne qui sont des espèces

TABLEAU VI

Coefficients de corrélation entre la répartition spatiale de chaque espèce et celle du total des autres

Espèces	Coefficient de corrélation
Rouge gorge	0,491
Fauvette à tête noire	0,485
Mésange bleue	0,493
Grive musicienne	0,214
Nerle noir	0,226
Mésange charbonnière	0,309
Pouillot véloce	0,504
Troglodyte	0,543
Pouillot fitis	0,349
Bouvreuil	0,509
Accenteur mouchet	0,402
Mésange boréale	0,406
Fauvette des jardins	0,373
Mésange nonnette	0,441
Mésange à longue queue	0,069
Sittelle torchepot	0,274
Pic épeiche	0,253
Mésange huppée	0,065

de grande taille : leur poids leur assure en toutes circonstances un impact brutal avec le filet ; il est aussi facile d'observer qu'elles exécutent souvent de longs vols très directs, ce qui les rend peu susceptibles de voir les filets en se perchant à proximité. Ces deux facteurs pourraient expliquer qu'elles soient moins sensibles à des différences locales d'efficacité.

Une troisième source de biais, moins évidente, tient à la répartition des captures entre visites à chacun des postes. Cette répartition sur l'ensemble des 91 à 98 visites est loin d'être aléatoire et ce pour deux raisons : tout d'abord l'abondance des oiseaux varie largement sur la période. Ensuite, il existe pour des visites particulières un regroupement des captures ou « captures en cascade » dû à une grégarité que l'on pourrait qualifier d'« éthologique » et qui s'explique aussi de deux façons : en premier lieu certains oiseaux se déplacent en bandes assez cohérentes parfois pluri-spécifiques se signalant par des cris de ralliement très fréquents. C'est particulièrement le cas des troupes de Mésanges et d'autres espèces associées (Sittelle, Grimpereau, etc.). Lorsqu'un

individu d'une de ces troupes se fait capturer, ses cris insistants provoquent un afflux d'oiseaux aux environs immédiats, ce qui amène d'autres oiseaux de la troupe à se faire prendre à leur tour. D'autre part, il arrive aussi que des oiseaux capturés poussent des cris de détresse qui ont souvent une signification interspécifique assez nette et qui provoquent le rassemblement d'oiseaux de nombreuses espèces. Ces rassemblements sont très analogues à ceux que l'on constate en présence de prédateurs et dont la signification éthologique n'est pas encore bien élucidée.

En conséquence de ces faits, on constate que le total des captures réalisées en un poste est parfois la conséquence d'un nombre limité de captures en cascade qui sont plus le résultat de faits éthologiques que de préférences spatiales et qui constituent de vrais agrégats selon Gérard (1970).

L'agrégation éthologique a beaucoup plus d'importance que les variations d'abondance : en effet, l'abondance des oiseaux varie lentement et de façon assez semblable pour les différentes espèces, ce qui fait que les caractéristiques d'agrégation sont largement comparables entre espèces. De plus, pour obtenir une agrégation par visite, il est nécessaire qu'il y ait co-occurrence à une même visite et dans un même filet d'un nombre appréciable d'oiseaux. Une telle ponctualité spatio-temporelle ne peut s'expliquer sans une vraie grégarité.

Pour mettre cette grégarité en évidence, nous utiliserons à nouveau la référence à une distribution de Poisson. Cependant, il n'est plus possible d'utiliser ici le paramètre $1/k$: les moyennes sont trop faibles et les estimations de $1/k$ sont beaucoup trop imprécises. Par exemple, la moyenne de l'espèce la mieux représentée (Rouge-gorge) est de 0,148 capture par poste et par visite. Nous devons donc recourir à un autre indice. On sait que la loi de probabilité d'une distribution de Poisson est la suivante :

$$p(x) = m^x e^{-m} / x !$$

En particulier, la probabilité de la classe zéro est :

$$p(0) = e^{-m}$$

Sous forme logarithmique, nous avons $1/n \hat{p}(0) = -m$ ou m est la moyenne observée et $\hat{p}(0)$ la fréquence observée de la classe zéro.

McGinnies (1934) propose de faire le rapport entre la moyenne réelle et $1/n \hat{p}(0)$ qui est la moyenne attendue :

$$D_1 = -m / 1/n \hat{p}(0)$$

Cet indice vaut 1 pour une distribution de Poisson et est d'autant plus grand que l'agrégation est forte. Une manière souvent utilisée de se référer à la moyenne attendue est de porter en graphique la moyenne réelle (observée) et la moyenne attendue, c'est-à-dire $-\ln \hat{p}(0)$ (ordonnées) de chacun des échantillons (ici :

postes de capture). La droite d'égalité est la situation de référence ; les points s'en écartent d'autant plus vers le bas que l'agrégation est forte. Nous avons choisi de représenter ces graphiques pour deux espèces présentant, a priori, des situations extrêmes : le Rouge-gorge et la Mésange bleue. Le comportement territorial et solitaire du Rouge-gorge est bien connu (Lack, 1965) tandis que la Mésange bleue, au même titre que d'autres Paridés, est très grégaire en dehors de la période de nidification. Nous avons choisi cette espèce parce qu'elle est la plus abondante de la famille et, d'après nos observations de terrain, la plus grégaire.

Les deux graphiques (Fig. 4) se passent de commentaires et confirment la réalité du phénomène de « captures en cascade » et l'aptitude des graphiques à le mettre en évidence. Notons cependant que, même chez le Rouge-gorge, beaucoup de points montrent un petit écart à la droite qui peut s'expliquer soit par des variations d'abondance, soit par des relations intra-spécifiques de compétition, soit encore par des regroupements familiaux en juin et au début juillet (mâle et femelle, mâle ou femelle avec un ou deux juvéniles, etc.). Nous pensons que le Rouge-gorge peut servir de référence pour identifier les cas litigieux en l'absence de critère théorique. Ces cas ont été recensés pour toutes les espèces et nous les traiterons d'une façon particulière par la suite.

Pour mettre en évidence l'agrégation interspécifique nous avons aussi représenté le graphique pour l'ensemble de toutes les espèces. Les cas litigieux plurispécifiques ont aussi été recensés : ils s'expliquent par des cas litigieux spécifiques ; l'agrégation supplémentaire due aux liens interspécifiques n'est pas importante. Nous avons donc décidé de ne pas en tenir compte.

C - GROUPEMENT DES POSTES DE PIÉGEAGE EN CLASSES VÉGÉTALES :

A l'examen du tableau II, il apparaît que chaque poste a une structure végétale qui lui est propre. Nous avons vu également que les oiseaux sont sensibles à des micro-hétérogénéités de l'habitat. Il est donc tentant de comparer le nombre de captures poste par poste avec chaque variable végétale. Il y a cependant trois raisons qui empêchent de procéder de la sorte. Tout d'abord, le nombre de captures par poste est faible pour beaucoup d'espèces. Les variables connaissent des fluctuations aléatoires marquées. Ensuite, les variables végétales ont un caractère approximatif et les valeurs prises individuellement ont peu d'intérêt. Enfin, il existe de nettes corrélations entre les variables végétales. Si un oiseau est associé à une variable, il est donc également associé à d'autres variables liées à la première et il n'est pas possible de savoir quel est le facteur déterminant pour l'oiseau. En fait, il semble logique de penser que l'oiseau choisit plutôt un type d'habitat caractérisé par la présence simultanée d'un ensemble de facteurs qui ont chacun un rôle plus ou moins direct à jouer dans son écologie.

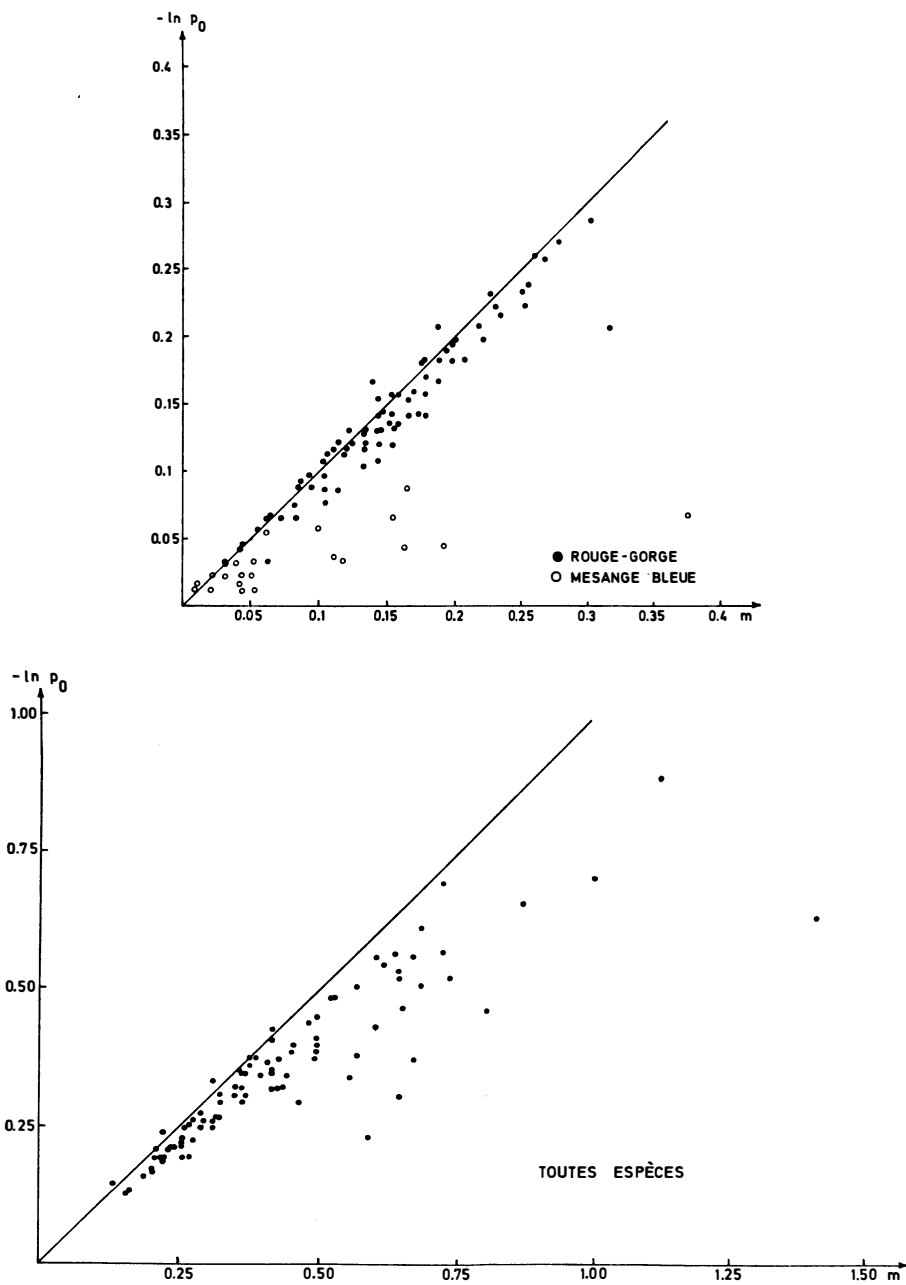


Figure 4. — Agrégation éthologique : comparaison des moyennes attendues ($-\ln p_0$) et des moyennes observées (m) par visite à chacun des postes. Référence à une distribution de poisson. En haut : Rouge-Gorge et Mésange bleue. En bas : toutes espèces.

Il s'agit de préciser quel « faciès végétal » est recherché de façon préférentielle par l'oiseau. Nous devons donc grouper les postes de piégeage en classes représentant les différents faciès existant sur notre parcelle. Pour créer ces classes, nous avons retenu les quatre variables qui participent le plus à la physionomie : il s'agit du recouvrement des trois strates et de l'index physionomique. D'après les travaux classiques (Emlen, 1956 ; Ferry & Frochot, 1970), ces variables sont parmi les plus importantes. Elles ont aussi l'avantage d'être beaucoup plus précises que les indices spécifiques qui ont cependant un rôle à jouer, ainsi que nous le verrons. Les quatre variables ont fait l'objet d'une analyse des composantes principales basées sur la matrice de corrélation. Les deux premières composantes justifient près de 80 % de la variation totale ; elles peuvent donc être considérées comme des variables qui font la synthèse des autres et qui dégagent les tendances principales à l'intérieur de notre parcelle. La participation des quatre variables primitives à ces composantes est donnée par les vecteurs latents (Tableau VII). Les deux tendances exprimées sont les suivantes : la première composante est surtout déterminée par l'antagonisme entre la strate arbustive et la strate herbacée. La strate arborescente est indifférente. L'index physionomique, inversement associé à la densité du milieu piégé, augmente également à mesure que le faciès vieillit. Cette composante, qui explique 50 % de la variation, tient donc aux différents types de physionomie existant dans le taillis : elle est la plus faible pour les sites clairiérés où la végétation herbacée est dense, les buissons et rejets de souche petits, serrés, enfeuillés jusqu'au sol et assez diversifiés. Elle devient élevée à mesure que le recouvrement arbustif devient important, que les rejets de souches et buissons sont plus grands et plus dispersés, que l'enfeuillage s'écarte du sol, que la végétation herbacée disparaît et que la composition

TABLEAU VII

Les vecteurs latents expriment la participation des variables aux composantes principales.

	Strate herbacée	Strate arbustive	Strate arborescente	Index Physionomique	%
Comp. princ. 1	-0.649	0.643	-0.027	0.406	50.56
Comp. princ. 2	0.134	-0.145	0.843	0.501	28.51

spécifique est dominée par les gros rejets de souches de Charme. La seconde composante a un rôle plus secondaire et plus complexe (elle explique 28 % de la variation) : pour les strates herbacée et arbustive, elle se comporte de façon inverse et peu déterminante, l'index physionomique et surtout la strate arborescente interviennent de façon positive et prépondérante. Le rôle de la strate arborescente est d'entraîner la formation rapide d'un couvert à faciès âgé, dominé par des rejets de souches de Charme qui supportent bien l'ombre. Les espèces de lumière (surtout le Bouleau), sont antagonistes de la strate arborescente et ne peuvent se développer que là où elle est clairsemée. Ces espèces se développent surtout par semis naturel et plus rarement par rejet de souche, de sorte que leur croissance est beaucoup plus lente. Le faciès présenté est donc beaucoup plus jeune. Ces espèces laissent en outre passer beaucoup de lumière et permettent le développement d'une strate herbacée. Le Noisetier laisse également passer plus de lumière que le Charme mais est plus tolérant vis-à-vis de la strate arborescente.

En résumé, on peut dire que la strate arborescente contribue à vieillir le faciès du taillis.

Les deux composantes principales ainsi créées et définies doivent servir de base à la création de classes. La méthode de classement que nous avons utilisée a été créée dans notre laboratoire et est exposée par Berthet et al. (1976). Elle est apparentée aux méthodes de transfert et basée sur des mesures de distances entre points dans un espace multidimensionnel. Elle est surtout destinée à déceler l'existence de groupes ou sous-populations à l'intérieur d'une population de points. Dans notre cas, la population peut être qualifiée d'homogène. Cependant, l'étendue de la variation est importante dans les deux dimensions retenues (composantes principales) et les groupes créés représentent des situations nettement différentes : la méthode minimise les variations à l'intérieur des groupes et maximise les variations entre groupes. Nous avons successivement créé 2, 3, 4 et 5 groupes que nous avons caractérisés par les valeurs moyennes des quatre variables primitives mais aussi par les autres qui peuvent leur être associées. Le groupement en quatre classes a été retenu dans la suite de l'exposé (Tableau VIII). Les quatre classes peuvent être caractérisées comme suit :

1. *Taillis dense d'âge moyen sous futaie très lâche* :
 Strate herbacée peu représentée et peu diversifiée.
 Strate arbustive dense et diversifiée.
 Strate arborescente très lâche.
2. *Taillis dense et âgé sous futaie lâche* :
 Strate herbacée peu représentée avec abondance de Framboisiers.

TABLEAU VIII

*Valeurs moyennes des variables végétales principales
pour le groupement en quatre classes.*

Classe	1	2	3	4
Nombre de postes	37	24	28	11
Strate herbacée %	10.81	11.25	35.89	36.818
Rubus sp (indice)	2.41	2.25	2.89	2.18
Rubus idaeus	0.76	1.38	0.54	0.64
Epilobium angustifolium	0.76	0.63	1.46	0.73
Athyrium filix-femina	0.00	0.29	0.29	0.18
Oxalis acetosella	0.08	0.33	0.00	0.00
Graminées	1.14	1.29	2.25	2.73
Strate arbustive %	92.73	91.92	75.00	73.64
Quercus robur	0.08	0.00	0.04	0.00
Fagus sylvatica	0.27	0.00	0.36	1.09
Cerasus avium	0.16	0.13	0.00	0.09
Carpinus betulus	4.46	4.83	3.78	4.36
Betula pendula	2.62	2.83	2.68	2.00
Populus tremula	0.54	0.54	0.75	0.18
Corylus avellana	2.00	1.50	2.21	2.27
Sambucus racemosa	0.68	1.08	0.54	0.73
Salix capraea	1.73	1.33	1.64	1.36
Acer platanoides	0.35	0.83	0.54	1.09
Strate arborescente %	14.46	38.54	21.25	55.91
Quercus robur	1.43	2.75	1.75	3.36
Fraxinus excelsior	0.05	0.13	0.04	0.36
Betula pendula	0.38	1.17	0.39	0.55
Cerasus avium	0.05	0.33	0.07	1.09
Alnus glutinosa	0.00	0.00	0.04	0.73
Index physiologique	4.47	7.70	3.49	4.97

Strate arbustive dense et peu diversifiée.
Strate arborescente bien représentée.

3. *Taillis clairié très jeune sous futaie très lâche :*

Strate herbacée très représentée et diversifiée : beaucoup d'Epilobes et de Graminées. Vraies microclairières.
Strate arbustive clairsemée et très diversifiée.
Strate arborescente très lâche.

4. *Taillis clairié d'âge moyen sous futaie assez serrée :*

Strate herbacée très représentée : surtout Graminées.
Vraies microclairières.
Strate arbustive clairsemée et assez diversifiée.
Strate arborescente assez serrée.

D - SENSIBILITÉ DES OISEAUX AU TYPE D'ENVIRONNEMENT VÉGÉTAL :

Il s'agit maintenant de voir comment se répartissent les captures d'oiseaux entre ces différentes classes.

Si les oiseaux ne montrent pas de préférences, le nombre attendu de captures par classe est proportionnel au temps total de piégeage des postes de ces classes. Nous serons donc amenés à comparer les effectifs observés à ces effectifs théoriques. En nous référant aux temps de piégeage plutôt qu'aux nombres de postes par classe, nous rencontrons la première source de biais mentionnée, à savoir les différences d'intensité de piégeage entre postes. De plus, pour les postes présentant des agrégations éthologiques spécifiques, nous avons apporté une correction en ne considérant que les oiseaux pris isolément (Fréquence 1), remédiant ainsi à la troisième source de biais. Nous avons néanmoins présenté les deux situations (corrigée et non corrigée) pour évaluer l'importance du biais éthologique. Au tableau IX nous donnons, pour des espèces bien représentées, les effectifs par classe de même que le pourcentage de différence par rapport à la situation de référence. Le pourcentage exprime l'attrait ou le manque relatif d'attrait des oiseaux pour les classes que nous avons créées.

En raison du caractère agrégatif des répartitions des oiseaux par poste, il n'est pas possible de faire un ajustement par Chi carré ; les valeurs de cette statistique que nous avons calculées n'ont donc qu'un intérêt relatif ; elles permettent de déceler les espèces pour lesquelles nos conclusions ont un caractère assez hypothétique.

Il nous reste encore à trouver une solution à la deuxième source de biais, à savoir l'existence possible de différences d'efficacité entre postes, différences qui seraient associées à la structure du couvert végétal. Un examen rapide du Tableau IX nous

TABLEAU IX

*Répartitions des espèces entre classes végétales,
comparées à la référence théorique.*

Classes	1		2		3		4		CHI
	OB	D %	OB	D %	OB	D %	OB	D %	
Rouge-gorge <u>corrigé</u>	431		324		444		194		
Fauvette à tête noire	100	- 19.80	66	- 29.59	164	+ 27.68	73	+ 30.01	28.01
Mésange bleue <u>corrigé</u>	78	+ 29.29	39	- 14.02	53	- 14.72	25	- 7.95	7.59
Grive musicienne	90	+ 6.20	73	+ 14.55	74	- 15.26	37	- 3.04	3.74
Merle noir	91	+ 5.80	82	+ 26.82	67	- 24.39	38	- 1.86	10.22
Mésange charb. <u>corrigé</u>	77	+ 1.58	62	+ 8.81	75	- 3.96	31	+ 28.52	2.54
Pouillot véloce	48	- 18.26	16	- 64.36	114	+ 85.31	15	- 44.20	70.91
Troglodyte	36	- 20.84	33	- 3.48	58	+ 23.80	20	- 2.30	4.68
Pouillot fitis	37	+ 6.78	6	- 76.97	58	+ 62.47	11	- 29.49	30.88
Bouvreuil <u>corrigé</u>	25	- 17.66	27	+ 17.24	40	+ 26.78	7	- 49.24	7.33
Accenteur	45	- 3.68	22	- 37.36	59	+ 22.59	25	+ 18.88	8.17
Mésange boréale <u>corrigé</u>	36	- 23.45	25	- 29.28	64	+ 32.10	27	+ 27.54	12.21
Fauvette des jardins	23	- 10.44	8	- 58.57	39	+ 47.39	13	+ 12.46	13.03
Mésange nonnette	3	- 55.95	6	+ 17.19	13	+ 85.45	0	- 100	10.46

montre que la plupart des espèces présentent un déficit de captures pour la classe 1 et un excès pour la classe 3. Cela indique soit qu'il y a une ressemblance entre les préférences des différentes espèces, soit que les postes de la classe 3 sont plus efficaces que les postes de la classe 1. Les deux possibilités sont très difficiles à distinguer. Il est certain que l'hétérogénéité des répartitions exprime en bonne part les préférences des espèces : chacune présente une situation particulière et les indices d'agrégation ($1/k$) calculés précédemment (Tableau V), sont très différents et souvent élevés. Mais il n'est pas interdit de penser qu'il existe un biais, analogue chez la plupart des espèces, allant vers une exagération des préférences pour les parties les plus jeunes de l'habitat (microclairières à futaie très lâche). On pourrait remédier à ce biais en utilisant comme référence théorique la répartition d'une espèce qui ne présenterait aucune préférence et qui exprimerait l'hétérogénéité d'efficacité. Il est évident qu'une telle espèce ne peut exister ; cependant, il peut y avoir des espèces peu exigeantes dont la répartition est beaucoup plus liée à l'hétérogénéité d'efficacité qu'aux préférences. Il est permis de penser que c'est le cas du Rouge-gorge. Son paramètre d'agrégation spatiale ($1/k$) est très faible (0,09) et donc ses préférences sont très peu marquées. Nous avons deux raisons de penser ainsi : tout d'abord notre parcelle, à en juger par son âge, constitue, suivant Ferry & Frochot (1970), le milieu optimal de l'espèce et toutes les parties du terrain doivent donc lui être favorables. Ensuite, le Rouge-gorge est très abondant, aussi la compétition intraspécifique doit-elle être intense et provoquer l'occupation des biotopes les plus marginaux. En comparant les répartitions à celles du Rouge-gorge, nous remédions donc en partie au biais d'efficacité. Le tableau X nous donne cette seconde référence. Dans les commentaires sur les différentes espèces, nous devons nuancer nos conclusions au vu des deux tableaux.

1. Rouge-gorge :

Dans les successions forestières simples étudiées en Europe, le Rouge-gorge occupe une place assez particulière en tant que nicheur. En effet, l'avifaune des chênaies à Charmes se compose essentiellement de deux groupes (Ferry & Frochot, 1970). Le premier, constitué avant tout par les Sylviidés, fréquente surtout les jeunes stades. Ces espèces se raréfient plus ou moins vite lorsque le taillis vieillit. Le second groupe, surtout constitué par les Mésanges et les Pics, fréquente surtout les stades âgés (climax). L'abondance de ces espèces croît plus ou moins rapidement au cours de la révolution sylvicole. Le Rouge-gorge, quant à lui, trouve son optimum aux stades intermédiaires que la plupart des espèces fuient en raison de la trop grande uniformité du couvert. Cette espèce aime donc les taillis assez âgés formant un

TABLEAU X
*Répartitions des espèces entre classes végétales,
comparées à celle du Rouge-gorge.*

Classes	1		2		3		4		1/ κ	CHI	
	Temps de piégeage (%)		23.75		28.56		10.95				
	OB	D %	OB	D %	OB	D %	OB	D %			
Rouge-gorge	431	- 16.9	343	+ 0.2	444	+ 10.1	194	+ 25.5	0.09	29.17	SS
Rouge-gorge <u>corrigé</u>	431	- 15.8	324	- 0.2	444	+ 11.6	194	+ 27.2		29.52	SS
Fauvette à tête noire	100	- 32.5	66	- 31.1	164	+ 42.5	73	+ 65.4	0.62	64.50	SS
Mésange bleue	91	- 22.1	39	- 48.4	145	+ 59.7	43	+ 23.5	2.36	57.62	SS
Mésange bleue <u>corrigé</u>	78	+ 8.8	39	- 15.8	53	- 4.8	25	+ 17.0		2.48	
Grive musicienne	90	- 10.6	73	+ 12.1	74	- 5.42	37	+ 23.3	0.22	3.95	
Merle	91	- 10.9	82	+ 24.2	67	- 15.6	38	+ 24.9	0.29	8.88	S
Mésange charbonnière	85	- 15.3	62	- 4.3	88	+ 12.9	38	+ 27.1	0.61	5.95	
Mésange charb. <u>corrigé</u>	77	- 14.5	62	+ 6.6	75	+ 7.2	31	+ 15.6		3.14	
Pouillot véloce	48	- 32.3	16	- 65.1	114	+ 106.8	15	- 29.1	1.54	91.51	SS
Troglodyte	36	- 33.4	33	- 5.6	58	+ 38.2	20	- 24.2	0.79	13.17	SS
Pouillot fitis	37	- 10.1	6	- 77.4	58	+ 81.3	11	- 10.3	2.86	37.65	SS
Bouvreuil	25	- 46.8	33	+ 8.5	53	+ 45.0	17	+ 21.2	2.61	18.56	SS
Bouvreuil <u>corrigé</u>	25	- 31.2	27	+ 14.9	40	+ 41.5	7	- 35.4		10.30	S
Accenteur	45	- 18.9	22	- 38.7	59	+ 36.8	25	+ 51.2	0.21	17.52	SS
Mésange boréale	45	- 26.7	25	- 37.0	70	+ 46.8	27	+ 47.6	0.70	24.37	SS
Mésange bor. <u>corrigé</u>	36	- 35.5	25	- 30.7	64	+ 48.3	27	+ 62.3		27.05	SS
Fauvette des jardins	23	- 24.6	8	- 59.4	39	+ 64.6	13	+ 43.0	1.78	20.36	SS
Mésange nonnette	3	- 62.8	6	+ 14.5	13	+ 107.0	0	- 100.0	0.95	12.90	SS

couvert continu et homogène. Si l'on compare maintenant la succession du taillis sous futaie à la succession plus longue et plus simple, de la futaie pure, on constate que l'abondance du Rouge-gorge à son optimum est presque double en taillis-sous-futaie. Or, la différence essentielle entre les deux révolutions est la présence d'une futaie âgée à tous les stades du taillis-sous-futaie. Il faut donc s'attendre à ce que le Rouge-gorge ait une affinité particulière pour les endroits où la futaie est présente. En ce qui concerne la période post-nuptiale, la situation est un peu différente. Notre parcelle a 12 et 13 ans : elle se situe donc dans l'optimum du Rouge-gorge en période de nidification.

Au vu des résultats on constate que le Rouge-gorge se montre très peu exigeant. Il manque d'attrait pour les taillis denses d'âge moyen sous futaie très lâche (Cl. 1) : cependant le sol est dégagé (peu de végétation herbacée), ce qui donne un accès à l'humus où le Rouge-gorge cherche sa nourriture. Mais la densité du milieu l'empêche d'effectuer des déplacements aisés à faible hauteur en rapport avec son mode de chasse basé sur l'affût à partir de perchoirs peu élevés. Par ailleurs, il fréquente normalement les taillis denses et âgés sous futaie lâche (Cl. 2) qui constituent son milieu optimal : le sol est nu, les rejets de souche sont espacés, il y a une grande facilité de circulation à faible hauteur. La strate arborescente est représentée et doit jouer un rôle qui reste difficile à préciser : peut-être contribue-t-elle à enrichir l'humus. Peut-être aussi apporte-t-elle de l'ombre qui serait appréciée par le Rouge-gorge aux mœurs assez crépusculaires. Plus étonnant est l'attrait marqué du Rouge-gorge pour les clairières (Cl. 3). Cet attrait est confirmé par Géroutet (1965), mais est en contradiction avec Ferry & Frochot (1970). Constatons ici encore son attrait beaucoup plus marqué pour les clairières arborées (Cl. 4). Dans ces biotopes, le sol est en bonne partie couvert de végétation herbacée rendant le sol lui-même assez peu accessible. Par contre, les perchoirs bas sont nombreux et espacés. Il faut donc conclure qu'en ces endroits la nourriture recherchée est différente : il s'agirait d'insectes liés à la strate herbacée et aussi de baies (Mûres et Framboises) qui doivent représenter une part non négligeable du régime alimentaire, surtout en période pré-migratoire.

Notons que le Rouge-gorge connaît, au cours du cycle annuel, un changement de biotope très marqué et très bien mis en évidence par Frochot (1971) : les nicheurs fréquentent des taillis âgés ; en juillet-août, on les rencontre dans des milieux forestiers plus jeunes et plus ouverts qui sont encore en partie les leurs en période de migration. En période d'hivernage, ils sont essentiellement confinés à des milieux très ouverts. Ces conclusions sont basées sur des itinéraires-échantillons assez approximatifs en raison de la discrétion des oiseaux en période internuptiale. L'attrait pour les sites jeunes constaté ici pourrait être l'expression, à faible

échelle, de ce changement de milieu. Ainsi que nous l'avons vu, il peut aussi s'agir d'un biais qui existerait aussi chez d'autres espèces.

2. Fauvette à tête noire :

La Fauvette à tête noire fait partie du groupe des Sylviidés qui sont liés aux stades jeunes des révolutions. Cependant, elle est une des plus tolérantes du groupe lorsque le taillis vieillit, à tel point qu'on la rencontre encore, mais très rarement, dans les vieilles futaies du climax (Ferry & Frochot, 1970).

Comme le Rouge-gorge, elle est nettement plus abondante en taillis-sous-futaie qu'en futaie pure. Géroudet (1965) insiste sur le rôle des arbres pour cette espèce en période de nidification.

En tant que Sylviidé, elle fréquente des milieux plus jeunes que le Rouge-gorge : notre parcelle est trop âgée pour constituer son optimum. Il n'est donc pas étonnant qu'elle recherche activement les parties jeunes de l'habitat. Son attrait pour les sites jeunes et clairiérés est très net ; il est encore plus net lorsque ces sites sont bien occupés par la strate arborescente (Cl. 4). Bien que liée à la partie enfeuillée du taillis, elle se rencontre préférentiellement dans les zones présentant un couvert herbacé important. On comprend le rôle de cette strate comme site de nid (surtout *Rubus* sp.) mais il n'en est pas de même en période post-nuptiale.

Le cas de la Fauvette à tête noire est à rapprocher de celui d'autres Sylviidés. Les clairières présentent, surtout à leur périphérie, une végétation arbustive très enfeuillée jusqu'au sol. L'éclaircissement important crée un microclimat favorable non seulement aux oiseaux eux-mêmes mais aussi à des insectes héliophiles qui constituent leur nourriture. Une large part de l'entomofaune est également liée aux plantes herbacées. Par référence au Rouge-gorge, la Fauvette à tête noire montre des préférences très analogues à celles que nous venons d'exposer. Notons seulement que l'attrait des clairières est moins marqué, surtout lorsqu'elles sont arborées. Signalons encore que cette espèce fréquente, en migration, des milieux beaucoup plus ouverts. Dans notre forêt, nous sommes donc très peu concernés par les apports migratoires.

3. Mésange bleue :

Espèce typique du climax, la Mésange bleue est cependant plus abondante dans le vieux taillis sous futaie que dans la vieille futaie. Une fois encore, l'association du taillis et de la futaie joue un rôle important. Notre parcelle est loin d'être son biotope optimal. L'espèce est cependant assez bien représentée avec un gros apport dans la deuxième moitié d'août. Frochot (1971) note également des apports dans la jeune futaie en juillet et août qui peu-

vent s'expliquer par un changement de biotope allant vers la fréquentation de milieux plus jeunes qu'en période de nidification.

Quant aux préférences de l'espèce à l'intérieur de notre parcelle, elles sont fortement mises en question par le biais dû à la grégarité éthologique. Si l'on prend les données brutes, l'espèce apparemment très exigeante, semble préférer de façon très nette les clairières dégagées. Si l'on exclut les captures en cascade, ces préférences disparaissent dans une très large mesure. Les lieux clairiérés sont particulièrement aptes à provoquer un rassemblement éthologique des captures. Ce fait rappelle l'hypothèse précédemment émise : en milieu de faible hauteur dont le couvert est dispersé, l'efficacité est plus élevée. Les troupes de Mésanges qui passent dans ces biotopes seraient donc plus susceptibles de se faire capturer en groupe que dans les milieux plus denses et plus élevés. En dehors de ces faits éthologiques, la Mésange bleue manifeste un faible attrait pour les taillis denses et surtout pour les sites clairiérés avec futaie serrée. Cela rappelle son attrait pour la futaie bien qu'elle ne se manifeste pas de préférence pour les parties les plus âgées de l'habitat. Si elle montre des préférences nettes au cours de la révolution sylvicole, elle se montre donc peu sensible aux hétérogénéités de détail : les apports post-nuptiaux constatés seraient l'expression de préférences pour un milieu plus jeune, sans nette spécification. Notons encore que cette espèce nous échappe largement en raison de son caractère arboricole, comme l'indique sa répartition verticale et son faible taux de recaptures.

4. *Grive musicienne* :

Cette espèce ne montre pas de préférence marquée sur les révolutions. On peut dire tout au plus qu'elle fuit les milieux très jeunes et très herbacés (Ferry, 1960 ; Ferry & Frochot, 1970). A nouveau, on constate sa plus grande abondance dans le taillis-sous-futaie que dans la futaie pure. Les arbres sont très souvent recherchés comme postes de chant en période de nidification. L'hétérogénéité de l'habitat est plus grande en taillis-sous-futaie : coexistence sur des petites surfaces de zones arborées et non arborées, de zones à taillis denses et de zones à taillis clairiérés, etc. Cette hétérogénéité est profitable dans l'ensemble à cette espèce, mais elle ne montre pas d'affinité particulière pour l'une ou l'autre de ces zones. Sur l'année, Frochot (1971) ne met pas non plus en évidence un net changement de milieu, si l'on excepte sa fréquentation de la jeune futaie au début du printemps. Si l'on ajoute qu'elle est bien représentée dans les milieux ouverts (bocages, jardins), il nous faut conclure que la Grive musicienne est une espèce assez eurytope à notre échelle, ce qui n'exclut pas des préférences marquées à des échelles plus larges (par exemple, attrait net pour les épicéas). Par référence aux temps de piégeage,

elle montre un attrait pour les taillis âgés (Cl. 2) et pour les sites clairiérés mais arborés (Cl. 4). La classe 2 présente des postes âgés sans couvert herbacé : l'humus y est nu, ce qui convient bien au mode d'alimentation de l'espèce. Le rôle de la futaie (Cl. 4) est plus mystérieux ; à nouveau, il est possible qu'elle enrichisse l'humus.

Par référence au Rouge-gorge, elle montre une préférence pour les sites fermés sans végétation herbacée, particulièrement si la futaie est représentée. Son manque d'attrait relatif pour les sites clairiérés est également moins net pour les clairières arborées

5. *Merle noir* :

Le Merle est bien connu pour être une espèce très peu exigeante : il fréquente divers milieux présentant un minimum de couvert arbustif. Il n'est donc pas étonnant de le voir très indépendant du stade dans les évolutions forestières : tout au plus fuit-il les stades pionniers où la végétation herbacée lui interdit l'accès au sol. Comme pour la Grive musicienne, on peut penser que l'hétérogénéité de l'habitat augmente son abondance en diversifiant ses possibilités de nourriture et de gîte : de nouveau, on constate qu'il est nettement plus abondant en taillis-sous-futaie qu'en futaie pure (Ferry & Frochot, 1970). A première vue, il est donc étonnant de constater que les préférences du Merle dans notre parcelle sont plus marquées que celles de la Grive musicienne, mais cependant assez nettement comparables. La différence réside dans un attrait plus vif pour les sites âgés et fermés à humus nu. A nouveau, la futaie jouerait un rôle important.

Par référence au Rouge-gorge, nous constatons la même chose que chez la Grive musicienne. Pour les trois espèces, par ailleurs très associées du point de vue de la systématique et du mode d'alimentation, on peut donc se poser la question de savoir si l'attrait pour la futaie avec taillis clairié (Cl. 4) exprimé par référence aux temps de piégeage, est l'expression d'une préférence réelle ou d'un biais d'efficacité. Une réelle préférence pourrait s'expliquer par le fait que la présence de la futaie provoquerait un enrichissement de l'humus. Elle pourrait également expliquer la plus grande abondance de ces espèces en taillis-sous-futaie qu'en futaie pure. Par contre, nous sommes en droit de penser que l'attrait des deux Turdidae pour la classe 1 par référence au Rouge-gorge, serait réellement l'expression d'une préférence. En effet, nous n'avons pas de raison de croire que la classe 1 présente un excès d'efficacité. Par ailleurs, l'humus y est nu, ce qui correspond au mode d'alimentation de ces espèces qui ne sont pas dépendantes des perchoirs, comme c'est le cas du Rouge-gorge.

6. *Mésange charbonnière* :

Comme la *Mésange bleue*, la *Mésange charbonnière* est une espèce du climax, relativement peu représentée aux stades jeunes. De la même manière que cette autres espèce, elle ne semble pas montrer de préférences nettes dans notre parcelle. Il faut remarquer aussi que le biais éthologique est ici beaucoup moins important : la *Mésange charbonnière* est moins grégaire, mais il semble aussi que les individus pris poussent moins souvent des cris que les *Mésanges bleues*.

Par référence aux temps de piégeage, la *Mésange charbonnière* manifeste un attrait pour les zones arborées (Cl. 2 et Cl. 4), surtout si le taillis est clairié (Cl. 4), et pour les microclairières à futaie très lâche (Cl. 3).

Par référence au *Rouge-gorge*, nous constatons que l'attrait pour la Classe 3 est mis en question et pourrait n'être que l'expression d'un excès d'efficacité.

L'échantillonnage est ici encore assez mauvais du fait du caractère arboricole de l'espèce. Notons cependant que la *Mésange charbonnière* se déplace beaucoup plus souvent au sol et près du sol, à en juger par les captures et des observations en nature. Si la *Mésange charbonnière* montre donc des préférences nettes sur la révolution sylvicole, elle ne semble pas très sensible à des hétérogénéités de détail. Cependant, nous devons signaler une fois encore que son abondance est plus grande en taillis sous futaie qu'en futaie pure (Ferry & Frochot, 1970) : l'hétérogénéité à faible échelle rassemble donc le maximum de possibilités de gîte et d'alimentation.

7. *Pouillot véloce* :

Sylviidé typique des jeunes stades mais présent en très petit nombre aux stades âgés au même titre que la *Fauvette à tête noire*, le *Pouillot véloce* ne se trouve pas à son optimum dans notre parcelle. Cet optimum se situe dans des taillis encore plus jeunes que chez la *Fauvette à tête noire*. Il est donc normal que son attrait pour les parties les plus jeunes de notre parcelle soit très marqué, d'autant plus qu'il ne semble pas déterminé par la présence de la futaie (il est presque aussi abondant en futaie pure qu'en taillis-sous-futaie d'après Ferry & Frochot, 1970). Toutes ses préférences sont déterminées par un seul facteur : son attrait très net pour les clairières dégagées et non pour les clairières arborées. Cet attrait entraîne l'existence d'un paramètre $1/k$ très grand comparé à celui des espèces précédentes.

Le *Pouillot véloce* se montre donc très peu tolérant bien qu'il reste présent dans les milieux très âgés. Il est donc probable qu'il est très limité aux rares clairières qui subsistent dans la vieille futaie. Notons encore que le taux de recapture des *Pouillots* est

très faible, ce qui s'explique par des déplacements très limités : le Pouillot véloce se confine donc nettement à sa clairière d'élection.

8. *Troglodyte* :

Le Troglodyte est lié aux fouillis végétaux bas et denses, volontiers sur sols frais ou humides (Géroudet, 1965). Il est donc normal de le voir associé aux jeunes stades des révolutions et aux parties les plus jeunes de notre parcelle. En raison de la présence d'une strate arborescente et d'une croissance très rapide des rejets de souches, il présente un maximum d'abondance aux stades jeunes du taillis-sous-futaie alors qu'il est rare aux stades jeunes de la futaie dont la croissance est lente (Ferry & Frochot, 1970).

Nous n'avons pas mis en évidence un quelconque attrait pour la strate arborescente mais un attrait net pour les clairières dégagées. L'espèce se trouve ainsi associée au Pouillot véloce mais montre des exigences beaucoup moins nettes. Comme ce dernier, il fuit le taillis dense d'âge moyen qui présente un aspect très uniforme.

Si les arbres peuvent parfois présenter un intérêt comme postes de chant, cette nécessité n'existe plus en période post-nuptiale. Nous suspectons que le Rouge-gorge et le Merle étaient associés aux zones arborées en raison d'une richesse relative de l'humus où ces espèces recherchent leur nourriture. Il ne semble pas que le Troglodyte s'alimente dans de tels endroits, mais plutôt dans la végétation herbacée ou arbustive basse. La composition de l'humus le laisserait donc indifférent.

9. *Pouillot fitis* :

Il est régulier et commode de rapprocher le Pouillot fitis du Pouillot véloce du point de vue milieu. Il est généralement admis qu'il fréquente un habitat plus jeune et qu'il disparaît bien plus vite lorsque le milieu vieillit. Il semble aussi qu'il fuit plus nettement les zones à strate arborescente serrée. Son optimum ne diffère pas beaucoup de celui du Pouillot véloce mais sa tolérance pour les stades âgés est nulle (Ferry & Frochot, 1970).

Il se montre aussi abondant en taillis-sous-futaie qu'en futaie malgré son manque d'attrait pour la strate arborescente. Comme cette dernière est assez lâche, elle ne doit pas intervenir de façon critique. Nos données sont assez comparables à celles du Pouillot véloce, mais les exigences du Pouillot fitis sont plus nettes : son paramètre $1/k$ est encore plus élevé. Cependant, dans notre classement, il montre moins de préférences ; en particulier, il semble moins repoussé par le taillis dense d'âge moyen (Cl. 1) et par la

clairière arborée. Il semble donc que ses préférences soient complexes et échappent en partie à notre classement.

Notons encore que nos considérations portent uniquement sur le début de la saison, donc sur les oiseaux nicheurs : ceux-ci quittent intégralement notre parcelle dès la mi-juillet ; les adultes muent en juin au moment de l'élevage des jeunes. Ces derniers nous quittent dès qu'ils sont émancipés. Les quelques rares oiseaux pris en août sont exclusivement des migrateurs nordiques dont la taille semble plus grande. Le milieu qu'ils fréquentent est nettement plus jeune et plus ouvert : la ségrégation entre nicheurs locaux et migrateurs est pratiquement totale dans le temps et dans l'espace. C'est un grand atout présenté par le Pouillot fitis en ce qui concerne l'étude de l'évolution de la niche sur le cycle annuel. Il est curieux de constater que Frochot (1971) ne détecte guère cette espèce dans la jeune futaie après le mois de juin alors qu'il ne fait aucun doute qu'elle y connaît des abondances considérables de migrateurs en juillet et août, si l'on en juge par nos captures réalisées en milieu ouvert à cette époque de l'année. Il faut cependant constater sa très grande discrétion à cette époque et la relative difficulté de la distinguer du Pouillot véloce sur la seule base du cri.

10. *Bouvreuil* :

En tant que granivore typique, il est normal que le Bouvreuil recherche particulièrement les clairières dégagées à couvert herbacé important (Cl. 3). Plus curieux est son attrait pour les zones âgées à futaie bien représentée (Cl. 2). Notons que la classe 2 comporte des postes à sol humide qui sont spécialement recherchés, surtout lorsqu'ils présentent un couvert herbacé à Reine des prés (*Filipendula ulmaria*) comme c'est le cas du poste DO 8. En dehors de cela, l'espèce ne manifeste pas d'attrait pour la strate arborescente. Son affinité pour un couvert portant graines ou baies explique que son paramètre $1/k$ soit parmi les plus élevés de la série. Il faut noter que nos conclusions portent sur le Bouvreuil en forêt. En lisière et dans des milieux bocagers, la végétation herbacée est présente partout et cette espèce doit se montrer moins exigeante : un important couvert de faible hauteur servant de refuge, de perchoir, d'abri pour le nid et de source de nourriture (baies, bourgeons) voisinant avec des plages herbacées denses et variées, volontiers sur sol humide. Les données de Ferry & Frochot (1970) indiquent une abondance plus grande aux jeunes stades et une préférence pour la futaie qui indique à nouveau son indifférence à la strate arborescente. Notons encore son attrait pour les semences et baies de la strate arbustive (sorbier, sureau noir,...) ; la rareté de ces essences sur notre parcelle augmente encore l'attrait de l'espèce pour la strate herbacée.

11. *Accenteur mouchet* :

Cette espèce devrait être absente des stades où nous travaillons, si l'on en croit Ferry & Frochot (1970) : elle montrerait une affinité particulière pour la jeune futaie et fuirait donc les zones où la strate arborescente est présente. Notons que cette espèce montre en Bourgogne un comportement différent de celui que nous lui connaissons chez nous : elle y est limitée aux forêts et se montre peu dans les villes et villages (Frochot, com. pers.). Il semblerait donc qu'elle soit plus exigeante que chez nous et donc aussi plus rare. Dès lors il n'est pas étonnant de la rencontrer couramment dans notre parcelle. Il est cependant aussi normal de la voir rechercher les sites les plus jeunes et les plus ouverts : clairières dégagées et même clairières arborées. Ses paramètres sont faibles, indiquant un comportement assez « eurytope » contrastant avec les données de Bourgogne. Très liée au sol où elle trouve sa nourriture dans les herbes et dans le couvert bas, elle peut être associée en quelque sorte aux espèces des stades jeunes, c'est-à-dire aux Sylviidés.

12. *Mésange boréale* :

Cette espèce ne présente pas de biais éthologique marqué, contrairement aux deux autres Mésanges dont nous avons déjà parlé. Son attrait pour les sites jeunes et dégagés est donc réel et cette espèce se distingue donc des autres Mésanges associées au climax. Elle peut donc être assimilée aux Sylviidés. Son paramètre $1/k$ assez élevé indique que l'espèce est aussi beaucoup plus exigeante que les autres Mésanges. Géroudet (1965) mentionne également son très net attrait pour les zones humides qui justifie son appellation de « Mésange des saules » : couverts bas à saules et aulnes avec végétation herbacée luxuriante. Elle est très peu associée à la strate arborescente et est une espèce typique du taillis.

13. *Fauvette des jardins* :

La Fauvette des jardins est généralement considérée comme moins arboricole que la Fauvette à tête noire, et donc plus confinée à la strate arbustive. Elle présente un paramètre $1/k$ beaucoup plus élevée et est donc beaucoup plus exigeante : elle est plus nettement limitée aux milieux jeunes de notre parcelle : clairières dégagées ou arborées. Son manque d'attrait pour les zones âgées est très marqué. Ferry & Frochot (1970) constatent de même que l'optimum de cette espèce se trouve dans des milieux nettement plus jeunes que ceux de la Fauvette à tête noire. Notons enfin son abondance plus faible que chez l'autre espèce, ce qui confirme bien son exigence.

14. *Mésange nonnette* :

La *Mésange nonnette* est peu représentée dans notre parcelle. Aussi nos conclusions seront-elles peu précises. Espèce typique du climax selon Ferry & Frochet (1970), elle devrait donc se comporter comme les autres espèces du groupe (*Mésange charbonnière* et *Mésange bleue*). Cependant, elle se montre un peu plus exigeante et manifeste un attrait pour les zones clairiérées (Cl. 3) de même que pour les zones âgées et arborées (Cl. 2). La différence avec la *Mésange boréale* est cependant nette : la *Mésange nonnette* ne devient abondante qu'aux stades plus âgés et montre une affinité beaucoup moins nette pour les milieux ouverts. A l'échelle microgéographique, on constate qu'elle ne s'éloigne pas des massifs forestiers étendus.

E. TYPES DE PRÉFÉRENCES :

L'analyse des relations entre la répartition spatiale des captures et la structure végétale montre que certaines espèces présentent des préférences marquées à une échelle bien plus faible que dans les travaux classiques basés sur des recensements par des méthodes d'observation directe. Cela indique que ces espèces ont des exigences très précises concernant le milieu végétal qu'elles fréquentent (groupe 1).

Par contre, d'autres espèces se montrent beaucoup moins sensibles parce qu'elles sont assez indifférentes à l'hétérogénéité sur la révolution sylvicole et *a fortiori* sur notre parcelle (groupe 2), ou parce qu'elles montrent une sensibilité à grande échelle mais pas à faible échelle (groupe 3 et groupe 4).

La source principale d'hétérogénéité dans notre parcelle est la présence, à l'intérieur d'un taillis assez uniforme d'âge moyen, de petites zones d'aspect plus jeune constituant souvent de vraies microclairières. La discontinuité de la strate arborescente joue un rôle accessoire et la présence de quelques sites humides (ruisseau) interfère quelque peu avec les aspects végétaux. L'intensité de la réaction des oiseaux à ces facteurs est très différente suivant les espèces.

Groupe 1 : Espèces exigeantes liées aux sites jeunes :

Ce groupe comprend, par ordre d'exigence, le Pouillot fitis, le Bouvreuil, la Fauvette des jardins, le Pouillot véloce, la *Mésange nonnette*, la *Mésange boréale*, le Troglodyte, la Fauvette à tête noire et l'Accenteur mouchet. Quatre de ces espèces appartiennent à la famille des Sylviidés qui peut donc servir à caractériser le groupe. Lié aux stades herbacés, le Bouvreuil se trouve également à sa place dans le groupe. Plus curieuse est la présence de deux espèces de *Mésanges* parmi les espèces des stades jeunes alors que la famille des Paridés est plutôt caractéristique du

climax. On sait que la Mésange boréale est plus exigeante et fréquente des milieux bien plus jeunes que les autres espèces. La Mésange nonnette peut, en gros, être assimilée aux espèces du climax mais se montre plus exigeante ici. Le Troglodyte et l'Accenteur, souvent associés, sont nettement moins exigeants que les Sylviidés : ils se rencontrent dans des milieux très ouverts d'où ces derniers sont exclus.

Groupe 2 : Espèces peu exigeantes préférant l'humus nu :

Ce groupe est représenté par le Merle et par la Grive musicienne. Espèces eurytopes par excellence, elles présentent cependant en forêt une préférence peu nette pour les sites âgés à végétation herbacée très peu représentée : elles sont liées à l'humus nu où elles recherchent l'essentiel de leur nourriture.

Groupe 3 : Espèces du climax peu sensibles à faible échelle :

Dans ce groupe on trouve la Mésange bleue et la Mésange charbonnière. Ces espèces montrent une préférence nette pour les stades très âgés des révolutions. Cependant, en période post-nuptiale et à faible échelle, ces préférences ne se manifestent guère. Sachant qu'elles fréquentent aussi des milieux très ouverts, on peut penser que leurs préférences ne sont sensibles que sur de grandes échelles de variation de la structure végétale. Par ailleurs, il existe chez ces espèces deux biais importants dans notre échantillonnage : tout d'abord leur caractère très arboricole fait qu'elles échappent en grande partie à notre investigation et que nos conclusions peuvent laisser échapper les phénomènes essentiels. Ensuite, leur grégarité éthologique interfère avec leurs préférences. Il a été nécessaire d'apporter une correction pour éliminer ce biais. Chez la Mésange bleue particulièrement, nous avons constaté que ce biais existait surtout dans les sites clairiés, ce qui posait la question de l'influence de la structure du couvert sur l'efficacité du piégeage chez cette espèce.

Groupe 4 : Espèce très peu exigeante des stades intermédiaires :

Ce groupe est représenté par le Rouge-gorge uniquement : la parcelle étudiée constitue son optimum : aussi les différentes parties de l'habitat lui conviennent-elles très bien et permettent à ses populations d'atteindre des niveaux très importants. Cette grande abondance provoque une forte compétition intraspécifique et donc l'occupation des sites les plus marginaux.

IV - PERSPECTIVES METHODOLOGIQUES :

Par notre méthode de piégeage et d'analyse végétale, nous avons vu qu'il était possible de mettre en évidence des préférences pour un milieu défini à très petite échelle. Nous avons vu également que bien des espèces d'oiseaux, surtout celles qui recherchent

les stades jeunes, présentent des exigences très précises en période post-nuptiale. Il serait théoriquement possible par cette méthode de mettre en évidence, parmi de nombreuses variables associées entre elles, celles auxquelles les oiseaux sont effectivement sensibles. Cependant, sous sa forme actuelle, notre méthode souffre d'importantes limitations.

Tout d'abord notre analyse végétale est assez sommaire. En particulier, elle accorde une trop grande importance à la composition spécifique et pas assez à la structure verticale. De plus, elle est trop qualitative ; il serait nécessaire de créer un nombre limité de variables quantitatives et objectives pour décrire le faciès du milieu. Ensuite, les filets utilisés ont une hauteur trop faible de sorte que des espèces liées à la partie très enfeuillée du taillis (Fauvettes) ou à la strate arborescente (Mésange charbonnière, Mésange bleue) sont trop peu piégées ; nos conclusions risquent donc de laisser échapper des phénomènes importants.

Enfin, nous avons constaté que les filets placés dans les sites jeunes et clairiérés semblaient avoir une efficacité plus grande que les filets placés dans les sites denses et âgés ; ce fait pourrait créer un biais difficile à estimer. Nous y avons remédié partiellement. Pour éliminer ce biais, il serait nécessaire de mener une investigation parallèle par des méthodes basées sur l'observation directe pour créer des facteurs de correction. Pour remédier aux deux premières limitations que nous venons de mentionner, nous avons mené une nouvelle expérience en août 1974 dont les résultats feront l'objet d'un prochain article.

Il est important de noter que notre investigation de Sivry a nécessité d'importants investissements en temps et en matériel de sorte que la méthode se révèle peu rentable. C'est pourquoi il est indispensable de la combiner avec des travaux sur la dynamique de population et particulièrement avec des estimations d'abondance par capture-marquage-recapture. Ces aspects seront envisagés dans un autre article.

RESUME

Durant l'été 1973 (juin à août), l'avifaune d'une parcelle forestière de chênaie à Charme (*Querceto-carpinetum*) a été piégée intensivement à l'aide de filets verticaux. La parcelle étudiée était exploitée en taillis-sous-futaie et âgée de 12 à 13 ans. Une investigation sur la composition et la structure de la végétation a été également réalisée en chacun des postes de piégeage.

Nous avons mis en rapport les captures réalisées pour chacune des espèces avec la structure de l'environnement végétal et nous avons mis en évidence des préférences souvent très marquées. Cette étude présente la particularité d'envisager les préférences

à très faible échelle et en période post-nuptiale ; la méthode est en elle-même peu rentable mais les captures fournissent beaucoup d'autres informations, notamment sur la dynamique de population.

SUMMARY

During the summer of 1973 (June to August) the avifauna of an oakwood (Querceto-carpinetum) area has been intensively trapped with mist nets. More than 4.000 captures representing 35 species were obtained. The study area was located at Sivry (Belgium). The type of forestry management was the Coppice-with-standards system and our parcel was 12 to 13 years old.

The structure and composition of vegetation around all the trapping points is described. For each species the abundance of captures at each point is related to the structure of vegetation. It clearly appears that many species "select" a very precise type of habitat. The originality of this study is to demonstrate the environmental preferences of the birds on a very small scale after the breeding season.

REMERCIEMENTS

Le présent article a été réalisé avec l'appui de Messieurs les Professeurs P. Berthet et G. Gérard. Leurs conseils ont été précieux sur le plan théorique et pour l'interprétation judicieuse des données.

Nous avons également apprécié le concours de Monsieur le Professeur J. Wilmet pour les questions cartographiques et de Monsieur le Professeur W. Mullenders pour les problèmes phytosociologiques.

L'investigation sur le terrain aurait été impossible sans l'aide efficace de Monsieur A. Zegels qui a également réalisé l'étude de la végétation et une première analyse des données.

Le concours pratique de Madame F. Fanuel-Carpentier et de Messieurs Ph. Dubus, O. Genin, J. Clobert, R. Cisternas, E. Jal et J. Dumont a également été précieux. Que tous reçoivent ici l'expression de mes sincères remerciements.

BIBLIOGRAPHIE

- BERTHET, P., FEYTMANS, E., STEVENS, D. & GENETTE, A. (1976). — A new method of classification illustrated by its applications to ecological problems. *Proc. 9th Int. Biom. Conf., Boston, Aug. 22-27 1976* : 366-382.
- BLACKMAN, G.E. (1942). — Statistical and ecological studies in the distribution of species in plant communities. I. Dispersion as a factor in the study of changes in plant populations. *Ann. Bot. Lond.*, N.S. 6 : 351-370.
- BLONDEL, J. (1969 b). — Méthodes de dénombrement des populations d'oiseaux. In : LAMOTTE, M. et BOURLIÈRE, F. : *Problèmes d'Ecologie : l'Echantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres*, pp. 97-151. Masson, Paris.
- BOND, R.R. (1957). — Ecological distribution of breeding birds in the upland of Southern Wisconsin. *Ecol. Monogr.*, 27 : 351-384.

- BRAUN-BLANQUET, J. (1951). — *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde*. Springer-Verlag. Wien. 631 pp.
- CORMACK, R.M. (1968). — The statistics of capture-recapture methods. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 6 : 455-506.
- DORST, J. (1963). — Les techniques d'échantillonnage dans l'étude des populations d'oiseaux. *La Terre et la Vie*, 17 : 180-202.
- DUVIGNEAUD, J. (1971). — Dénomination et délimitation des régions naturelles dans la partie occidentale de l'Entre-Sambre-et-Meuse. *Les Naturalistes Belges*, 52 : 89-100.
- EMLEN, J.T. (1956). — A method for describing and comparing avian habitats. *Ibis*, 98 : 565-576.
- FERRY, C. (1960). — Recherches sur l'écologie des oiseaux forestiers en Bourgogne. I. L'avifaune nidificatrice d'un taillis-sous-futaie de *Querceto-carpinetum scilletosum*. *Aulda*, 28 : 93-123.
- FERRY, C. et FROCHOT, B. (1970). — L'avifaune nidificatrice d'une forêt de chênes pédonculés en Bourgogne : étude de deux successions écologiques. *La Terre et la Vie*, 24 : 153-250.
- FROCHOT, B. (1971). — L'évolution saisonnière de l'avifaune dans une futaie de chênes en Bourgogne. *La Terre et la Vie*, 25 : 145-182.
- GERARD, G. (1970). — Modèles de répartition spatiale en écologie animale. *Biométrie-Praximétrie*, 11 : 124-190.
- GÉROUDET, P. (1967). — *La vie des oiseaux*, 3^e Ed. remaniée. 6 Vol. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel.
- GUINOCHET, M. (1973). — *Phytosociologie*. Masson et Cie. Paris.
- HUTCHINSON, G.E. (1965). — *The Ecological Theater and the Evolutionary Play*. Yale Univ. Press, New Haven.
- JAMES, F.C. et SHUGART, H.H. Jr. (1970). — A quantitative method of habitat description. *Audubon Field Notes*, 24 : 727-736.
- JOHNSTON, D.W. et ODUM, E.P. (1956). — Breeding bird populations in relation to plant succession on the Piedmont of Georgia. *Ecology*, 37 : 50-61.
- KENDEIGH, S.C. (1944). — Measurement of bird populations. *Ecol. Monogr.*, 14 : 69-106.
- LACK, D. (1933). — Habitat selection in birds with special reference to the effect of afforestation on the breckland Avifauna. *J. Anim. Ecol.*, 2 : 239-262.
- LACK, D. (1939). — Further changes in the Breckland Avifauna caused by afforestation. *J. Anim. Ecol.*, 8 : 277-285.
- LACK, D. (1965). — *The Life of the Robin*. H.F. G. Witherby, London.
- LINCOLN, F.C. (1930). — Calculating waterfowl abundance on the basis of banding returns. *U.S.D.A. Circ.*, 118 : 1-4.
- LOW, S.H. (1957). — Banding with mist nets. *Bird Banding*, 28 : 115-128.
- MC GINNIES, W.G. (1934). — The relation between frequency index and abundance as applied to plant populations in a semi-arid region. *Ecology*, 15 : 263-282.
- MARTIN, N.D. (1960). — An analysis of bird populations in relation to forest succession in Algonquin provincial Park. Ontario. *Ecology*, 41 : 127-140.
- MULLENDERS, W. (1954). — *La végétation de Kaniama*. I.N.E.A.C., 499 pp.
- ODUM, E.P. (1950). — Bird population of the Highlands (North Carolina) Plateau in relation to plant succession and avian invasion. *Ecology*, 31 : 587-605.
- OOSTING, H.J. (1956). — *The Study of Plant Communities*. Freeman. San Francisco and London.
- SEBER, G.A.F. (1973). — *The Estimation of Animal Abundance and Related Parameters*. Griffin, London.

- SOUTHWOOD, T.R.E. (1966). — *Ecological Methods*. Methuen, London.
- SHUGART, H.H. Jr. & PATTEN, B.C. (1972). — Niche quantification and the concept of Niche Pattern. In : *Systems Analysis and Simulation in Ecology*, Vol. II : 283-327. PATTEN, B.C. (Ed.) Academic Press, New York and London.
- TURCEK, F.J. (1957). — The bird succession in the conifer plantations of mat-grassland in Slovakia. *Ibis*, 99 : 587-593.
- VANDENBERGHEN, C. (1966). — Initiation à l'étude de la végétation. *Les Naturalistes Belges*, 47 : 2-19, 71-116, 134-171, 194-222, 236-258.
- VANDENBERGHEN, C. (1971). — Initiation à l'étude de la végétation. *Les Naturalistes Belges*, 52 : 381-386, 437-444.
- YAPP, W.B. (1955). — The succession of birds in developing Quercetum-petraeae. *Northw. Nat.*, 26 : 58-67.
- YAPP, W.B. (1960). — The colonization of coniferous plantations by birds. *Proc. XIIIth Orn. Congr., Helsinki* : 801-803.
- YAPP, W.B. (1969). — The bird population of an oakwood (Wyre Forest) over eighteen years. *Proc. Birmingham Nat. Hist. Soc.*, 21 : 199-216.