



HAL
open science

Sédentarité et migration des oiseaux dans une garrigue méditerranéenne

Jacques Blondel

► **To cite this version:**

Jacques Blondel. Sédentarité et migration des oiseaux dans une garrigue méditerranéenne. *Revue d'Écologie (La Terre et La Vie)*, 1969, 3, pp.269-314. <hal-03531546>

HAL Id: hal-03531546

<https://hal.science/hal-03531546v1>

Submitted on 18 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

SEDENTARITE ET MIGRATION DES OISEAUX DANS UNE GARRIGUE MEDITERRANEENNE

par Jacques BLONDEL,

Attaché de Recherche au C.N.R.S.

*Travail dédié à Monsieur Gabriel TALLON
à qui la Camargue sauvage doit tant...*

Jusqu'à une époque récente, la plupart des études consacrées au problème de la migration des oiseaux étaient essentiellement d'ordre descriptif. Toute une série de techniques d'observation, plus ingénieuses les unes que les autres, nous ont convaincu de l'ampleur de ce phénomène, tant par le nombre d'espèces soumises au rythme des migrations que par les distances parcourues. Plus de la moitié des oiseaux paléarctiques passent la plus grande partie de leur vie à se déplacer, à tel point que les espèces parfaitement sédentaires sont rares, surtout parmi les passereaux.

Au cours de sept années d'observations régulières effectuées en Camargue et dans les garrigues voisines d'Arles, nous avons recensé cent onze passereaux parmi lesquels sept seulement sont parfaitement sédentaires. Tous les autres présentent des mouvements migratoires dont l'amplitude peut être très variable, puisque certains oiseaux effectuent tous leurs déplacements à l'intérieur des limites admises du biome méditerranéen, alors que d'autres entreprennent de grands déplacements transcontinentaux dont l'« étape méditerranéenne » ne représente qu'une courte halte.

Le résultat de toutes ces études descriptives, c'est que par delà les inévitables erreurs d'interprétation et hypothèses audacieuses bientôt dépassées, nous possédons aujourd'hui une documentation de premier ordre sur les modalités des migrations. Nous savons quand et comment la plupart des espèces migrent, les routes qu'elles empruntent entre leur zone de reproduction et leurs quartiers d'hiver. Nous savons aussi à quelle altitude et à quelle vitesse elles voyagent, ainsi que la manière dont elles savent éviter les obstacles que leur route leur réserve. Le sujet n'est pas épuisé bien sûr, surtout dans le domaine de la physio-

logie des migrations, mais il est probable que les études futures ne feront que préciser dans le détail un schéma général actuellement bien connu dans son ensemble, au moins dans le cadre géographique de la région paléarctique.

Par contre, nous sommes encore fort mal documentés sur la causalité et le fonctionnement de ce gigantesque ajustement écologique que sont les migrations inter-biomes. C'est pourquoi il nous a paru intéressant de chercher quelques éléments de réponse à ces questions fondamentales qui se posent à l'écologiste :

1) Pourquoi, dans la plupart des milieux de la région paléarctique, et en particulier dans le midi méditerranéen, y a-t-il si peu d'espèces vraiment sédentaires, la plupart étant migratrices ?

2) Quels sont les mécanismes écologiques qui permettent à des populations d'oiseaux dont les origines biogéographiques et les adaptations sont foncièrement différentes, de se superposer les unes aux autres, ou au contraire de se remplacer dans le temps au fil des saisons ?

3) Pourquoi le milieu méditerranéen convient-il en hiver à certaines populations migratrices alors que d'autres ne peuvent éviter de se rendre en Afrique tropicale ?

4) Pourquoi certaines catégories d'oiseaux *a priori* susceptibles de survivre à la mauvaise saison sous nos latitudes tempérées migrent-elles alors que d'autres, dont les exigences écologiques paraissent semblables, prennent leur place ?

Telles sont brutalement et schématiquement énoncées, quelques unes des questions qui constituèrent le fondement des travaux que nous avons poursuivis pendant sept ans dans le midi méditerranéen français.

La tâche à accomplir est immense et nous sommes parfaitement conscient de n'avoir fait qu'effleurer le sujet. En effet, de telles études nécessiteraient des connaissances bien plus approfondies que celles dont nous disposons sur la biologie des oiseaux d'abord, et en particulier sur leur régime alimentaire, mais aussi, et peut-être surtout, sur la périodicité saisonnière des principaux écosystèmes avec tout ce que cela comporte de complexe et de varié. Il faudrait connaître en particulier la périodicité et l'abondance des différents types de nourriture auxquels sont adaptées les populations aviennes qui les consomment, ainsi que de multiples aspects des milieux qui agissent plus ou moins directement sur l'oiseau, afin de lui permettre de satisfaire un ensemble complexe de besoins, tous également indispensables.

C'est donc la structure et le fonctionnement des biocénoses qui est en jeu; inutile de dire que, devant une telle complexité, l'ornithologiste seul se heurte constamment à des problèmes qui ne relèvent pas directement de sa compétence, surtout que ces

connaissances doivent porter sur plusieurs « catégories de biocénoses », celles dans lesquelles nichent les oiseaux et dont ils font fonctionnellement partie puisqu'ils ont évolué de pair avec elles, celles où ils passent la mauvaise saison (l'hiver boréal pour l'avifaune paléarctique) et celles qu'ils fréquentent passagèrement au cours de leurs migrations proprement dites. C'est pourquoi les études dont nous disposons actuellement sur ce sujet sont rares et les résultats nécessairement fragmentaires.

Le présent article a pour but de faire le point des connaissances que nous avons acquises dans le midi méditerranéen français sur ce problème, et dont nous venons d'exposer l'essentiel dans un travail d'ensemble (Blondel, 1969 a). Il est évident que nous n'avions nullement l'intention d'étudier les populations migratrices d'oiseaux tout au long de leurs déplacements dans l'espace et dans le temps, afin d'élucider leurs conditions d'implantation dans les différents milieux qu'elles fréquentent. La tâche eût été insurmontable. Nous nous sommes strictement limité à nos échantillons de Provence, ayant la chance qu'ils soient régulièrement fréquentés par les principales catégories migratrices que l'on rencontre chez l'avifaune paléarctique et qui se succèdent sur le cycle annuel.

Notre travail repose sur une hypothèse de base formulée par Moreau (1952-1966) et par Bourlière (1961) selon laquelle, dans tous les écosystèmes soumis à une périodicité climatique, il existe à certaines saisons et pour des raisons que nous allons nous efforcer d'étudier, des ressources alimentaires dépassant les besoins des oiseaux indigènes ou auxquels ces derniers ne sont pas adaptés. Au cours de l'évolution des migrations et par le jeu de la sélection naturelle, les oiseaux migrateurs ont « appris » en quelque sorte à exploiter ces ressources saisonnières, grâce à leur grande mobilité qui leur permet de couvrir d'énormes distances moyennant des dépenses de temps et d'énergie somme toute modestes.

Les populations migratrices d'oiseaux qui vont chercher sous d'autres cieux une nourriture que leur *patrie* leur refuse, contribuent donc à enrichir en oiseaux des milieux qui seraient bien plus pauvres s'ils ne comportaient que ceux qui parviennent à survivre à la saison la plus défavorable du cycle annuel. Ainsi, le comportement migratoire n'a pu s'installer chez les espèces que dans la mesure où elles ont réussi à trouver, au moment où les ressources alimentaires de leur patrie font défaut, un milieu susceptible de prendre le relais et leur assurer la survie, quelle que soit la distance qu'ils aient à parcourir : ce peut être quelques centaines de kilomètres pour les Tichodromes échelettes et Accenteurs alpins qui transhument du massif alpin vers les reliefs méditerranéens, ou plusieurs milliers de kilomètres, voire plus de 10 000 pour certains grands migrateurs comme le Pouillot

chantre dont les populations les plus orientales de l'Eurasie vont hiverner sous les tropiques au sud du Sahara.

Les oiseaux migrateurs constituent donc une masse mobile oscillant au rythme des saisons entre deux grandes catégories de milieux (vus sous l'angle de la biologie de l'oiseau) : leurs quartiers d'hiver tropicaux ou méditerranéens et leur zone de reproduction, méditerranéenne ou située dans les régions tempérées et froides de l'Eurasie (fig. 1).

A l'extrémité sud-occidentale de la région paléarctique, le biome méditerranéen, charnière entre les grandes masses continentales eurasiennne et africaine, est tour à tour zone de reproduction pour certaines catégories d'oiseaux, zone d'hivernage pour d'autres et zone de transit pour les grands migrateurs. Si l'on se reporte à l'hypothèse de travail ci-dessus énoncée, il faut admettre qu'à chacune de ces catégories qui se remplacent dans le temps ou qui se superposent les unes aux autres, correspond une nourriture qui répond à leurs adaptations et qui, elle aussi, est essentiellement saisonnière. Nous nous trouvions donc au cœur du problème, et ce à toute époque de l'année puisqu'à chaque « saison » nous avons la possibilité d'étudier des oiseaux différents de ceux de la saison précédente tant par leur origine géographique que par leurs affinités trophiques. Cette situation privilégiée de la région méditerranéenne (fig. 1) s'est révélée particulièrement favorable à l'étude de ces problèmes sur l'écologie des migrations.

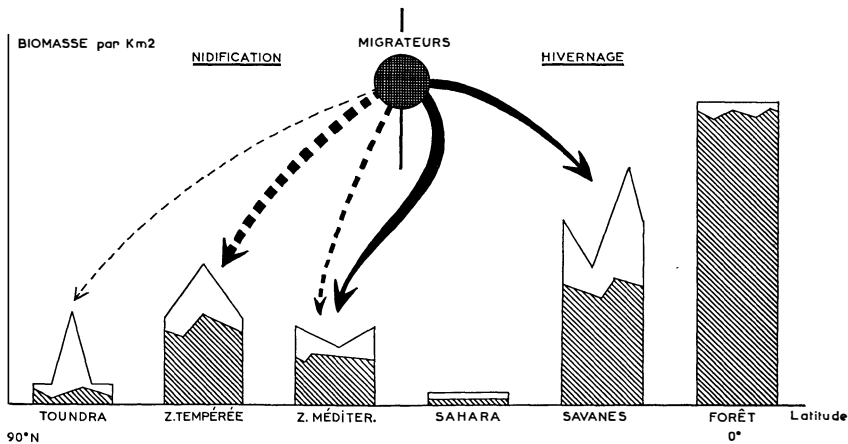


Fig. 1. — Biomasses respectives des « producteurs » végétaux (figurés en blanc) et des « consommateurs » animaux (figurés en hachuré), résidents et migrateurs, dans les principaux biomes, au nord de l'Equateur (d'après BOURLIÈRE, 1961).

Les observations de terrain qui constituent le matériel de base de cette étude ont été réalisées en Camargue et surtout dans

les garrigues de la Provence occidentale. Des observations régulières ont été effectuées dans la plupart des milieux situés dans un rayon de 50 kilomètres autour d'Arles, mais toutes les données quantitatives ont été relevées sur deux plans quadrillés et deux itinéraires-échantillons dont on trouvera la description dans nos précédents travaux (Blondel, 1965-1969 a). Afin de rendre notre exposé plus simple et plus démonstratif, nous n'envisagerons ici que les résultats que nous avons acquis en garrigue parce que les principaux épisodes qui jalonnent le cycle annuel sont plus simples et mieux individualisés que dans le milieu complexe et varié de Camargue (écotone) que nous avons également étudié en détail.

La nature même de nos travaux nous obligeait à nous limiter à des « échantillons » de superficie restreinte dont la physionomie avienne pouvait être d'autant plus fidèlement dessinée qu'ils étaient plus régulièrement et assidûment étudiés. Aussi, nous nous garderons bien d'extrapoler nos résultats à l'ensemble du Bassin méditerranéen occidental. Si les conclusions générales auxquelles nous sommes parvenu peuvent, dans leurs grandes lignes, être applicables à l'ensemble de la région méditerranéenne, notamment en ce qui concerne les mécanismes écologiques de la succession des différentes catégories aviennes au rythme des saisons, nous ne saurions prétendre que les chiffres obtenus et la physionomie qualitative de l'avifaune sont identiques partout dans la région méditerranéenne. Nous insistons bien sur cette mise en garde.

L'observation attentive des passereaux qui fréquentent notre zone d'étude à un moment ou à un autre du cycle annuel, nous a permis de classer les cent onze espèces * en quatre catégories principales, conformément à la nature et l'ampleur de leurs mouvements migratoires :

I. Les *migrateurs au long cours* qui nichent au nord du biome méditerranéen, hivernent sous les tropiques au sud du Sahara et ne font donc que transiter deux fois l'an par le midi de la France. (Exemple : Pouillot chanfre, Gobemouche noir).

II. Les *estivants nicheurs* qui se reproduisent dans le midi de la France mais hivernent également sous les tropiques. (Exemple : Fauvette passerinette, Hypolaïs polyglotte).

III. Les *sédentaires*, présents toute l'année dans la région méditerranéenne et soumis tout au plus à des mouvements d'erraticisme local. (Exemple : Mésange à moustaches, Bouscarle de Cetti).

(*) Une liste exhaustive de toutes ces espèces est indiquée dans l'annexe V de notre précédent travail (BLONDEL, 1969 a : 238) ; le statut phénologique de la plupart d'entre elles est mentionné sur la fig. 13 (p. 67 à 71) de ce même travail. L'identité et le type phénologique des espèces rencontrées en garrigue sont indiqués en annexe dans le présent article.

IV. Les *hibernants* qui nichent au nord de la région méditerranéenne, mais qui l'envahissent de septembre à mai pour y passer la mauvaise saison. (Exemple : Rouge-gorge, Merle noir).

Mis à part quelques cas particuliers, ces différentes catégories d'oiseaux sont nettement tranchées les unes des autres (Blondel, 1966, 1969 a). Seule l'appartenance phénologique de certaines espèces ayant des populations migratrices au long cours (I) et des populations estivantes (II) a parfois été délicate à préciser, mais les erreurs d'interprétation que nous avons pu commettre n'influent pas sur les résultats généraux, la plupart des espèces ayant un statut phénologique strict.

Notre but était donc d'étudier l'importance respective de ces quatre catégories d'oiseaux, d'analyser les modalités de leur succession au fil des saisons, puis d'expliquer les mécanismes écologiques qui permettent de comprendre leur coexistence ou leur remplacement dans le temps.

MÉTHODE DE TRAVAIL

Devant le nombre d'espèces concernées et la variété des problèmes qui se posaient, la première démarche a consisté à mettre au point des méthodes de travail strictement définies. Nous avons d'abord été amené à classer chaque espèce suivant un certain nombre de critères, choisis en fonction des problèmes que nous avions à résoudre, et permettant de réunir les oiseaux qui présentent le même type de mouvements migratoires (classification phénologique) ou qui ont en commun certains éléments de leur niche écologique (classification trophique, classification stratigraphique). Toutes ces questions ont été longuement discutées dans notre précédent travail (Blondel, 1969 a : 63-77) et nous n'y reviendrons pas ici. Les principaux éléments de ces classifications sont d'ailleurs indiqués en annexe pour les espèces répandues dans la garrigue.

Par ailleurs, l'observation du remplacement périodique des catégories aviennes les unes par les autres nous a permis de découper le cycle annuel en un certain nombre de saisons, six en tout (*prévernale, vernale, estivale, automnale, préhibernale* et *hibernale*) remarquablement individualisées par l'avifaune qui les caractérise.

Notre deuxième préoccupation a été de mettre au point des méthodes de dénombrement de l'avifaune permettant de déceler, avec le maximum de précision, les variations d'abondance et de diversité des oiseaux d'une saison à l'autre. Nous avons choisi des méthodes classiques et simples sur lesquelles nous ne reviendrons pas ici (Blondel, 1965, 1969 a, 1969 b) :

- a) la *méthode absolue des plans quadrillés* applicable à la

saison de reproduction et donnant des densités d'oiseaux nicheurs par unité de surface;

b) la *méthode relative des itinéraires-échantillons*, applicable à toute saison, et donnant un indice d'abondance qui n'a d'intérêt que dans la mesure où ce dernier est comparé à de nombreux autres indices obtenus au même endroit et dans les mêmes conditions d'observation. Ces deux méthodes, foncièrement différentes dans leur principe, sont complémentaires.

L'idéal aurait évidemment été de mettre en œuvre une seule et même méthode donnant à n'importe quelle saison un nombre d'individus par unité de surface. Une telle méthode n'existe malheureusement pas sous nos latitudes en raison d'un certain nombre de facteurs liés d'une part à la biologie de l'oiseau, d'autre part aux transformations physiologiques que subissent les milieux au rythme des saisons. L'action de ces différents facteurs a une telle importance sur les moyens de repérage des oiseaux que l'écologiste se trouve en réalité devant des conditions d'observation nouvelles à chaque saison. Il nous fallait donc trouver une technique de dénombrement à la fois précise et assez souple pour que les résultats obtenus supportent une marge d'erreur parfois importante, mais impossible à corriger. La méthode des itinéraires-échantillons est la seule qui puisse, moyennant certaines précautions, être appliquée à différentes saisons. Mais son emploi risque de susciter la critique quand on l'applique à des populations d'oiseaux aussi différentes que les oiseaux nicheurs bien fixés pendant plusieurs semaines sur leur territoire de reproduction, les migrateurs hautement mobiles et les hivernants que les hasards météorologiques et alimentaires entraînent dans un nomadisme constant. L'écart entre le nombre d'oiseaux détectés par l'observateur et le nombre d'oiseaux réellement présents est certainement toujours très grand mais, chose plus grave, cet écart est loin de rester constant d'une saison à l'autre. Bien que l'expérimentation ne soit pas possible dans ce domaine, nous savons tout de même que le « coefficient de détection » des oiseaux, c'est-à-dire la facilité avec laquelle ils se livrent à l'observateur, évolue dans le temps. Il passe par un maximum pendant la saison de reproduction au cours de laquelle les oiseaux manifestent leur présence par le chant et les multiples allées et venues que nécessitent la construction du nid et l'élevage des nichées, et par un minimum au cours des saisons internuptiales, de l'automne au printemps et plus particulièrement pendant la mue. Or il se trouve que c'est aux époques où les oiseaux sont le plus discrets, en automne et en hiver, que nous enregistrons le maximum de « contacts ». Au printemps et en été, par contre, alors que les oiseaux chantent et se montrent, le nombre de contacts est bien plus faible. Dans ces conditions, si nous avons pu introduire un facteur correctif susceptible de

compenser les erreurs dues aux différences de détection des oiseaux, ce facteur aurait accusé encore davantage les différences d'abondance et de diversité de l'avifaune que nous avons constatées d'une saison à la suivante et sur lesquelles reposent toute notre démonstration. Cette considération, de même que certains moyens empiriques de contrôle, nous ont convaincu que la méthode des itinéraires-échantillons fournissait un aperçu valable des fluctuations d'abondance et de diversité de l'avifaune sur le cycle annuel, dans la mesure où on ne cherche pas à pousser trop loin l'analyse des chiffres et à condition d'établir des termes de comparaison qui comportent une grande marge de sécurité.

Dans ces conditions, il ne paraissait pas nécessaire d'entreprendre des dénombrements absolus d'oiseaux nicheurs à la saison de reproduction. En effet, nous aurions pu nous en dispenser, mais il aurait manqué quelque chose de fondamental à notre étude et nous avons préféré réaliser de tels dénombrements pour quatre raisons essentielles :

1) C'est la première fois, à notre connaissance, que des dénombrements absolus d'oiseaux nicheurs sont entrepris de façon systématique dans une garrigue méditerranéenne, d'où leur intérêt intrinsèque.

2) Les densités obtenues permettent de comparer, à la saison de reproduction, la richesse biologique du milieu méditerranéen que nous avons étudié avec celle des régions d'où viennent les migrateurs et les hivernants. Nous aurons l'occasion de nous servir de ces comparaisons à propos de l'étude des mécanismes d'implantation des oiseaux dans leurs territoires d'hivernage.

3) Les dénombrements absolus (méthode des plans quadrillés) et les dénombrements relatifs (méthode des itinéraires-échantillons) ayant été réalisés *dans le même milieu*, les densités d'oiseaux nicheurs constituent un excellent point de repère permettant d'estimer les densités minimales d'oiseaux aux autres saisons. Il aurait été regrettable de calculer sur plusieurs années des indices d'abondance sans jamais pouvoir les rapporter à des densités réelles, au moins lors d'une saison de référence qui est précisément la saison de reproduction.

4) Enfin, dans la mesure où les études entreprises jusqu'ici sont une première étape en vue de la connaissance de la place que tient la communauté des oiseaux dans l'écosystème, ces données de densité absolue constituent une base de référence que nous allons utiliser dans nos études sur la structure de l'écosystème et les transferts d'énergie dont il est le siège.

DENSITÉS DES PASSEREAUX NICHEURS DANS LA GARRIGUE DE SANTA FÉ

Ces dénombrements ont été effectués régulièrement depuis 1964 par la méthode des plans quadrillés (1964, 1965, et 1967) et

par la méthode plus expéditive des I.K.A. * (1966, 1968 et 1969). Nous disposons ainsi d'une bonne série de dénombrements portant sur six années consécutives, ce qui nous permet de considérer que les densités moyennes sont vraiment représentatives de la réalité encore que les densités spécifiques aient considérablement évolué, accusant une augmentation chez les Fauvettes mélanocéphale et pitchou entre 1964 et 1967 et une diminution, moins spectaculaire mais sensible, chez la Fauvette passerinette (Tableau I). Rappelons simplement que l'augmentation de la densité des Fauvettes mélanocéphale et pitchou provient de ce que ces oiseaux ont peu à peu retrouvé leurs effectifs après avoir été décimés pendant la vague de froid de l'hiver 1962-1963. Mais nous reviendrons ultérieurement sur la signification et les mécanismes de l'évolution de ces densités spécifiques, notamment celle de la Fauvette passerinette, car cela nécessite des études délicates sur la niche écologique de ces Fauvettes et sur l'éventuelle compétition qui les anime.

TABLEAU I

DENSITÉS DES PASSEREAUX REPRODUCTEURS
SUR LE PLAN QUADRILLÉ DE LA GARRIGUE DE SANTA FÉ
(densité sur 10 hectares).

Espèces	Densités (10 Ha.)					
	1964	1965	1966	1967	1968	1969
<i>Luscinia megarhynchos</i> ..	3,6	3,6	3,4	3,6	2,0	2,5
<i>Sylvia melanocephala</i> ...	5,0	6,4	7,1	9,3	6,9	8,5
<i>Sylvia cantillans</i>	12,1	11,4	11,8	10,0	10,7	7,9
<i>Sylvia undata</i>	0,4	0,7	1,1	2,0	1,1	1,2
TOTAL	21,1	22,1	23,4	24,9	20,7	20,1

NOTE : En 1964, 1965 et 1967, les densités ont été obtenues par la méthode des plans quadrillés et en 1966, 1968 et 1969 par celle des I.K.A. (densité = C × IKA, cf. Blondel, 1969 a).

Retenons simplement ici la densité moyenne de 22 couples sur 10 ha.

(*) Les Indices Kilométriques d'Abondance ne peuvent être convertis en densités absolues que lorsque l'on connaît le facteur de proportionnalité entre les chiffres obtenus par la méthode des plans quadrillés et par celle des I.K.A. dans le même milieu et la même année (cf. FERRY et FROCHOT 1958, BLONDEL 1969 a et b).

En qualité, l'avifaune nicheuse est remarquablement pauvre : 4 espèces seulement, le Rossignol et trois représentants de ce groupe hautement spécialisé à ce milieu que sont les « Fauvettes méditerranéennes » : les Fauvettes mélanocéphale, passerinette et pitchou*.

En quantité, par contre, les densités spécifiques paraissent à peu près conformes à celles que l'on trouve souvent chez les passereaux bien que le territoire de la plupart des espèces puisse varier dans de grandes proportions (Welty, 1962, Lack, 1966). Avec 10,6 couples sur 10 ha, la densité de la Fauvette passerinette est du même ordre de grandeur que celle de nombreux autres petits passereaux forestiers *quand ils se trouvent dans leur milieu optimal*. Ainsi, sur 10 ha, nous trouvons 10 couples de Pouillot chante dans une forêt caducifoliée de Suisse (Glutz von Blotzheim, 1962), 10, 3 dans une forêt scandinave (Nordström, 1953). Chez le Pinson, les densités atteignent des valeurs très voisines : 10 couples en Finlande (Palmgren, 1930) et dans un *Querceto-carpinetum* tchèque (Turcek, 1951). De même, chez la Mésange bleue, Ferry et Frochot (1968) ont trouvé une densité de 11 à 14 couples dans un *Querceto-primeletum* bourguignon. Ces quelques chiffres ne sont bien entendu que des ordres de grandeur donnés à titre d'exemple. La comparaison directe des densités spécifiques obtenues dans différents milieux par différents auteurs est très délicate car la densité d'une même espèce peut varier dans de larges proportions d'une forêt à l'autre en fonction de nuances physiologiques souvent très difficiles à mettre en évidence tant l'oiseau est exigeant dans le choix de son habitat. Par ailleurs, la saturation de leur milieu par deux espèces différentes peut correspondre à des densités fort différentes. Quoi qu'il en soit, la densité atteinte par la Fauvette passerinette constitue sans doute un plafond qu'elle ne peut guère dépasser en raison de l'action de ce facteur limitant puissant qu'est le comportement territorial dont les limites de tolérance paraissent bien être atteintes avant celles de tout autre. L'avantage adaptatif immédiat de ce facteur est de provoquer un espacement des couples nicheurs, limitant de ce fait une compétition intraspécifique qui ne manquerait pas de se produire sous une forme ou sous une autre en cas de surpopulation, et qui nuirait à la réussite des nichées.

Retenons donc de ces dénombrements absolus la très faible densité globale de l'avifaune nicheuse quand on la compare à celle de la plupart des autres milieux forestiers situés au nord du biome méditerranéen dans la région paléarctique (Tableau II). Même si la comparaison des chiffres indiqués dans ce tableau doit

(*) La Perdrix rouge, la Pie et le Geai nichent aussi dans ces garrigues mais leur densité, extrêmement faible, ne pourrait être calculée que sur des quadrats bien plus vastes. Leur omission a donc peu d'influence sur nos chiffres.

être effectuée avec réserve, les différences sont assez spectaculaires pour que l'on puisse affirmer que la richesse et la diversité de l'avifaune nicheuse sont bien moindres dans notre garrigue que dans la plupart des grandes régions biogéographiques situées plus au nord, en Europe moyenne et septentrionale.

TABLEAU II
DENSITÉ ET DIVERSITÉ DE L'AVIFAUNE NICHEUSE
DANS QUELQUES MILIEUX FORESTIERS D'EUROPE
MOYENNE ET SEPTENTRIONALE (Blondel, 1969 a).

Milieus	Densités en nombre de couples nicheurs sur 10 Ha.	Nombre d'espèces	Auteurs
<i>Toundra</i>	1,2	7	Manning <i>et al.</i> 1956
<i>Forêts de conifères</i>			
Taïga (Russie)	18,6	—	Isakov 1961
Finlande	19,5	22	Palmgren 1930
Finlande	24,2	18	Norström 1953
Forêts mixtes de conifères et de Bouleaux (Sibérie) ..	31,4	—	Isakov 1961
Forêt de montagne (U.S.A.)	25,5	15	Snyder 1950
Forêt de Pins sylvestres (Pologne)	45	55	Haber 1952
Forêt de Sapins (Suisse) ..	72	20	<i>in</i> Glutz von Blotzheim 1962
<i>Forêts décidues</i>			
Forêt mixte (Suède)	85	19	Enemar 1959
Forêt mixte (Finlande) ...	48	43	Nordström 1953
Forêt décidue boréale (Finlande)	53	37	Palmgren 1930
Forêt décidue boréale (Suède)	54	13	Enemar 1963
Forêts décidues pures			
France	75	41	Ferry & Frochot 1968
Suisse	138	55	<i>in</i> Glutz von Blotzheim 1962
Tchécoslovaquie	102	74	Turcek 1951
Danemark	150	37	Joensen 1965
<i>Garrigue méditerranéenne</i> .	23	5	Blondel, présent travail

NOTE : Certains auteurs ayant inclus dans leurs dénombrements les non passereaux, leurs densités et surtout le nombre d'espèces sont proportionnellement plus élevés que la moyenne. La comparaison de ces nombres n'est possible qu'en analysant les travaux originaux des auteurs.

Les densités spécifiques ne paraissant pas plus faibles qu'ailleurs, on doit en conclure que la pauvreté de l'avifaune dans son ensemble provient de ce que ce milieu convient à fort peu d'espèces. Alors que dans les forêts caducifoliées d'Europe moyenne, on trouve une très forte diversité spécifique, 20 à 40 espèces en moyenne et jusqu'à 74 dans la forêt de Chênes/Charmes de Turcek (Tableau II), cinq espèces seulement nichent régulièrement dans la garrigue. Dans ce milieu homogène et spécialisé, le nombre des niches écologiques offertes aux oiseaux est extrêmement réduit notamment en ce qui concerne le site de nidification. Seules peuvent s'y implanter les espèces adaptées à nicher dans les strates buissonnantes, mais en sont exclues les espèces qui nichent sur le sol, les espèces cavernicoles, les espèces qui nichent dans la frondaison des arbres et, d'une façon générale, toutes celles qui ne sont pas spécialement adaptées à l'aspect très particulier du feuillage des essences à feuilles persistantes, notamment celui du chêne vert, réduit, sombre et raide.

EVOLUTION DE LA STRUCTURE AVIENNE DE LA GARRIGUE SUR LE CYCLE ANNUEL

Les résultats que nous allons exposer maintenant ont été obtenus à l'aide de la méthode relative des *itinéraires-échantillons*. Nous avons brièvement montré plus haut pourquoi nous pouvions admettre que cette méthode fournissait, dans le cas particulier de notre étude et en dépit de ses inconvénients, une image à peu près fidèle des fluctuations réelles d'abondance et de diversité de l'avifaune sur le cycle annuel.

Exprimés sous forme d'un nombre de contacts visuels ou auditifs obtenus par unité de temps (15 minutes) le long d'un tracé linéaire régulièrement parcouru une fois par semaine dans les mêmes conditions d'observation, les chiffres constituent un *indice d'abondance* que nous admettons proportionnel à la densité réelle, ce qui n'est vrai qu'en partie.

Caractéristiques de la courbe d'abondance. — Le trait essentiel de cette courbe, qui nous retiendra au premier chef puisqu'il est le fondement de toute notre démonstration, est le contraste accusé qui existe entre la pauvreté quantitative et qualitative de l'avifaune à la saison estivale (7,5 contacts par unité de temps, 5 espèces nicheuses) et la richesse et la diversité de l'avifaune pendant les saisons internuptiales, notamment pendant la saison préhivernale (21,1 contacts par unité de temps, 33 espèces). On peut admettre que les différentes courbes annuelles sont suffisamment semblables les unes aux autres pour que les variations saisonnières d'abondance de l'avifaune soient vraiment représentatives de la réalité. Aussi baserons-nous toutes nos discussions sur la courbe moyenne (trait gras).

Les différences d'abondance de l'avifaune entre les saisons vernale et estivale, qui correspondent à la période de reproduction, et les saisons préhivernale et hivernale sont d'ailleurs hautement significatives (fig. 2 B). Cette courbe suggère déjà que le milieu est plus favorable aux oiseaux en hiver (*sensu lato*) qu'en été puisqu'il entretient pendant la mauvaise saison une avifaune bien plus abondante et bien plus variée.

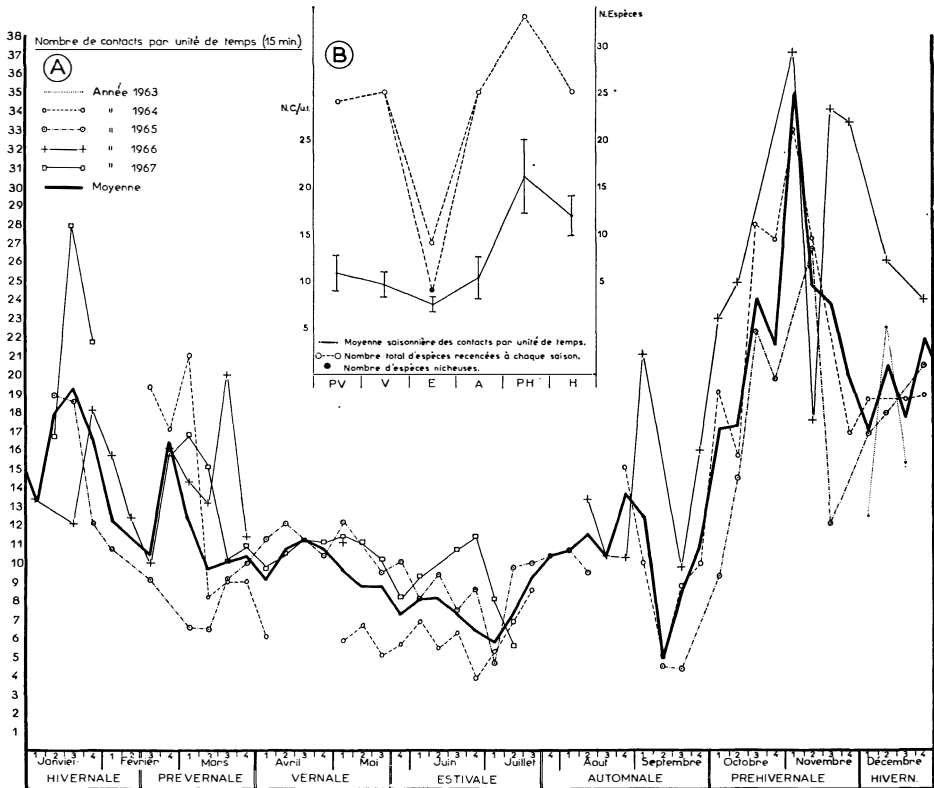


Fig. 2. — Itinéraire-échantillon de garrigue (Santa-Fé) : A : nombre de contacts par unité de temps enregistrés à chaque dénombrement et moyenne hebdomadaire (trait gras) ; B : moyenne saisonnière des contacts par unité de temps (trait continu) et intervalles de confiance ; nombre saisonnier d'espèces (trait discontinu).

Les densités d'oiseaux nicheurs que nous avons obtenues par la méthode des plans quadrillés nous permettent théoriquement de nous faire une idée de la densité des oiseaux pendant les saisons inter-nuptiales. La mise en œuvre de la méthode de travail étant identique à toutes les saisons et les mêmes chiffres pouvant, à la saison de reproduction, être exprimés soit en nombre de

couples nicheurs par unité de surface, soit en nombre de contacts par unité de temps, nous connaissons le terme de proportionnalité qui unit les deux séries de résultats. Si à 8,7 contacts par unité de temps aux saisons vernale et estivale (saison de reproduction) correspondent 23 couples nicheurs sur 10 ha (densité moyenne de 1964 à 1967), soit 46 oiseaux adultes, les 21,1 et 16,9 contacts par unité de temps obtenus aux saisons préhivernale et hivernale devraient correspondre respectivement à 111 et 89 oiseaux sur 10 ha. Un raisonnement aussi théorique est très discutable parce que basé sur des éléments difficilement comparables, les oiseaux entrant en jeu à ces différentes saisons n'étant pas tous les mêmes et les modalités de leur détection étant foncièrement différentes. Mais nous savons quand même que ces densités pendant les mois d'hiver sont minimales car le coefficient de détection des oiseaux est bien plus faible à cette époque qu'à la saison de reproduction. Nous pouvons donc affirmer qu'il y a au moins deux fois plus d'oiseaux pendant les saisons préhivernale et hivernale que pendant les saisons vernale et estivale.

Structure phénologique de l'avifaune sur le cycle annuel. — Notre premier objectif était de savoir comment se répartissent, au rythme des saisons, les différentes catégories aviennes que nous avons reconnues : migrateurs au long cours (I), estivants nicheurs (II), sédentaires (III) et hivernants (IV). Toutes les espèces n'étant pas représentées de la même façon, il nous fallut d'abord trouver un moyen de reconnaître celles qui, en raison de leur abondance, sont les plus représentatives de la physionomie avienne de chaque saison. Ainsi, comme Ferry (1960), nous considérons qu'une espèce est *constante* quand elle est notée à 75 % au moins des dénombrements, *accessoire* quand elle est relevée entre 25 et 75 % des séances et *accidentelle* quand ce pourcentage de présence est inférieur à 25 (Tableau III). Pour arbitraire qu'elle soit, cette échelle de constance s'est révélée très commode pour mettre en relief la physionomie de chaque « saison ornithologique » en ce qui concerne la nature des mouvements migratoires de la majorité des oiseaux présents.

L'analyse de nos dénombrements nous a alors révélé qu'à chaque saison, deux catégories d'espèces seulement peuvent être constantes : d'une part les sédentaires comme il se doit, les Fauvettes mélanocéphale et pitchou en particulier, d'autre part les espèces dont la nature des mouvements migratoires caractérise la saison. Aux saisons *préhivernale*, *hivernale* et *prévernale*, ce seront des hivernants méditerranéens comme le Merle et le Rouge-gorge et aux saisons *vernale*, *estivale* et *automne* des estivants nicheurs comme le Rossignol et la Fauvette passerinette ou des migrateurs au long cours comme le Pouillot chantre. En principe, ne devaient être constants aux saisons vernale et automnale que des migrateurs au long cours puisqu'ils caractérisent ces saisons.

TABLEAU III

CONSTANCE ET IMPORTANCE DES 46 ESPÈCES DÉNOMBRÉES
SUR L'ITINÉRAIRE-ÉCHANTILLON DE LA GARRIGUE DE SANTA FÉ

C = espèce *constante* ; A = espèce *accessoire* ; a = espèce *accidentelle*. Echelle d'importance : 1 = espèce de *première importance* ; 2 = espèce de *deuxième importance* ; 3 = espèce de *troisième importance*.

Les espèces constantes et de première importance sont en italiques ainsi que la ou les saisons correspondantes ; leur cycle annuel est dessiné sur la fig. 8. Le nom des espèces nicheuses est suivi d'une astérisque.

ESPECES	Pré- vernale C 1	Vernale C 1	Estivale C 1	Autom- nale C 1	Pré- hivernale C 1	Hiver- nale C 1
J. torquilla				a 3	a 3	
<i>P. major</i>	A 2	a 3	A 1	A 1	C 1	A 2
<i>P. coeruleus</i>	a 3			A 1	A 2	a 3
<i>Ae. caudatus</i>					a 3	
<i>T. troglodytes</i>	C 1	a 3			C 2	C 1
<i>T. philomelos</i>	A 2	a 3		a 2	A 1	a 2
<i>T. torquatus</i>				a 3		
<i>T. merula</i>	C 1	A 3	a 3	A 1	C 1	C 1
<i>Oe. oenanthe</i>					a 3	
<i>S. torquata</i>	a 3				a 3	
<i>Ph. phoenicurus</i>		a 3		A 2	a 2	
<i>L. megarhynchos</i> *		C 1	C 1	A 1		
<i>L. svecica</i>				a 3		
<i>E. rubecula</i>	C 1	a 3		a 2	C 1	C 1
<i>A. scirpaceus</i>					a 3	
<i>H. polyglotta</i>		a 3				
<i>S. hortensis</i>				a 3		
<i>S. atricapilla</i>	a 2	A 3				a 3
<i>S. communis</i>		a 3	a 3	a 3		
<i>S. melanocephala</i> *	C 1	C 1	C 1	C 1	C 1	C 1
<i>S. cantillans</i> *	A 1	C 1	C 1	C 1	a 3	
<i>S. undata</i> *	C 1	C 1	C 1	C 1	C 1	C 1
<i>Ph. trochilus</i>	A 3	C 2		A 1	a 3	
<i>Ph. collybita</i>	C 1	a 3		a 3	C 1	C 1
<i>Ph. bonelli</i>		A 3	a 3	a 3		
<i>R. regulus</i>	a 3	a 3			a 3	a 3
<i>R. ignicapillus</i>	A 3	a 3		A 3	C 2	C 3
<i>M. striata</i>		a 3				
<i>M. hypoleuca</i>		a 3				
<i>P. modularis</i>	C 1	a 3		a 3	C 1	C 1
<i>A. pratensis</i>	A 2	a 3			A 2	A 2
<i>A. spinoletta</i>	A 3	a 3			A 3	a 3
<i>A. trivialis</i>				a 3	a 3	

Tableau III (suite)

ESPECES	Préver- nale C 1	Vernale C 1	Estivale C 1	Autom- nale C 1	Pré- hivernale C 1	Hiver- nale C 1
L. excubitor	a 3		a 3	a 3	a 3	a 3
L. senator				a 3		
C. chloris	a 3				a 3	a 3
C. carduelis	a 3	a 3				a 3
C. spinus					a 3	
C. cannabina ..	a 3			a 3	a 3	a 3
S. canaria					a 3	
F. coelebs	A 2	a 3			C 1	C 1
E. citrinella						a 3
E. cia					a 3	a 3
E. schoeniclus ..					A 3	a 3
P. montanus	a 3			a 3	A 2	A 2
P. domesticus ..					a 3	a 3
Indice de diversité	2,2	2,6	1,2	2,4	1,6	1,5

C'est bien ce qui se passe en Camargue (fig. 5) et c'est pourquoi nous avons reconnu ces saisons au cours desquelles les migrateurs transsahariens dominent largement. Mais la fréquentation de la garrigue par ces oiseaux étant à peu près nulle, ces saisons perdent en partie leur signification de sorte que le cycle annuel peut assez bien se scinder en deux « super-saisons », l'une en « hiver » s'étendant du début octobre à la fin mars, l'autre en « été » occupant le reste de l'année. Cette simplification nous sera très utile par la suite.

Nous avons vu (fig. 2) que la *diversité apparente* de l'avifaune, c'est-à-dire le nombre d'espèces présentes à chaque saison, passait par un maximum à la saison préhivernale (33 espèces) et un minimum à la saison estivale. En fait il est plus intéressant d'envisager la *diversité réelle* (Tableau III), c'est-à-dire le rapport nombre d'espèces - nombre de contacts par unité de temps. La courbe que l'on obtient évolue alors de façon quelque peu différente (fig. 3). Plus il y a d'espèces constantes, plus la diversité réelle de l'avifaune est faible, ce qui traduit bien l'importance prépondérante de ces dernières dans la communauté, et cela est très net à la saison préhivernale. Par contre, c'est aux saisons vernale et automnale que la diversité est la plus grande parce que beaucoup d'espèces accessoires et accidentelles, migratrices au long cours et hivernants méditerranéens en transit pré ou post-nuptial, composent une avifaune somme toute peu abondante.

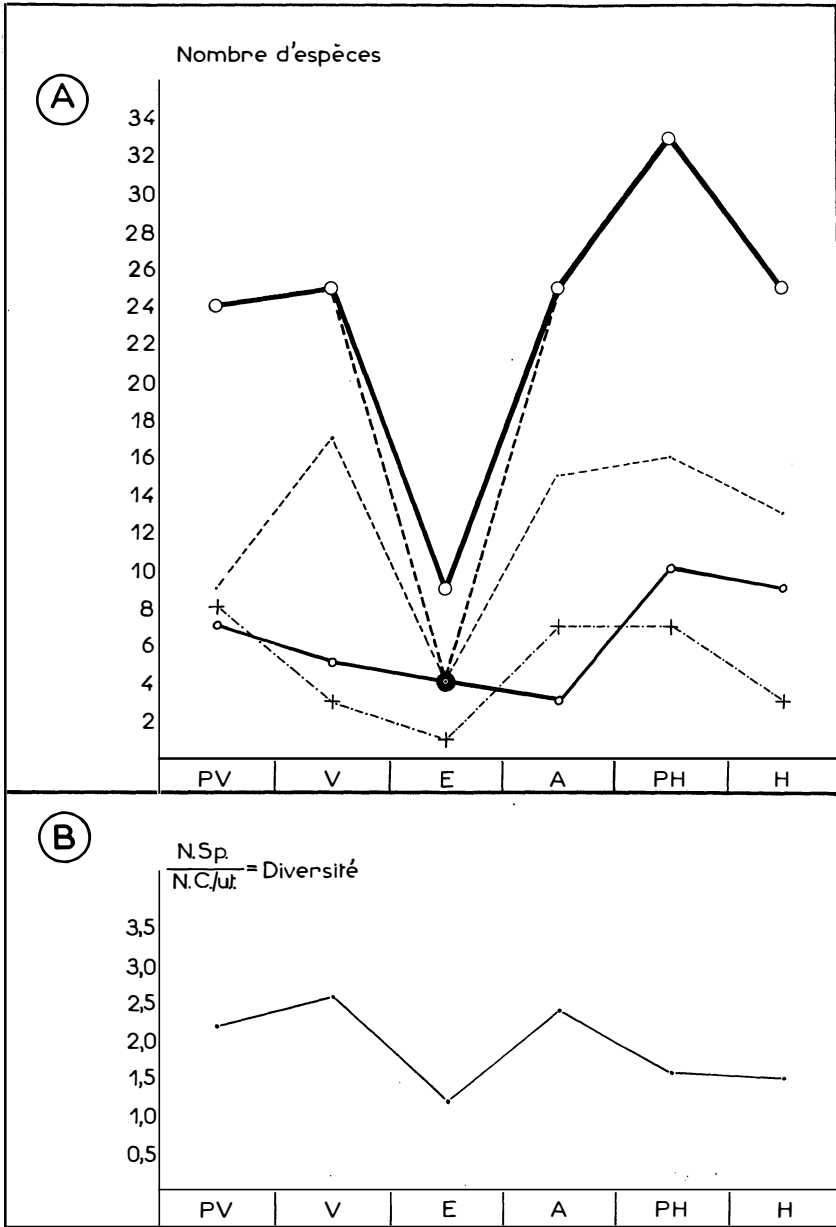


Fig. 3. — Variations qualitatives de l'avifaune au cours des saisons : A : nombre d'espèces (nombre total, espèces constantes, accessoires et accidentelles) ; B : indice de diversité.

Si l'on cherche à représenter graphiquement l'importance respective de ces quatre catégories d'oiseaux, soit en pourcentages (fig. 4 A) soit en nombre de contacts par unité de temps (fig. 4 B), les traits fondamentaux de la structure avienne du milieu sur le cycle annuel apparaissent clairement : à une population importante de sédentaires représentant sur l'ensemble du cycle annuel 37,8 % des contacts, se superposent deux catégories mobiles qui se remplacent dans le temps : les estivants nicheurs (30,2 % des contacts) et les hivernants (29,9 % des contacts). Ces trois catégories forment donc l'essentiel de l'avifaune et, en nombres d'individus, elles sont du même ordre de grandeur. Nous discuterons plus loin les modalités de leur implantation dans le milieu, en particulier le fonctionnement écologique du remplacement périodique des estivants nicheurs par les hivernants. Quant aux migrateurs au long cours, ils sont très peu représentés, 2,1 % seulement des contacts que se partagent 14 espèces qui ne sont guère que des « égarées » dans ce milieu qui ne leur convient pas (Torcol, Gorge-bleue, Rousserolle effarvate). Les saisons vernale et automnale que ces oiseaux caractérisent, et qui sont si clairement individualisées en Camargue (fig. 5), perdent donc ici leur signification.

Le nombre de contacts par unité de temps qui fut relevé chaque semaine (moyenne des dénombrements effectués de 1963 à 1967) pour chaque catégorie phénologique est indiqué sur la fig. 4 B. Nous remarquerons simplement : a) le remplacement spectaculaire des estivants nicheurs (II) par les hivernants (IV), b) l'abondance préhivernale remarquable des « hivernants méditerranéens ». Ces oiseaux qui envahissent les garrigues à l'automne sont encore à cette saison en transit postnuptial et ne se stabiliseront que plus tard dans leurs territoires d'hivernage répartis sur l'ensemble du bassin méditerranéen occidental, de l'Europe méditerranéenne à l'Atlas saharien. Cette abondance préhivernale provient de la mobilité des oiseaux à cette époque et de la situation de notre garrigue aux confins septentrionaux du biome méditerranéen que les oiseaux abordent en premier lieu, c) l'irrégularité de la courbe des sédentaires : leur abondance plus élevée en « hiver » qu'en « été » provient de ce que les Fauvettes mélanocéphale et pitchou sont soumises en hiver à un mouvement migratoire qui ne les emmène guère au-delà des limites de la région méditerranéenne mais qui est tout de même assez sensible pour se traduire sur nos courbes. Ces Fauvettes qui affluent dans notre garrigue en hiver proviennent sans doute de régions plus orientales et des reliefs voisins.

A titre de comparaison et afin de mieux mettre en évidence les caractéristiques fondamentales de la garrigue pour les oiseaux, nous avons dessiné, sur les mêmes bases méthodologiques, les courbes d'abondance relative de l'avifaune en Camargue (fig. 5). La comparaison des fig. 4 et 5 nous permet de constater que :

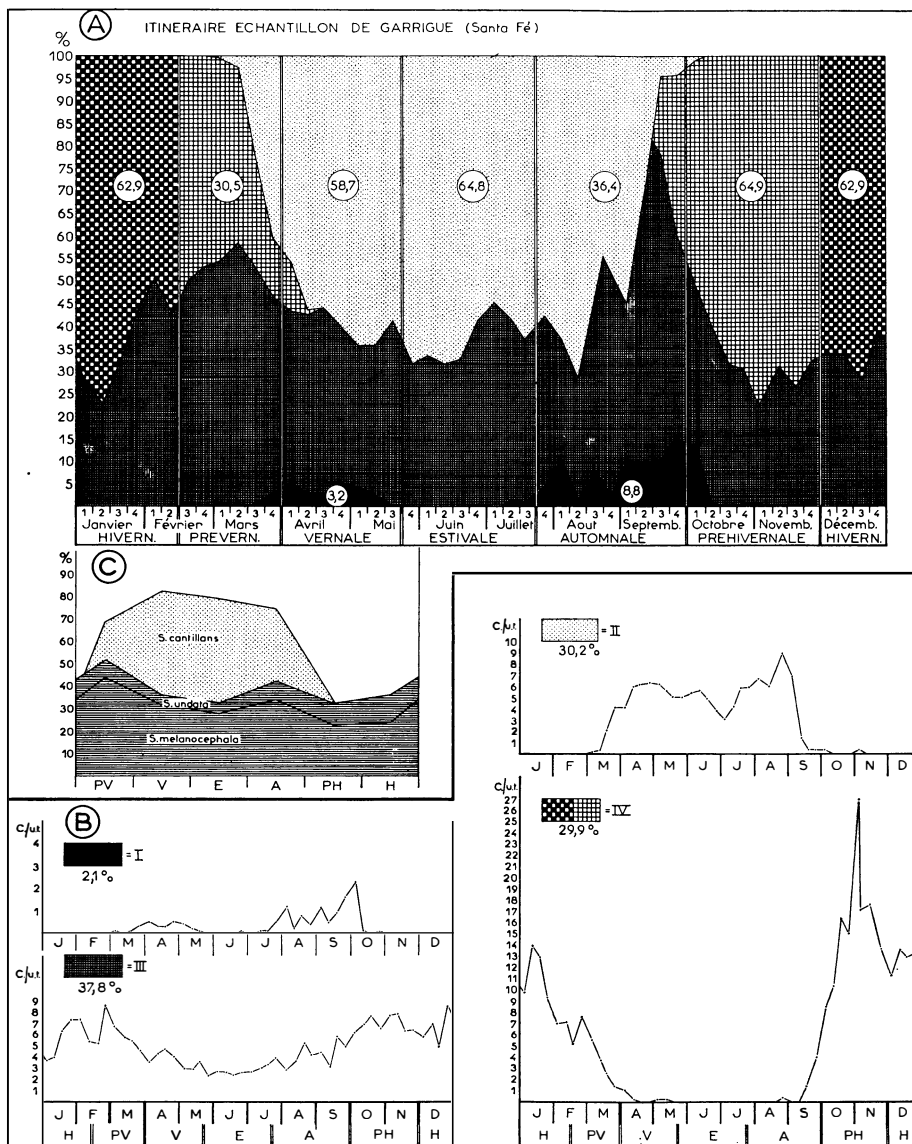


Fig. 4. — Itinéraire-échantillon de garrigue : A : pourcentage hebdomadaires des 4 groupes phénologiques (en nombres d'individus) ; les nombres encadrés sont les pourcentages des groupes qui caractérisent chaque saison ; B : nombre hebdomadaire de contacts par unité de temps ; C : proportion saisonnière des trois Fauvettes méditerranéennes par rapport à la totalité de l'avifaune.

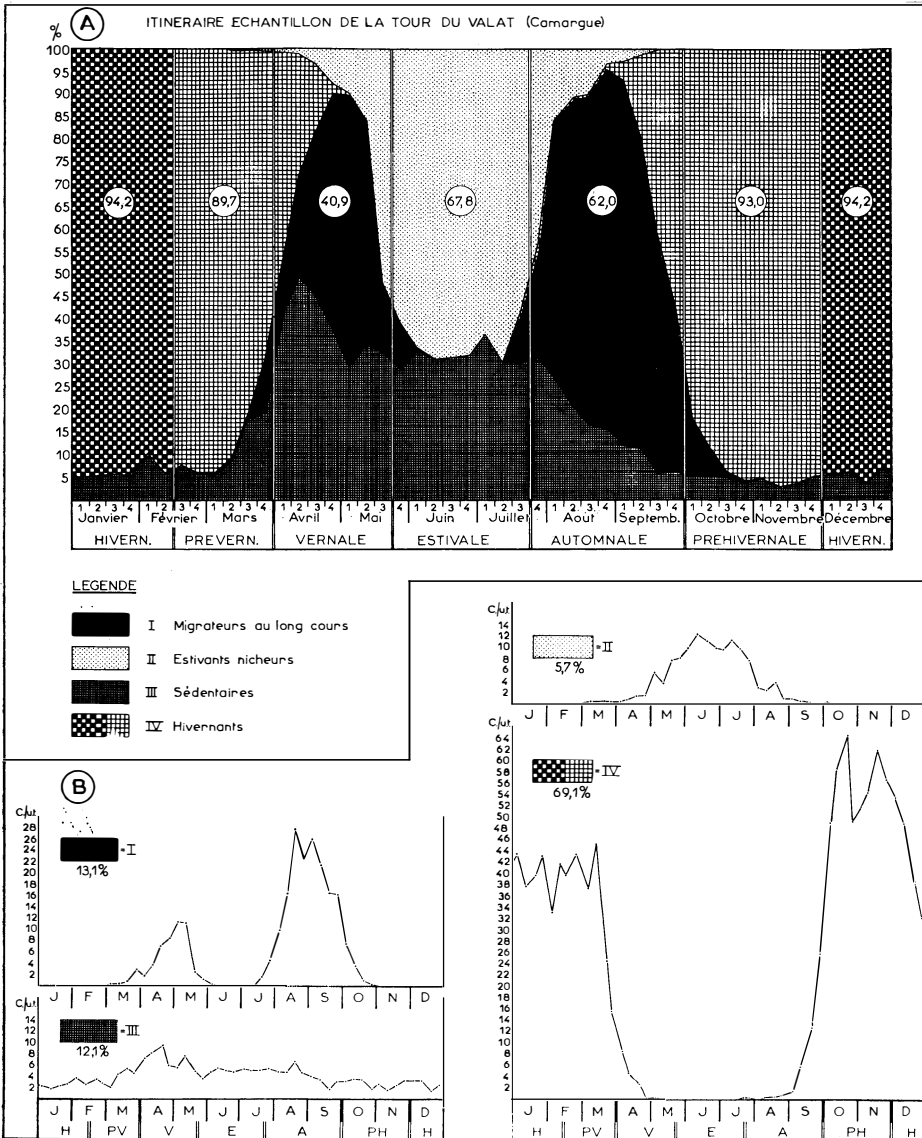


Fig. 5. — Itinéraire-échantillon de Camargue (Tour du Valat) : cf. légende sur la fig. 4.

1) La garrigue est à toute saison bien plus pauvre en oiseaux que les milieux variés de Camargue. Bien qu'il soit difficile de comparer l'abondance relative de l'avifaune dans des milieux aussi différents, nous pouvons affirmer qu'il y a toujours au

moins deux fois plus d'oiseaux en Camargue. Cela provient de la richesse et de la variété des habitats et des niches écologiques dans les milieux écotoniques, ouverts et variés.

2) La garrigue n'est pas un lieu de *passage* pour les oiseaux mais un lieu de *séjour* pour les espèces qui s'y sont adaptées : les estivants nicheurs qui viennent s'y reproduire, les hivernants qui y passent toute la mauvaise saison et les sédentaires qui ne la quittent jamais.

A cet égard, et pour ne parler que des seules espèces nicheuses, il est intéressant de voir à quel point l'avifaune est spécialisée : la garrigue est le biotope d'élection du groupe homogène des « Fauvettes méditerranéennes ». Sur nos quatre passereaux régulièrement nicheurs, trois sont des Fauvettes. A elles seules, elles représentent 82,4 % de l'avifaune pendant les mois d'été (fig. 4 C). Ce pourcentage élevé montre combien ce groupe s'est adapté à ce milieu caractérisé par des conditions bioclimatiques particulièrement sévères en été. Même au cœur de l'hiver, alors qu'un faisceau de facteurs favorables permet à une avifaune variée de s'implanter dans ce milieu, ces Fauvettes représentent encore le tiers de l'avifaune totale.

Structure de l'avifaune sur le cycle annuel du point de vue pondéral. — D'un point de vue strictement numérique l'abondance sensiblement égale des estivants nicheurs (30,2 % des contacts) et des hivernants (29,9 % des contacts) laisse à penser que le milieu est aussi productif en hiver qu'en été. Est-ce à dire que les fluctuations d'abondance et de diversité de l'avifaune qui sont si clairement illustrées sur la fig. 2 ne résistent pas à une analyse plus approfondie ? Certes non, puisque la période de présence des estivants est plus longue que celle des hivernants ; la densité des estivants est donc bien moindre. Par ailleurs, l'analyse purement numérique des populations d'oiseaux est une piètre mesure de la place qu'elles tiennent dans l'écosystème. L'énergie qu'un oiseau prélève sur un milieu est bien entendu fonction de son poids sans toutefois lui être proportionnelle *. Si nous faisons porter l'analyse sur les courbes de biomasse (fig. 6) plutôt que sur celle des nombres, nous obtenons une image plus fidèle des fluctuations réelles de l'avifaune au cours des saisons. Cette façon de procéder nous révèle de surcroît que les différences entre l'avifaune hivernale et l'avifaune estivale sont bien plus prononcées que ne le suggère la seule courbe des nombres.

Pour mener à bien cette analyse, nous avons substitué à la notion d'abondance numérique celle d'importance pondérale et

(*) C'est pourquoi nous avons dû utiliser la « biomasse consommante » qui corrige les différences de métabolisme dues aux différences de taille des oiseaux et qui est directement proportionnelle à la quantité d'énergie prélevée sur le milieu, cf. BLONDEL 1969 a.

à la notion de diversité spécifique celle de variation de poids (donc de taille) des espèces. Les différences deviennent alors bien plus spectaculaires dans tous les domaines.

En ce qui concerne l'importance pondérale, les courbes d'évolution sur le cycle annuel de la biomasse brute et de la biomasse consommante (fig. 6 A) présentent, comme celles des nombres, un « sommet hivernal » qui encadre un minimum estival. Mais envisageons plutôt le rapport Biomasse brute/Biomasse consommante (encart de la fig. 6 A). Ce rapport est d'autant plus élevé que les oiseaux sont plus gros. Or, nous voyons qu'il passe par un minimum pendant les saisons vernale, estivale et automnale et un maximum pendant les saisons prévernale, préhivernale et surtout hivernale. Cela signifie que non seulement il y a plus d'oiseaux en hiver qu'en été mais que ces derniers sont en moyenne plus gros ou, ce qui revient au même, qu'il y a plus de gros oiseaux. L'avifaune hivernale pèse donc bien davantage sur le milieu que l'avifaune estivale, moins abondante et surtout composée d'espèces plus petites. De fait, le poids moyen des oiseaux passe de 13 g à la saison estivale à 22,6 g à la saison hivernale. Le milieu entretient alors un « poids vif à l'hectare » considérablement plus élevé en hiver qu'en été.

Si nous envisageons maintenant la diversité pondérale de l'avifaune, c'est-à-dire l'éventail d'espèces de taille différente, nous nous apercevons que la diversité réelle est bien plus accentuée que lorsqu'on n'envisage que la seule variété spécifique. Nous avons calculé pour ce faire le *coefficient de variation pondérale* que l'on obtient en étudiant la dispersion des différentes classes de taille autour de la moyenne *. Plus ce coefficient est élevé, plus est important l'éventail d'espèces de taille différente. On peut voir sur la fig. 6 A (nombres encerclés au regard des saisons estivale et hivernale) que ce coefficient est considérablement plus élevé en hiver qu'en été. Ces nombres qui sont certainement la meilleure manière de transcrire la variété de l'avifaune signifient qu'il existe à cette saison une gamme bien plus étendue qu'en été d'oiseaux de taille différente. En hiver la taille des oiseaux oscille entre celle du Roitelet triple-bandeau à celle du Merle (82,4 g de différence) alors qu'en été ces différences sont beaucoup moins accusées (11,5 g de différence entre la Fauvette pitchou et le Rossignol).

De même que le critère de *constance* nous avait permis de reconnaître les quelques espèces qui, sur le plan numérique, étaient les plus caractéristiques parce que les mieux représentées, nous nous sommes efforcé de classer chaque espèce suivant un critère d'*importance* permettant d'identifier celles qui exercent

(*) Cette valeur est le rapport de l'écart-type à la moyenne pondérale.

sur le milieu l'impact le plus sévère en raison de la biomasse élevée que ce dernier doit entretenir. Sont considérées comme de *première importance* à une saison donnée les espèces qui totalisent au moins 2,5 % de la biomasse consommante totale représentée à cette saison, de *seconde importance* celles qui totalisent 1 à 2,5 % de cette biomasse et de *troisième importance* celles dont le rapport d'importance est inférieur à 1. Là encore, le nombre d'espèces de première importance est faible mais, tout comme les espèces constantes, elles appartiennent toujours à la catégorie phénologique qui caractérise la saison (fig. 6 B). Bien que constance et importance soient des notions bien distinctes, les espèces constantes sont le plus souvent de première importance. A la saison pré-hivernale par exemple, neuf espèces seulement sur trente trois (Tableau III) sont de première importance (8 sont constantes, 1 seule est accessoire) mais elles totalisent 62,6 % de la biomasse consommante. Sur l'ensemble de l'année les espèces de première importance se scindent en trois groupes qui correspondent parfaitement aux trois groupes phénologiques qui se partagent la quasi-totalité des contacts et de la biomasse. Ce sont les *sédentaires* avec 2 espèces constantes et de première importance toute l'année (Fauvettes mélanocéphale et pitchou), les *estivants nicheurs* comptant également deux espèces de première importance pendant les « saisons d'été », le Rossignol et la Fauvette passerinette et les *hivernants* dont 7 espèces sont constantes et de première importance pendant les saisons d'hiver (Mésange charbonnière, Troglodyte, Merle, Rouge-gorge, Pouillot véloce, Accenteur mouchet et Pinson). Parmi les 46 espèces qui fréquentent la garrigue, ces 11 espèces auxquelles s'ajoute le Pouillot chantre, de première importance à la saison automnale, totalisent sur l'ensemble de l'année 84,6 % de la biomasse consommante. Nous avons représenté leur abondance relative (en nombre d'individus) sur la fig. 8. Toutes les autres espèces de deuxième et de troisième importance sont le plus souvent *accidentelles* et jouent un rôle négligeable dans l'économie de l'écosystème.

La comparaison des fig. 4 et 6 nous permet donc de mesurer l'avantage qu'il y a à travailler à l'aide de la biomasse consommante, la « place » réelle qu'occupe chaque catégorie phénologique dans l'écosystème étant plus fidèlement traduite que lorsqu'on ne retient que les nombres d'individus. Les hivernants y occupent une position plus importante parce qu'il s'agit d'espèces en moyenne plus grosses : 75 % de la biomasse au lieu de 63 % des nombres. Inversement la courbe des petites espèces, migrateurs au long cours et surtout sédentaires, subit un « aplatissement » correspondant. Plus encore que celle des nombres, l'analyse de la biomasse consommante démontre ce remplacement dans le temps d'une avifaune estivale pauvre, spécialisée et peu variée par une avifaune hivernale diversifiée et abondante pesant bien davantage sur le milieu.

Structure trophique de l'avifaune sur le cycle annuel. — Nous avons pris soin d'attribuer à chaque espèce la place qu'elle occupe dans une classification trophique où nous avons reconnu quatre grands types de « consommateurs » : les *insectivores*, les *polyphages*, les *baccivores* et les *granivores*. Nous ne reviendrons pas ici sur les difficultés que l'on rencontre pour assigner à chaque espèce sa position trophique exacte (cf. Blondel, 1969 a). Le régime alimentaire des oiseaux, de même que les variations qu'il subit d'une saison à l'autre et d'une région à l'autre, sont bien trop mal connus pour qu'on puisse dresser une classification trophique détaillée. Aussi avons-nous établi des catégories vastes et souples qui ne sont guère que des approximations mais qui ont le mérite

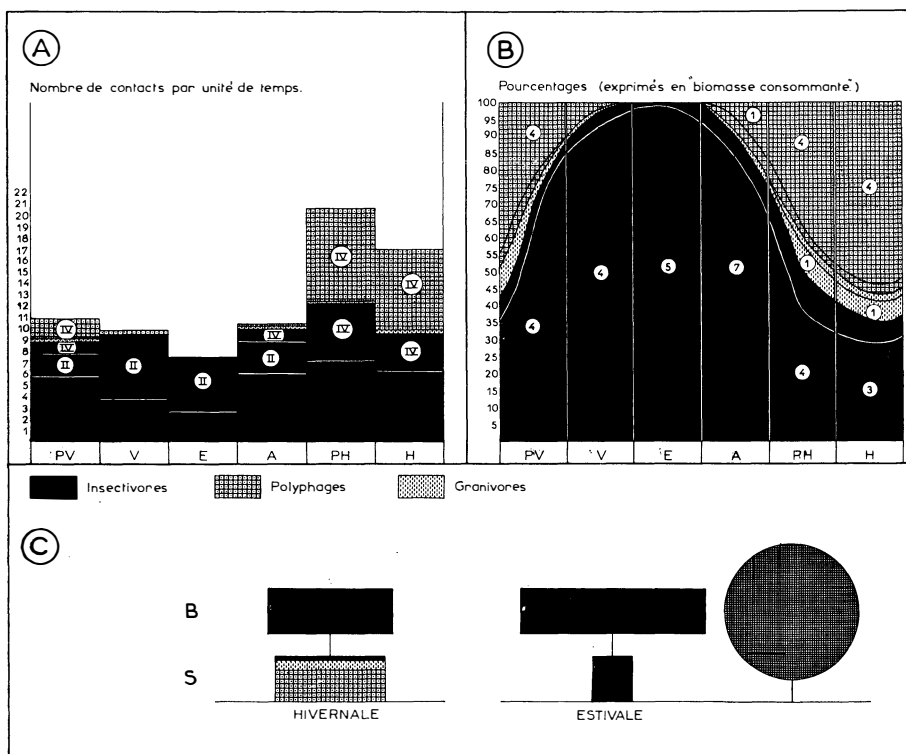


Fig. 7. — Structure trophique et stratigraphique de l'avifaune sur le cycle annuel : A : nombre saisonnier de contacts par unité de temps revenant à chaque groupe trophique ; la proportion du groupe phénologique qui caractérise la saison est indiquée dans chaque secteur trophique ; B : pourcentages saisonniers, exprimés en biomasse consommante, des trois groupes trophiques ; C : stratification de l'avifaune ; on a indiqué aux saisons estivale et hivernale la proportion de l'avifaune qui cherche sa nourriture dans les deux principales strates (S = Sol, B = Buissons) ainsi que la proportion de chaque groupe trophique ; le cercle grisé indique que toute l'avifaune niche dans l'étage des buissons.

de faciliter l'analyse tout en limitant les risques d'erreur. Dans la garrigue heureusement, deux grands groupes trophiques seulement sont représentés : d'une part les insectivores qui consomment à peu près exclusivement des petits Arthropodes actifs qu'ils recherchent dans les buissons et les arbustes, d'autre part les polyphages, oiseaux à régime mixte, animal et végétal, qui cherchent principalement sur le sol une nourriture variée composée de Vers, de Mollusques, d'Arthropodes et peut-être de quelques graines et baies. La réalité est bien entendu beaucoup plus complexe mais contentons-nous provisoirement de ces schématisations que nous nous efforcerons de préciser par la suite. Quant aux autres types trophiques, ils ne sont pratiquement pas représentés. Il n'y a pas de baccivores, les baies et drupes que fournissent quelques essences comme *Pistacia*, *Rhamnus*, *Jasminum*, *Lonicera*, *Phillyrea*, *Asparagus*, *Smilax* n'étant pas assez abondantes pour retenir des oiseaux exclusivement adaptés à ce genre de nourriture. Mis à part le Pinson, qui se nourrit d'ailleurs peut-être en partie à l'extérieur de notre garrigue, les granivores sont également absents.

La spécialisation trophique relativement étroite de l'avifaune facilite donc l'analyse. La fig. 7 permet de faire les constatations suivantes :

1). Les insectivores sont toujours très nombreux, *même en plein hiver*. En nombres d'individus, ils surclassent même les polyphages à la saison hivernale (fig. 7 A), mais la biomasse consommante qu'ils représentent est cependant inférieure à celle de ces derniers car il s'agit de petites espèces : 57 % des nombres, 36 % de la biomasse. Ces insectivores abondamment représentés toute l'année n'appartiennent nullement à une même catégorie d'oiseaux que l'on pourrait imaginer saturant leur niche alimentaire, les sédentaires par exemple. Au rythme des saisons, une partie importante des insectivores est tour à tour composée d'hivernants, Pouillots véloces, Roitelets, puis d'estivants, Fauvette passerinette, Rossignol. Dans ces conditions, ou bien ces catégories migratrices insectivores exploitent une niche distincte de celle des sédentaires, ou bien ils peuvent se superposer à ces derniers qui, pour certaines raisons, ne saturent pas leur niche. Nous répondrons plus loin à cette question qui met en cause tout le mécanisme écologique des migrations.

Cette présence importante d'insectivores nécessite évidemment qu'il y ait, même au cœur de l'hiver, des insectes actifs en assez grand nombre. Pour nous en assurer, nous avons effectué des piégeages dont nous parlerons plus loin et qui révèlent effectivement que la petite entomofaune ailée ne fait jamais défaut, même en plein hiver. Les insectivores comme le Pouillot véloce trouveront toujours des petits insectes adultes, Sciarides, Phorides, Mycetophilides, voire même des petits Hyménoptères comme nous

avons pu le prouver à l'aide de nos piégeages. Comme on peut le remarquer sur la fig. 7 C, la plupart des insectivores recherchent leur nourriture dans les buissons, soit dans les strates les plus basses de la végétation, Chênes Kermès, Cistes, Romarin, soit, surtout au printemps et en été, dans la strate des Chênes verts où l'apparition d'une riche entomofaune suit l'épanouissement printanier de la végétation. La réalité serait encore cernée de plus près si nous avions pu reconnaître, entre l'étage du sol proprement dit et la strate buissonnante, un étage intermédiaire, les régions les plus basses de la végétation fréquentées par certaines espèces comme le Rossignol et la Fauvette mélanocéphale. Nous aurions vu alors qu'en garrigue aucune espèce insectivore au sens strict du mot ne mange sur le sol. Le diagramme que nous avons dessiné pour la saison estivale aurait été quelque peu différent. Mais nos connaissances sont encore trop fragmentaires pour que ces distinctions subtiles soient réalisables.

2). Les polyphages ne sont présents que pendant les « mois d'hiver ». Ils appartiennent tous à la catégorie des hivernants méditerranéens, ces espèces constantes et de première importance qui constituent un groupe si homogène (Troglodyte, Merle, Rougegorge, Accenteur mouchet) totalisant 99,6 % des polyphages à la saison hivernale. Ces oiseaux sont originaires d'Europe moyenne et septentrionale où les conditions adverses de l'automne tarissent plus ou moins complètement les ressources alimentaires auxquelles ils sont adaptés. Le cycle individuel d'abondance de ces espèces (fig. 8) de même que la proportion de la biomasse consommante qu'ils représentent montrent bien qu'il s'agit d'un type avien aux caractéristiques trophiques bien définies qui occupe le milieu à une époque de l'année également bien définie par la conjonction de facteurs bioclimatiques favorables qui leur évitent de prolonger leurs migrations. Ces oiseaux « humicoles » recherchent sur un sol humide et meuble qui ne gèle jamais une nourriture variée, végétale et surtout animale. Nous savons par observation que la plupart de ces espèces, principalement les Turdidés, exploitent, sous les bouquets de Chênes verts, l'horizon A°, tapis de feuilles mortes plus ou moins en décomposition et l'horizon humifère A₁. Cependant, certaines espèces comme le Troglodyte et l'Accenteur mouchet se nourrissent probablement en partie dans les strates les plus basses de la végétation, domaine des Fauvettes sédentaires avec lesquelles elles n'entrent sans doute pas en compétition pour des raisons que nous exposerons plus loin.

Ainsi, la notion de *remplacement* de l'avifaune estivale par l'avifaune hivernale n'est valable que dans un sens purement descriptif. Les hivernants ne remplacent pas à proprement parler les estivants puisque ces deux catégories d'oiseaux ont des niches alimentaires entièrement distinctes. Leur succession dans le temps

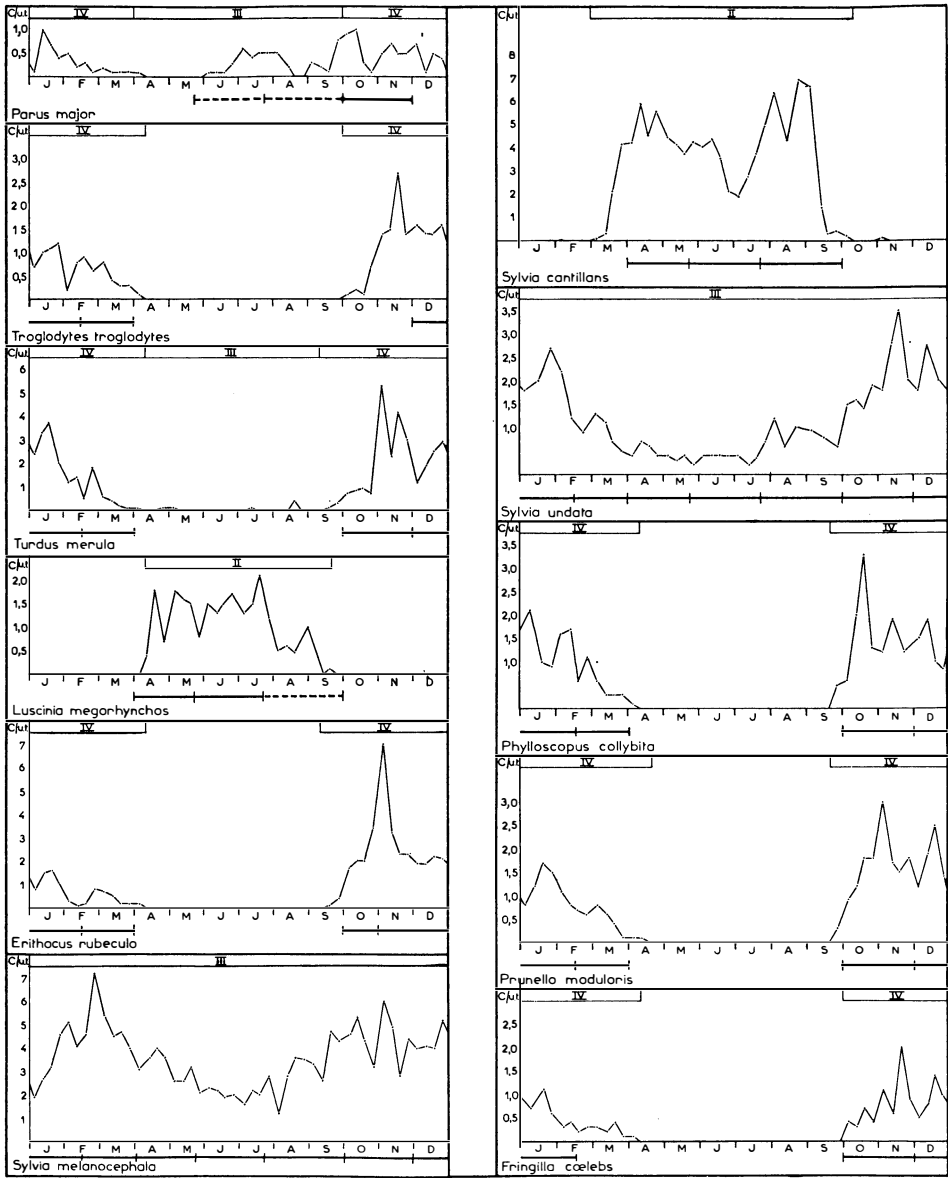


Fig. 8. — Cycle annuel des 11 espèces constantes et de première importance à une saison au moins. Le statut phénologique de chacune est rappelé au regard des courbes. En ordonnées, nombre de contacts par unité de temps. L'espèce est constante de première importance quand le trait gras sous l'axe des abscisses est continu, accessoire de première importance quand ce trait est discontinu.

que nous allons expliquer n'est donc nullement due à une exclusion des uns par les autres.

*
**

Afin de concrétiser un peu toutes ces considérations, nous représentons sur la fig. 8 les variations d'abondance des espèces constantes de première importance qui fréquentent la garrigue à un moment ou l'autre de l'année. Seule la courbe du Pouillot chancre, de première importance à la saison automnale, n'est pas figurée mais elle se confond pratiquement avec celle des migrateurs au long cours dans leur ensemble (fig. 4) dont cette espèce représente 60 % des effectifs.

Chacune de ces courbes que nous ne discuterons pas dans le détail nous permet de voir combien la division de l'avifaune en catégories phénologiques nettement différenciées correspond à quelque chose de réel dans la nature. Nous remarquerons simplement que les courbes des sédentaires ne suivent pas le tracé normal qu'elles devraient présenter si ces espèces étaient vraiment parfaitement sédentaires dans notre parcelle et si la proportion des individus détectés par l'observateur restait constante toute l'année. Théoriquement, les courbes devraient présenter un maximum estival, après l'époque de reproduction, au moment où la génération de l'année s'émancipe et un minimum juste avant la nidification au moment où seuls les géniteurs qui ont évité la mortalité hivernale sont présents. Or, les courbes des Fauvettes mélanocéphale et pitchou sont inversées par rapport à ce schéma théorique. Cela est dû à deux causes : d'une part à l'afflux d'oiseaux non nicheurs dans cette garrigue, mais originaires des régions montagneuses voisines, ce qui nous prouve, une fois de plus, combien le sédentarisme absolu est rare, d'autre part au « déficit de détection » des oiseaux en plein été. Après la reproduction et notamment pendant la mue, ces oiseaux, presque uniquement détectés à la voix, deviennent en effet très silencieux. Quant à la Mésange charbonnière dont les populations méditerranéennes sont *sédentaires à l'échelle de la région méditerranéenne*, elle ne niche pas dans la garrigue dépourvue de cavités propices à l'installation de son nid d'où son absence en avril-mai, mais elle fréquente assidûment ce milieu tout le reste de l'année. Nous l'avons de ce fait considérée comme sédentaire.

Nous remarquerons enfin la très grande similitude des courbes des hivernants. Toutes présentent un net sommet préhivernal, soit en octobre soit en novembre, qui correspond à l'invasion des garrigues par ces oiseaux qui se répartiront ultérieurement dans l'ensemble du Bassin méditerranéen occidental.

Nous allons maintenant nous efforcer d'expliquer les conditions d'implantation de ces différents oiseaux. Pour ce faire, nous devons au préalable connaître deux séries d'éléments : a) la

nature exacte des besoins que ces oiseaux ont à satisfaire quand ils arrivent dans le milieu, soit pour nicher, soit pour y passer l'hiver ; b) l'évolution sur le cycle annuel d'un certain nombre de « facteurs écologiques » qui doivent être favorables aux oiseaux au moment de leur séjour. Les conclusions que nous allons exposer sont davantage des hypothèses de travail que des réponses proprement dites aux problèmes qui se posent, en raison de la complexité des éléments qui entrent en jeu.

SYNÉCOLOGIE DES AVIFAUNES NICHEUSE ET MIGRATRICE
DANS LA GARRIGUE DE SANTA FÉ

Pour mener à bien ce travail, nous avons donc dû étudier un certain nombre de « facteurs » du milieu dont l'évolution sur le cycle annuel est schématisée sur la fig. 9 : le *climat*, la *période d'activité végétale* et les *variations d'abondance de la faune invertébrée*, sur le sol et dans les principaux étages de la végétation. Nous renvoyons le lecteur à notre précédent travail pour l'exposé détaillé de ces études, et nous nous contenterons ici d'exposer les conclusions essentielles auxquelles nous sommes parvenu, car elles sont indispensables pour comprendre la suite.

a) *Climat*. — Sauf exception, les températures sont toujours positives, même au cœur de l'hiver, surtout sous le couvert des arbres où mangent les hivernants. Par ailleurs, près de 80 % des précipitations ont lieu entre septembre et mars. La pluviosité est donc concentrée sur la saison froide de l'année. La combinaison de températures hivernales positives et d'une pluviosité élevée confère donc au milieu un caractère d'humidité favorable à l'écosystème en hiver. Ceci constitue une différence fondamentale avec ce que l'on connaît en Europe moyenne et septentrionale, d'où viennent nos hivernants, où les risques de gel prolongé et de recouvrement du sol par la neige sont trop grands pour que l'hivernage de ces oiseaux y soit possible. Par contre, l'été chaud et sec est peu favorable à l'écosystème, d'où la spécialisation poussée de l'avifaune nicheuse.

b) *Activité végétale*. — Le climat n'agissant directement sur les oiseaux que dans des cas exceptionnels, il est plus important d'étudier son action sur la végétation, élément de base des biocénoses dont les animaux ne sont, en quelque sorte, qu'une émanation. Les particularités climatiques de la région méditerranéenne expliquent que la végétation ne subisse pas d'arrêt en hiver. Son repos n'a donc pas lieu à cette saison, comme c'est généralement le cas dans la région paléarctique, mais en été quand la chaleur et le manque d'eau lui imposent le repos dès le mois de juin et jusqu'aux premières pluies d'automne. Cependant, si les végétaux méditerranéens évoluent de septembre à juin, leur activité la plus intense, et ceci est capital à souligner,

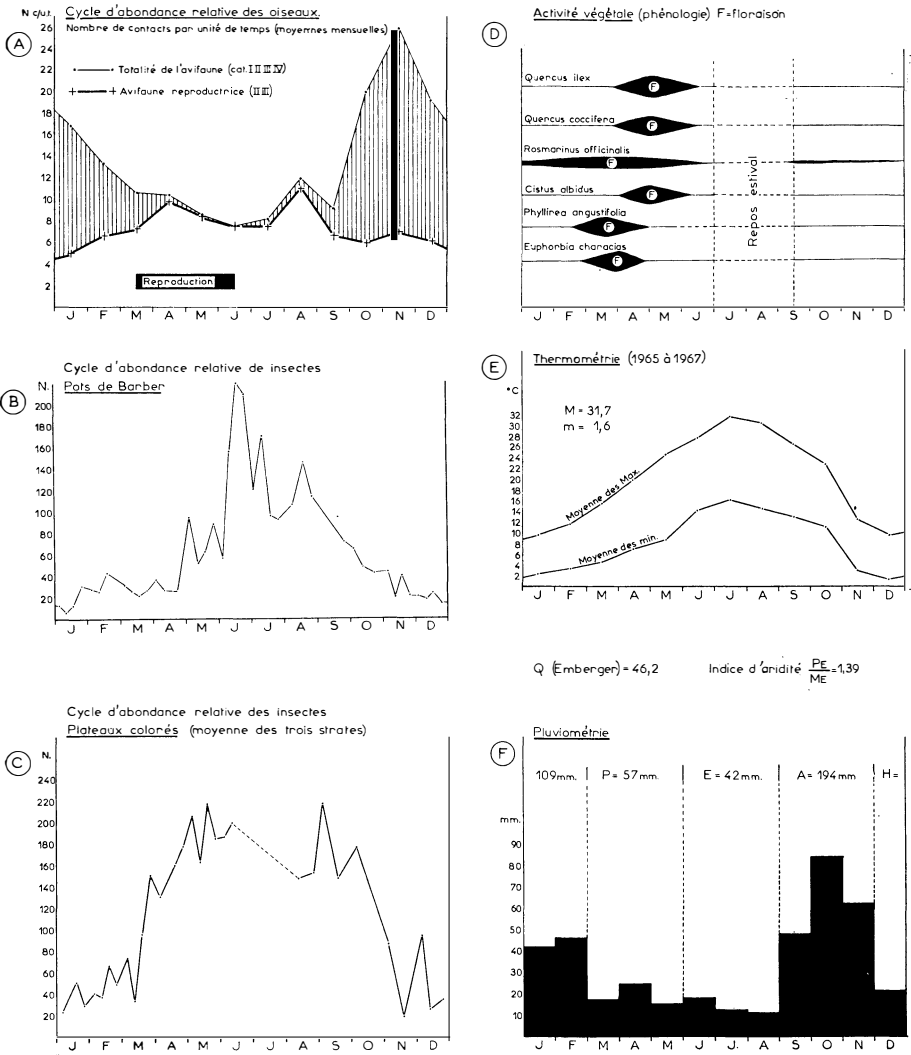


Fig. 9. — Evolution sur le cycle annuel de quelques éléments bioclimatiques de la garrigue de Santa-Fé. A : abondance relative de la totalité de l'avifaune et des seules espèces nicheuses, sédentaires et estivantes (trait gras). Remarquer que la courbe des espèces nicheuses évolue dans le même sens que celle de l'entomofaune. B et C : courbes d'abondance relative de la faune invertébrée sur le sol (pots de Barber) et dans les strates buissonnantes (plateaux colorés). D : diagramme illustrant schématiquement l'époque d'activité végétale. E : thermométrie. F : pluviométrie.

n'en a pas moins lieu au printemps comme ailleurs dans la région paléarctique. C'est en effet à cette époque qu'on lie les processus de floraison et de croissance des principales essences, en particulier des chênes.

c) *Cycle d'abondance de la faune invertébrée.* — En raison des difficultés d'ordre méthodologique que soulève l'échantillonnage des populations d'insectes, nous avons procédé à des sondages effectués à l'aide des méthodes relatives des *pots de Barber* (étage du sol) et des *plateaux colorés de Roth* (strates arbustives). Ces techniques simples nous donnèrent un aperçu des fluctuations d'abondance de l'entomofaune sur le cycle annuel. Comme pour les dénombrements relatifs d'oiseaux, nous avons admis que les indices d'abondance obtenus étaient proportionnels aux densités réelles. Dans le contexte ornithologique de notre étude, et compte tenu des affinités trophiques reconnues à l'avifaune, ces piégeages nous ont permis de comparer la courbe d'abondance des invertébrés avec celle des oiseaux et de voir dans quelle mesure les invertébrés, proies potentielles pour les oiseaux, étaient présents en hiver.

Qu'ils aient été effectués sur le sol ou dans les différents étages de la végétation, les piégeages révèlent que le maximum d'abondance des insectes n'a pas lieu en hiver comme on aurait pu le penser de prime abord si l'on s'imaginait que la courbe d'abondance des prédateurs (oiseaux insectivores) varie dans le même sens que celle de leurs proies, mais en plein été alors que les oiseaux sont à leur minimum d'abondance. Ce maximum d'abondance printanier et estival est bien entendu consécutif à la période d'activité végétale la plus intense. Cette inversion entre la courbe d'abondance des oiseaux et celle des insectes (fig. 9) a de quoi surprendre et constitue sans doute un cas particulier dans la région paléarctique. Nous allons voir en fait qu'elle s'explique parfaitement quand on analyse de plus près la courbe d'abondance des oiseaux et que les faits observés ne constituent nullement une entorse aux postulats fondamentaux sur les rapports d'abondance entre les divers niveaux trophiques des communautés. Ces constatations nous prouvent en tout cas qu'il ne saurait y avoir obligatoirement un rapport de proportionnalité entre l'abondance des oiseaux et celle de leur nourriture. Il est important de le souligner quand on étudie les mécanismes écologiques des migrations qui ne relèvent pas obligatoirement du seul facteur alimentaire. Ces piégeages nous ont révélé également qu'il existait, même en plein hiver, des insectes actifs puisqu'ils se prennent dans les pièges.

Ceci dit, nous allons voir maintenant comment expliquer les variations d'abondance et de diversité de l'avifaune et comment s'organise la succession des différentes catégories d'oiseaux dans

le contexte de l'évolution saisonnière des conditions bioclimatiques que nous avons schématiquement esquissée.

1) *Pourquoi l'avifaune est-elle plus pauvre qualitativement et quantitativement que l'avifaune hivernale*, alors que les conditions du milieu doivent être optimales à la saison de reproduction au cours de laquelle les oiseaux ont les plus grands besoins d'énergie pour mener à bien leurs nichées ? De fait, sous toutes les latitudes, et dans tous les milieux, les oiseaux se reproduisent toujours à l'époque où l'écosystème leur est le plus favorable, compte tenu de leurs adaptations éco-éthologiques. Si l'on envisage seulement la courbe globale d'abondance des oiseaux (fig. 2), on est en droit de penser que la saison écologiquement favorable est l'hiver, puisque c'est à cette saison que le milieu entretient l'avifaune la plus abondante et la plus diversifiée dans ses adaptations. Or l'analyse du cycle de la végétation et celle des populations d'insectes nous apprennent au contraire que la période la plus active, c'est-à-dire celle au cours de laquelle les échanges d'énergie dont la biocénose est le siège sont certainement les plus nombreux et les plus complexes, est le printemps, de mars à juin. C'est précisément à cette saison, parce qu'elle est la plus favorable, que les oiseaux se reproduisent. Comme dans tous les milieux (cf. Lack 1954-1966) la saison de reproduction des oiseaux en garrigue est synchronisée avec l'époque la plus favorable, caractérisée par un état de la végétation propre à leur assurer le gîte et une nourriture assez abondante pour permettre au couple d'élever ses jeunes dans les meilleures conditions. Le faible nombre des nicheurs n'est donc pas dû à un manque de nourriture, puisqu'elle est au contraire à son maximum d'abondance, mais aux deux facteurs que nous avons évoqués plus haut : d'une part le faible nombre de niches écologiques dans ce milieu homogène, d'autre part l'action du comportement territorial qui est un frein puissant à l'augmentation de la densité spécifique. Nous avons là l'exemple précis de facteurs écologiques dont les limites de tolérance sont atteintes bien avant celles du facteur alimentaire. Ce cas prouve bien, s'il en était besoin, que le facteur alimentaire ne saurait être le seul agent régulateur des populations animales, surtout chez les vertébrés. Dans ces conditions, s'il existait une catégorie avienne non soumise aux contraintes étho-écologiques de la reproduction et qui ne soit, de ce fait, tributaire que du seul impératif alimentaire, rien, *a priori*, ne pourrait s'opposer à ce qu'elle profite des « surplus » alimentaires que les nicheurs ne sont pas assez nombreux pour exploiter. Une telle catégorie n'existe pas sous nos latitudes, mais le cas se présente en Afrique du Sud où la saison de reproduction a lieu au mois de décembre, c'est-à-dire pendant la période de présence des migrateurs paléarctiques (Moreau, 1966). Le milieu est alors à son maximum de productivité biologique et entretient aisément à la fois les nicheurs locaux

dont la densité doit être limitée par d'autres facteurs que le facteur alimentaire, et les migrateurs paléarctiques qui ne semblent nullement entrer en compétition, la nourriture disponible dépassant de loin les besoins des deux avifaunes en présence.

Nous avons d'ailleurs pu faire dans la garrigue de Santa Fé des observations dont la signification écologique est équivalente. En mai et juin, alors que les chenilles sont à leur maximum d'abondance, nous observons un va-et-vient incessant de Moineaux friquets qui ne peuvent nicher sur place *parce qu'ils ne disposent pas de sites de nidification*, mais qui viennent chercher des chenilles pour les apporter à leurs jeunes, ces oiseaux nichant dans les milieux voisins qui leur sont plus favorables. La pression de prédation exercée par les insectivores est donc accrue par cet apport d'oiseaux étrangers (fig. 10), ce qui n'empêche pas que la proportion de chenilles prélevées par les oiseaux dans ce milieu doit être infime.

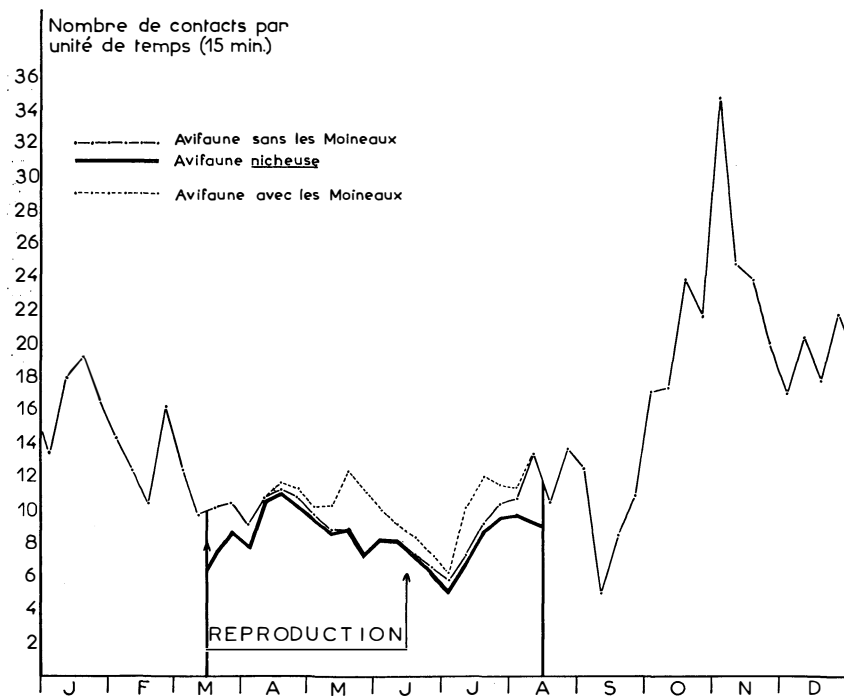


Fig. 10. — Décomposition de la courbe d'abondance des oiseaux pendant et juste après la saison de reproduction. Aux espèces réellement nicheuses s'ajoutent quelques migrateurs au long cours attardés au printemps ou précoces à l'automne et surtout les Moineaux qui, ne pouvant nicher dans ce milieu, viennent puiser à cette source de nourriture surabondante que sont les chenilles.

Ces exemples permettent de voir que l'implantation des migrants dans leurs quartiers d'hiver peut être fonction des limites de densité qu'imposent aux « résidents » des facteurs écologiques et éthologiques complexes indépendants du facteur alimentaire.

2°) *Quels sont les facteurs du milieu qui permettent l'implantation hivernale d'une avifaune si abondante ?* — Nous avons vu que la clémence des températures hivernales était un élément favorable à l'implantation des oiseaux qui peuvent chercher leur nourriture sur un sol humide et meuble jamais gelé : voilà qui constitue une différence fondamentale avec les régions d'Europe moyenne et septentrionale d'où viennent ces oiseaux.

A la saison de reproduction, les oiseaux sont liés par leur mode de vie à un ensemble complexe de contraintes d'ordre écologique et éthologique qui les fixent à un habitat précis et leur imposent une limite de densité sévère. En hiver, au contraire, l'oiseau est affranchi de toutes ces contraintes et le seul besoin qu'il ait à satisfaire est d'ordre alimentaire. Contrairement à ce qui se passe en été, le facteur alimentaire peut alors devenir le facteur écologique limitant comme on a pu le prouver dans de nombreux cas (Lack, 1966).

L'élément alimentaire de la niche des oiseaux a une signification si foncièrement différente en hiver et en été, qu'il est impossible de comparer directement sur l'ensemble du cycle annuel, la courbe des prédateurs et celle de leurs proies. L'inversion entre ces deux courbes s'explique très bien si on prend soin de dissocier ces deux composantes bien distinctes que sont d'une part la courbe des seules espèces nicheuses (catégories phénologiques II et III) dont la densité est limitée par la diversité spécifique et le comportement territorial, d'autre part celle des hivernants dont la densité peut être directement limitée par la nourriture (fig. 9 A).

Ces oiseaux s'arrêtent dans les garrigues parce qu'ils y trouvent une nourriture suffisante qui leur évite de prolonger leurs migrations. Le fait que leur présence ait lieu au moment où l'abondance des insectes est à son minimum ne doit pas nous surprendre puisque nous savons que l'abondance des oiseaux n'est pas proportionnelle à celle de leurs proies. Nos piègeages d'invertébrés pouvant être considérés comme des *indices d'abondance* de la nourriture disponible, ils signifient simplement qu'en été il y aurait à manger pour une avifaune phénoménale ! Ces oiseaux quittent les garrigues au printemps, non pas parce que la nourriture se raréfie à la fin de l'hiver puisque c'est le contraire, mais parce que l'impulsion migratoire les pousse à regagner leur patrie. Ils n'ont pas d'équivalents nicheurs parce que le milieu manque de niches de nidification appropriées. Ainsi la niche alimentaire des hivernants « humicoles » ne paraît jamais être occupée par

d'autres catégories d'oiseaux qu'eux-mêmes et cela est un point remarquable qui mérite d'être souligné.

3°) *Mécanismes d'implantation des estivants nicheurs.* — Si ces oiseaux sont saisonniers, n'étant présents qu'au printemps et en été, c'est probablement parce qu'ils ont des niches alimentaires périodiquement productives et différentes de celles des sédentaires.

Des observations suivies nous ont permis en effet de vérifier cette hypothèse à propos de deux Fauvettes méditerranéennes voisines, l'une migratrice (catégorie II) la Fauvette passerinette, l'autre sédentaire (catégorie III) la Fauvette mélanocéphale. La première recherche sa nourriture dans les strates les plus élevées de la végétation, notamment dans les chênes verts. Cette espèce est donc étroitement tributaire de l'entomofaune du chêne vert qui présente un maximum d'abondance en été (fig. 9 C). Le retour de cette Fauvette au printemps est concomitant de l'apparition d'une riche faune invertébrée, elle-même consécutive de l'activité végétale printanière des chênes verts. Son départ en septembre devient obligatoire parce que les conditions adverses de l'automne diminuent trop sa nourriture pour que sa survie hivernale soit possible.

La courbe du prédateur évolue alors ici, comme ailleurs dans la plupart des milieux d'Europe moyenne et septentrionale, dans le même sens que celle de ses proies. C'est aux estivants qu'est due la similitude des courbes d'évolution dans le temps des seules espèces nicheuses et de celle de l'entomofaune (fig. 9 A et C). Il y a donc ici un rapport direct de cause à effet entre l'abondance des insectes et celle des estivants nicheurs bien que ceux-ci ne puissent en aucun cas limiter le nombre de ceux-là.

La Fauvette mélanocéphale par contre recherche sa nourriture dans les strates les plus basses de la végétation, près du sol. Or, les piégeages que nous avons effectués dans ces strates ont révélé que les variations d'abondance des invertébrés y sont dans l'ensemble bien moins prononcées que dans les strates plus élevées du chêne vert (cf. Blondel, 1969 a p. 171). Cette espèce, ainsi que la Fauvette pitchou également sédentaire, peuvent donc sans trop de risques hiverner sur place, leurs ressources alimentaires ne faisant jamais défaut. Bien plus, à ces Fauvettes sédentaires, s'ajoutent durant la mauvaise saison quelques hivernants qui paraissent bien exploiter la même niche, le Troglodyte et l'Accenteur mouchet. La densité des sédentaires ne saurait donc être limitée par la nourriture, *même en hiver*. Nous en arrivons à cette dernière question :

4°) *Pourquoi les espèces sédentaires sont-elles si peu nombreuses ?* — Sur l'ensemble de l'année, le groupe trophique des insectivores oscille entre 8 contacts/unité de temps à la saison estivale et 2 à la saison préhivernale, soit 51 % à 100 % de

l'avifaune (fig. 7 A). S'il y a tant d'insectes à manger toute l'année, pourquoi donc une seule catégorie d'oiseaux ne s'est-elle pas adaptée à les exploiter, évitant de ce fait les aléas de la migration et saturant la niche des insectivores ? A la lueur de ce que nous savons maintenant sur la périodicité saisonnière de l'écosystème et sur les contraintes d'ordre social imposées à l'oiseau, il est facile de répondre à une telle question. Les espèces sédentaires sont peu nombreuses à Santa Fé et leur densité peu élevée pour plusieurs raisons que nous pouvons schématiser comme suit :

1) Il n'y a pas *une* niche pour les insectivores mais plusieurs, celle qu'exploitent les estivants et qui est essentiellement saisonnière puisqu'elle est étroitement liée à l'activité végétale printanière, et celle qu'exploitent les sédentaires, dont les variations de « productivité » sur le cycle annuel sont nettement moins accusées, ce qui leur permet précisément de survivre toute l'année dans ce milieu. A ces niches correspondent des catégories aviennes bien définies et nécessairement différentes.

2) La densité des sédentaires est faible en raison de la faible diversité de l'avifaune et de l'action du comportement territorial qui a pour conséquence, sinon pour cause, d'espacer les couples nicheurs. Si la densité spécifique limitée par ce facteur social à la saison de reproduction est inférieure à celle que permettraient les ressources alimentaires du milieu, même en plein hiver, la niche des sédentaires ne sera jamais saturée. Nous pensons effectivement que certains hivernants en partie insectivores exploitent la même niche que les sédentaires. De fait, certaines espèces constantes et de première importance comme le Troglodyte et l'Accenteur mouchet paraissent bien rechercher au même endroit la même nourriture que les Fauvettes sédentaires. Des recherches en cours préciseront ce point.

5°) *Quant aux migrants au long cours*, nous n'en avons guère parlé car ils ne fréquentent pratiquement pas la garrigue. Lors de leurs migrations, ces oiseaux recherchent surtout les milieux ouverts et variés et évitent les grands boisements homogènes. C'est pour cette raison que nous avons étudié avec autant de soin que la garrigue les milieux écotoniques de Camargue (ces migrants y représentent 41 % de l'avifaune à la saison vernale et 62 % à la saison automnale). Nous serions presque totalement passé à côté de ces oiseaux si nous n'avions travaillé qu'en garrigue. Et pourtant, les problèmes que posent leur subsistance lors de leurs haltes dans le midi sont extrêmement intéressants puisque c'est là qu'ils devront trouver, sous forme de baies, l'énergie qui leur permettra de franchir la Méditerranée puis le Sahara (cf. Blondel, 1969 a). Le problème de leur adaptation au milieu est également remarquable. Beaucoup de ces espèces trouvent d'ail-

leurs leur habitat optimal dans les milieux écotoniques même à la saison de reproduction. Par les clairières et les lisières qu'il a créées partout en Eurasie comme en Afrique, l'homme les a certainement beaucoup favorisées. Il est probable qu'avant que l'homme ne pratique ses défrichements sur une vaste échelle, ces oiseaux habitaient les milieux instables et transitoires (lisières naturelles en bordure des marais, lit des rivières à cours fluctuant) ainsi peut être que les clairières que les grands Ongulés entretenaient en Europe avant que l'homme ne les fasse disparaître (R. Hainard, *com. or.*).

**

Tels sont, pensons-nous, les faits qui permettent d'expliquer le mécanisme écologique de la succession des différentes avifaunes au fil des saisons. Mais tous ces raisonnements ne sont en fait que des hypothèses que nous ne pourrions vérifier qu'en analysant avec soin le régime alimentaire des oiseaux. Une « niche alimentaire » n'est pas un cadre rigide qui s'impose à l'observateur et qu'occupent machinalement certains oiseaux. Chaque espèce a sa propre niche qu'on ne peut déterminer qu'en étudiant ce qu'elle mange et où elle recherche sa nourriture. Tout au plus, pouvons-nous admettre que certaines espèces ont des niches alimentaires suffisamment voisines pour qu'on puisse les réunir dans les mêmes « catégories », mais ces dernières seront toujours arbitrairement établies.

CONCLUSION

La cause première des migrations est le manque de nourriture, présent ou à venir (Lack, 1954). Tous les oiseaux sous toutes les latitudes, que ce soit sous les tropiques ou dans la toundra, émigrent périodiquement pour trouver ailleurs une nourriture qui fait défaut dans leur patrie. Dans notre garrigue, ce schéma est simple : les hivernants s'y répandent parce qu'ils y trouvent une nourriture que les conditions adverses de l'automne ont tarie dans leur patrie plus nordique; les estivants émigrent à l'automne parce que l'entomofaune des strates élevées de la végétation à laquelle ils sont adaptés disparaît ; les sédentaires restent sur place parce qu'ils ne risquent pas la disette. Quant aux migrateurs au long cours, ils ne font que transiter par le midi de la France parce que ce dernier est incapable de leur procurer une nourriture suffisante pendant l'hiver.

Les modalités d'implantation des différentes populations d'oiseaux qui se succèdent au cours des saisons, telles qu'elles ont pu être déterminées dans notre parcelle expérimentale de garrigue, paraissent mettre en jeu, directement ou indirectement, tous les éléments constitutifs de la niche écologiques des espèces. Il peut

paraître surprenant, de prime abord, que des migrateurs puissent s'implanter dans leurs quartiers d'hiver parce que, plusieurs mois auparavant, le comportement territorial limitait la densité des indigènes nicheurs. Mais il semble bien pourtant que cela soit vrai. Il est important de souligner que toutes les activités de l'oiseau, y compris son comportement migratoire, sont subordonnées à l'acte de la reproduction. Les migrations ne sont en quelque sorte qu'un moyen qui permet aux oiseaux d'attendre que leur patrie redevienne favorable pour s'y reproduire à nouveau. Pendant cette attente, il faut bien qu'ils mangent, mais ils n'ont que cela à faire. L'acquisition, par une espèce donnée, du comportement migratoire est un compromis entre deux tendances contradictoires, d'une part l'avantage qu'elle aurait à hiverner sur place, dans sa patrie, à l'abri des aléas des longues migrations, d'autre part les risques qu'elle court de ne pas trouver dans la dite patrie une nourriture suffisante.

La très grande variété des types migratoires provient de la force plus ou moins grande de chacune de ces deux tendances. Pour que l'hivernage d'une espèce ou d'une population soit réalisable dans une région donnée, une seule condition paraît nécessaire : qu'elle y trouve à manger. Ceci pose donc naturellement le problème de l'interférence avec l'avifaune indigène *. Nous avons vu comment les choses se passaient dans la garrigue. Qu'ils soient sédentaires ou non, les oiseaux nicheurs ne mangent jamais toute la nourriture qu'ils ont à leur disposition, parce que d'autres facteurs interviennent bien avant le facteur alimentaire pour limiter leur nombre et parce que le potentiel biologique des oiseaux est incomparablement plus faible que celui des insectes. La *capacité limite* d'un milieu pour les oiseaux sera donc toujours bien en deçà de sa *capacité alimentaire*. Dans ces conditions, il y aura toujours à manger pour des migrateurs, qu'ils arrivent pendant ou après la période de nidification de l'avifaune indigène. Par ailleurs, comme nous l'avons vu à propos des hivernants, certaines niches alimentaires peuvent ne jamais être occupées par des oiseaux nicheurs parce qu'il manque certains éléments de la niche directement liés au processus de la reproduction (sites de nidification par exemple). Par contre, la compétition alimentaire est toujours sous-jacente pendant les saisons internuptiales puisque les oiseaux ne sont astreints qu'à la seule contrainte d'assouvir leur faim. Le facteur alimentaire devient alors le facteur écologique limitant comme l'ont montré Gibb (1961) et Lack (1966) à propos de nombreuses espèces. Dans notre garrigue, une compétition intra ou interspécifique d'ordre alimentaire peut jouer en hiver, mais nous ne pouvons le savoir, tous nos dénombrements, ceux des oiseaux comme ceux des invertébrés, étant relatifs.

(*) Nous appelons indigène l'avifaune nicheuse, qu'elle soit sédentaire ou non.

Dans tous les écosystèmes soumis à une périodicité saisonnière, les ressources alimentaires quelles qu'elles soient, sont plus abondantes à certaines saisons qu'à d'autres. Tout le balancement périodique des populations migratrices, tel qu'il est esquissé sur la figure 1, en est une conséquence. Morel (1968) à la suite d'une longue intimité avec tous ces problèmes, vient de démontrer ce mécanisme écologique dans le sahel sénégalais :

« ... Le point le plus important est la mise en évidence du rôle *complémentaire* et non concurrentiel, que joue la population migratrice paléarctique en se déplaçant suivant la saison d'un continent à l'autre. Ce vaste mouvement permet la résorption aussi bien des surplus de nourriture produit en Afrique pendant la saison des pluies que de celui laissé en Europe par le printemps et l'été. » (p. 171)

Mais le fonctionnement de ce balancement ne saurait mettre en cause le seul facteur alimentaire. Le fait que les migrateurs exploitent nécessairement des surplus que les sédentaires ne sont pas assez nombreux pour consommer parce que leur densité est limitée à un plafond qui leur est imposé par les périodes les plus défavorables du cycle annuel, est un schéma théorique qui séduit l'imagination mais qui, s'il peut être vrai en Afrique tropicale, ne résiste pas à une analyse approfondie des mécanismes d'implantation des migrateurs dans le cas de notre garrigue. Bien d'autres facteurs, liés à d'autres éléments de la niche que l'élément alimentaire jouent également. La réalité est certainement extrêmement complexe mais si l'on voulait la cerner de plus près, ce ne sont pas seulement les oiseaux qu'il faudrait envisager, même dans leurs rapports d'ordre trophique avec les échelons inférieurs des communautés, mais toute la biocénose. Dans la plupart des écosystèmes terrestres, les oiseaux jouent probablement un rôle secondaire dans le bilan énergétique global. L'impact trophique qu'ils exercent sur le milieu est faible, voire souvent négligeable par rapport à celui d'autres groupes zoologiques, en particulier celui des insectes. Si nous pouvions comparer la pression de prédation que les oiseaux exercent sur les chenilles dans notre garrigue avec celle qui l'est par les Hyménoptères parasites, nous verrions que les premiers jouent un rôle minime par rapport aux seconds. Il est probablement exagéré de considérer que cet ajustement écologique précis que sont les migrations ait pour fonction de résorber des surplus alimentaires cycliquement disponibles. De même, il est peu probable que les prélèvements de nourriture exercés par les oiseaux soient tels que l'implantation des migrateurs ne soit possible que dans des milieux possédant, au moment de leur séjour, une *surabondance* alimentaire caractérisée. L'évolution des migrations s'est faite par « opportunisme », les oiseaux s'arrêtant dans les quartiers d'hiver leur offrant au meilleur compte une nourriture répondant à leurs adaptations, mais peu

importe l'importance de leurs prélèvements et le rôle que ces derniers peuvent avoir pour la biocénose. Mis à part quelques cas particuliers tels ceux qu'a étudié Morel (*loc. cit.*) au Sénégal à propos des granivores, nous pensons que dans la plupart des milieux terrestres, l'élément avien des communautés représente une « couche trophique » très mince qui n'a jamais de peine, vu sa faible importance, à se superposer aux autres ou à s'y intégrer. Bien que les extrapolations soient toujours dangereuses, c'est l'impression que nous retirons des recherches que nous avons effectuées dans les garrigues provençales.

Il est d'ailleurs remarquable de constater, et ceci est un fait d'observation indiscutable, que des régions méditerranéennes au Cap, nous trouvons d'octobre à mars des migrateurs paléarctiques dans la plupart des milieux *quelle que soit leur productivité biologique au moment du séjour des migrants*. Dans le biome méditerranéen caractérisé par une série d'éléments bioclimatiques favorables comme nous l'avons vu, mais qui est loin d'avoir une forte production biologique, d'importants contingents de migrants trouvent la table garnie. La plupart des milieux africains situés au sud du Sahara hébergent également pendant l'hiver boréal des migrants eurasiens, que ce soient les savanes sahéliennes dont certaines se trouvent à ce moment à leur stade le plus précaire en raison de la saison sèche qui dégrade les écosystèmes ou les régions les plus australes de l'Afrique qui sont au contraire à leur stade optimal.

Tout se passe comme si l'avifaune migratrice paléarctique qui se répand à peu près pour moitié dans ces deux grandes régions d'hivernage que sont le Bassin méditerranéen et l'Afrique tropicale n'avaient pas, au cours de l'évolution des migrations, éprouvé de difficultés majeures pour se superposer aux avifaunes indigènes. Aucun milieu n'a catégoriquement refusé les migrants, si ce n'est la grande forêt ombrophile équatoriale, mais pour des raisons encore obscures certainement pas liées au facteur alimentaire. Peut-être l'aspect étrange de ce milieu et l'ombre qui y règne en permanence rebutent-ils les oiseaux qui n'y sont pas spécialement adaptés (Moreau, 1966) ?

RESUME

Cette étude a pour but d'élucider la causalité et le fonctionnement écologique des mouvements d'oiseaux migrants dans un échantillon du midi méditerranéen français. L'idée générale qui a présidé à ce travail est que dans tous les écosystèmes soumis à une périodicité climatique, il existe à certaines saisons des ressources alimentaires dépassant les besoins des oiseaux sédentaires et que les migrants peuvent exploiter. D'où ce balancement périodique d'une gigantesque population flottante qui oscille au

rythme des saisons entre les « territoires d'hivernage » et les « zones de reproduction » (fig. 1). Les espèces qui furent dénombrées ont été classées en 4 catégories phénologiques en fonction de la nature de leurs mouvements migratoires : *migrateurs au long cours* (I), *estivants nicheurs* (II), *sédentaires* (III) et *hivernants* (IV). Par ailleurs, on a établi une classification trophique dans le but de préciser la nature des adaptations alimentaires de l'avifaune dans le contexte de l'évolution saisonnière de certains facteurs écologiques du milieu. Le cycle annuel a été divisé en 6 saisons (*Prévernale, vernale, estivale, automnale, préhivernale et hivernale*), chacune étant caractérisée par la présence dominante de la catégorie phénologique correspondante.

Toutes les données quantitatives ont été recueillies sur une parcelle expérimentale de 28 ha située dans une garrigue méditerranéenne, à l'aide de deux méthodes de dénombrement : la méthode *absolue* des *plans quadrillés* et la méthode *relative* des *itinéraires-échantillons*.

La densité moyenne des oiseaux nicheurs est de 22 couples/10 ha que se partagent 4 espèces. Cette faible densité provient du manque de diversité de l'avifaune dans ce milieu spécialisé qui offre peu de niches de reproduction.

La courbe d'abondance de l'avifaune sur le cycle annuel révèle qu'à un déficit estival prononcé de l'avifaune fait suite un maximum internuptial très accusé. Tant en quantité qu'en diversité l'avifaune hivernale est bien plus riche que l'avifaune estivale. Il semble donc à première vue que le milieu soit plus productif en hiver qu'en été, ce qui n'est en fait qu'une apparence (fig. 2).

La classification des espèces suivant un critère de *constance* a permis de constater que parmi le cortège d'espèces présentes, un petit nombre seulement sont régulièrement représentées. Ce sont elles qui sont les plus caractéristiques de l'avifaune à chaque saison (Tab. III). Les espèces constantes appartiennent toujours à la catégorie phénologique qui caractérise la saison. Plus la *diversité* de l'avifaune est grande, moins il y a d'espèces constantes, ce qui confirme bien le rôle prépondérant de ces dernières.

Quand les résultats sont exprimés sous forme de biomasse, les courbes fournissent une image plus fidèle des fluctuations d'abondance de l'avifaune car l'impact d'un oiseau est fonction de son poids (fig. 6). L'analyse des variations saisonnières de biomasse révèle que non seulement il y a plus d'oiseaux en hiver qu'en été mais que ces oiseaux « pèsent » davantage sur le milieu car ils sont en moyenne plus gros. De même, le *coefficient de variation pondérale* montre que l'avifaune hivernale est bien plus diversifiée que lorsqu'on ne retient que la seule diversité spécifique.

Sur le plan trophique, deux catégories de consommateurs sont représentées : les *insectivores* recherchant leur nourriture surtout

dans les buissons et les *polyphages* mangeant sur le sol. Les estivant nicheurs sont exclusivement insectivores, les sédentaires sont surtout insectivores bien que leur régime soit sans doute plus varié en hiver et les hivernants sont presque tous polyphages (fig. 7).

L'explication du mécanisme écologique de la coexistence ou du remplacement de ces avifaunes a nécessité au préalable des études sur le *climat*, les *périodes d'activité végétale* et les *fluctuations d'abondance des invertébrés* sur le cycle annuel (fig. 9).

a) L'avifaune estivale est plus pauvre que l'avifaune hivernale non pas parce qu'il y a moins de nourriture en été qu'en hiver, mais parce que la densité est limitée en été par d'autres facteurs directement liés aux fonctions de la reproduction.

b) L'implantation des hivernants est possible grâce à un faisceau d'éléments bioclimatiques favorables. La niche alimentaire qu'ils exploitent n'est occupée que par eux, les sédentaires étant adaptés à une autre niche.

c) Les estivants nicheurs arrivent en mars et repartent en septembre parce qu'ils occupent une niche alimentaire saisonnière. Les insectes qu'ils consomment présentent un maximum d'abondance printanier et estival consécutif à l'activité végétale printanière.

d) Les sédentaires ne quittent jamais ce milieu parce qu'ils sont adaptés à une niche de nourriture dont les fluctuations de productivité sur le cycle annuel sont nettement moins prononcées que celles des autres niches. Leur densité n'est jamais limitée par le facteur alimentaire mais par les contraintes éco-éthologiques liées à la reproduction.

Les modalités d'implantation des migrateurs dans leurs quartiers d'hiver mettent en jeu tous les éléments constitutifs de la niche des espèces. Les oiseaux migrent pour trouver ailleurs une nourriture que leur patrie leur refuse en hiver. Mais le facteur alimentaire est rarement celui dont les limites de tolérance sont atteintes les premières. Il est peu probable que la superposition des oiseaux migrateurs aux avifaunes sédentaires se soit faite au prix d'une grande compétition, l'impact trophique des oiseaux dans les communautés, surtout celui des oiseaux insectivores, étant toujours faible par rapport à celui de nombreux autres groupes zoologiques.

SUMMARY

This study tries to explain the causality of movements of migratory birds in relation to ecological factors in an area of french mediterranean *macchia* (garrigue). The basic premise underlying the work is that in ecosystems showing seasonal periodicity, there are food surpluses at certain times of the year which are not used by sedentary birds, which can be exploited

by migratory species. This results in a seasonal migration between "winter quarters" and "breeding areas" (fig. 1). The species studied were classified into 4 phenological categories according to migratory movements: long-distance migrants (I), summer breeders (II), sedentary species (III) and wintering species (IV). In addition a trophic classification was made in order to understand changes in feeding habits with season. The annual cycle was divided into 6 seasons (early spring, spring, summer, autumn, late autumn and winter), each season being characterized by the dominance of different groupings of the avifauna.

The quantitative data were collected from an experimental plot of 28 Ha (ca 69 acres). Two census methods were used: an absolute method of census plots and a relative one of line-transects.

The low average density of four breeding species of 22 pairs/10 Ha seems attributable to low habitat diversity and consequent small number of breeding "niches".

Bird species were classified according to "constance" (that is the percentage of the total observations in which each species was recorded) and the implication of species frequency and diversity discussed.

During the annual cycle, a summer low in abundance is followed by an internuptial "high". Bird populations in winter are richer than summer populations in numbers, species diversity and total biomass (fig. 6).

Two kind of consumers were recognised: insectivorous species which find their food mainly in bushes and polyphagous species feeding on the ground. Summer breeders are exclusively insectivorous, sedentary species mainly insectivorous (although their winter diet appears to be more varied), whilst the winter birds are almost all polyphagous (fig. 7).

The role of ecological factors (seasonal climatic changes, periodicity of primary production and invertebrate abundance) on the coexistence or seasonal replacement of bird populations are examined (fig. 9). Important points to be noted are:

a) the summer bird fauna is poorer than winter one. This is not due to differences in food supply but is referable to breeding factors acting in the summer months.

b) the occurrence of wintering birds is attributable to a set of favourable bioclimatic conditions. The food niche of wintering birds is never occupied by other birds, the feeding habits of sedentary species being completely different.

c) the summer breeders, which arrive in March and leave in September, feed on insects populations which have spring and summer abundance peaks.

d) the food source of sedentary birds does not undergo large seasonal fluctuation. The density of these birds is never limited by food supply but by eco-ethological factors linked to breeding.

BIBLIOGRAPHIE

- BLONDEL, J. (1965). — Etude des populations d'oiseaux dans une garrigue méditerranéenne : description du milieu, de la méthode de travail et exposé des premiers résultats obtenus à la période de reproduction. *La Terre et la Vie* 1965 : 311-341.
- BLONDEL, J. (1966). — Le cycle annuel des Passereaux en Camargue. *La Terre et la Vie* 1966 : 271-294.
- BLONDEL, J. (1969 a). — *Synécologie des Passereaux résidents et migrateurs dans un échantillon de la région méditerranéenne française*. Centre Régional de Documentation Pédagogique, 55, rue Sylvabelle, Marseille. 239 pp.
- BLONDEL, J. (1969 b). — Méthodes de dénombrement des populations d'oiseaux. In LAMOTTE et BOURLIÈRE : *Problèmes d'Ecologie : l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres* : 97-151. Paris, Masson.
- BOURLIÈRE, F. (1961). — Symposium sur les déplacements saisonniers des animaux. Introduction. *Revue Suisse de Zoologie*, 68 : 139-143.
- FERRY, C. (1960). — L'avifaune d'un taillis sous futaie de *Querceto-carpinetum scilletsom*. *Alauda*, 27 : 93-123.
- FERRY, C. et FROCHOT, B. (1958). — Une méthode pour dénombrer les oiseaux nicheurs. *La Terre et la Vie*, 1958 : 85-102.
- FERRY, C. et FROCHOT, B. (1968). — Recherches sur l'écologie des oiseaux forestiers en Bourgogne. *Alauda*, 36 : 63-82.
- GIBB, J.A. (1961). — Bird populations. In *Biology and comparative physiology of Birds*, vol. II : 413-446. Mashall Ed. New York et London : Academic Press.
- GLUTZ von BLOTZHEIM, U.N. Ed. (1962). — *Die Brutvögel der Schweiz*. Verlag Aargauer Tagblatt A.G. Aarau.
- LACK, D. (1954). — *The natural regulation of animal numbers*. Oxford, Clarendon Press.
- LACK, D. (1966). — *Population studies of birds*. Oxford, University Press.
- MOREAU, R.E. (1952). — The place of Africa in the Palaearctic migration system. *J. Anim. Ecol.*, 21 : 250-271.
- MOREAU, R.E. (1966). — *The bird faunas of Africa and its islands*. London et New York : Academic Press.
- MOREL, G. (1968). — *Contribution à la synécologie des oiseaux du Sahel sénégalais*. Mémoires O.R.S.T.O.M. N° 29, Paris. 179 pp.
- NORDSTRÖM, G. (1953). — (Results of the census work on the birds breeding in three different forests during five years) *Ornis Fennica*, 30 : 56-57.
- PALMGREN, P. (1930). — Quantitative Untersuchungen über die Vogelfauna in den Wäldern Südfinnlands, mit besonderer Berücksichtigung Alands. *Acta Zool. Fenn.*, 7 : 1-218.
- TURCEK, F.J. (1951). — (On the stratification of the avian population of the *Querceto-carpinetum* forest community in southern Slovakia). *Sylvia*, 13 : 71-86.
- WELTY, J.C. (1962). — *The life of Birds*, Philadelphia & London : Saunders.

Adresse de l'auteur :

Station Biologique de La Tour-du-Valat, par Le Sambuc - 13.

ANNEXE

Statut phénologique, Position trophique (I = Insectivores, P = Polyphages, G = Granivores), Strate de recherche de nourriture (B = Buissons, S = Sol), Biomasse brute (en gr.), Biomasse consommante (en gr.) des espèces constantes et accessoires dénombrées sur l'itinéraire-échantillon de la garrigue de Santa-Fé.

Nom français	Nom latin	Statut phénologique saisonnier						Position trophique	Strate de recherche de nourrit.	Biomasse brute	Biomasse consommante
		PV	V	E	A	PH	H				
Mésange charbonnière	<i>Parus major</i>	III	III	III	III	III	III	P-I-P	B	17,0	7,3
Mésange bleue	<i>Parus coeruleus</i> ...	IV			IV	IV	IV	I	B	11,0	5,3
Troglodyte	<i>Troglodytes troglod.</i>	IV	IV			IV	IV	P	S	8,5	4,5
Grive musicienne ..	<i>Turdus philomelos.</i>	IV	IV		IV	IV	IV	P	S	71,0	19,7
Merle noir	<i>Turdus merula</i>	IV	IV		IV	IV	IV	P	S	87,7	22,8
Rouge queue à fr. bl.	<i>Phoenicurus phoen.</i>		I		I	I		I	S	14,8	6,6
Rossignol	<i>Luscinia megarhync.</i>		II	II	II			I	S	20,3	8,2
Rouge-gorge	<i>Erithacus rubecula</i> .	IV	IV		IV	IV	IV	P	S	18,0	7,5
Fauvette à tête noir.	<i>Sylvia atricapilla</i> ..	IV	IV				IV	I	B	18,7	7,7
Fauvette mélanoc. ..	<i>Sylvia melanoceph.</i>	III	III	III	III	III	III	I	B	12,5	5,8
Fauvette passerin. ..	<i>Sylvia cantillans</i> ..	II	II	II	II	II		I	B	10,3	5,1
Fauvette pitchou. ..	<i>Sylvia undata</i>	III	III	III	III	III	III	I	B	8,8	4,6
Pouillot chancre ..	<i>Phylloscopus trochil.</i>	I	I		I	I		I	B	9,3	4,8
Pouillot véloce	<i>Phylloscopus collybi</i>	IV	IV		IV	IV	IV	I	B	7,8	4,3
Pouillot de Bonelli.	<i>Phylloscopus bonelli</i>		I	I	I			I	B	8,2	4,4
Roitelet triple-band.	<i>Regulus ignicapillus</i>	IV	IV		IV	IV	IV	I	B	5,3	3,2
Accenteur mouchet.	<i>Prunella modularis</i>	IV	IV		IV	IV	IV	P	S	19,5	8,0
Pipit des prés	<i>Anthus pratensis</i> ..	IV	IV			IV	IV	I	S	18,4	7,7
Pipit spioncelle ...	<i>Anthus spinoletta</i> ..	IV	IV			IV	IV	P	S	24,1	9,3
Pinson des arbres .	<i>Fringilla coelebs</i> ...	IV	IV			IV	IV	G	S	21,9	8,7
Bruant des roseaux	<i>Emberiza schoenicl.</i>					IV	IV	G	S	18,0	7,5
Moineau friquet ...	<i>Passer montanus</i> ..	IV			IV	IV	IV	G	S	21,1	8,4