



L'infiltration des oiseaux forestiers dans les milieux buissonnants de Corse

Jean-Louis Martin

► To cite this version:

Jean-Louis Martin. L'infiltration des oiseaux forestiers dans les milieux buissonnants de Corse. *Revue d'Écologie*, 1982, 36 (3), pp.397-419. hal-03529281

HAL Id: hal-03529281

<https://hal.science/hal-03529281>

Submitted on 17 Jan 2022

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

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

L'INFILTRATION DES OISEAUX FORESTIERS DANS LES MILIEUX BUISSONNANTS DE CORSE

Jean-Louis MARTIN

*Centre d'Etudes Phytosociologiques
et Ecologiques Louis-Emberger, CNRS, Montpellier **

Nous nous proposons, à l'aide du matériel récolté depuis plus de dix ans par J. Blondel et ses collaborateurs, de contribuer dans cet article aux recherches effectuées à ce jour sur les caractères d'insularité de l'avifaune corse (Blondel et Frochot, 1976 ; Ferry *et al.*, 1976 ; Blondel, 1979, 1981 ; Blondel et Isenmann, 1979 ; Blondel *et al.*, 1980 ; Michelland, 1980 ; Martin, 1980).

Notre but est de comparer des peuplements de biotopes corses à des peuplements de biotopes homologues du continent. Nous suivrons pour cela la démarche adoptée par Blondel (1981) dans son étude sur la structure et la dynamique des peuplements d'oiseaux dans les milieux méditerranéens. Une série de milieux allant de la pelouse à la forêt nous servira de fil conducteur. Elle se distingue essentiellement de la série étudiée par Blondel par le nombre de classes (5 contre 7) et par l'exclusion des biotopes herbacés de la plaine de Crau jugés par trop particuliers. La réduction du nombre de classes est due au fait que nous ne distinguons que deux classes de milieux intermédiaires (garrigue ou maquis bas et haut) alors que Blondel en distinguait quatre (très bas, bas, haut, et très haut). Cela permet d'avoir une représentation plus équilibrée des trois grands types de milieux (herbacé, buissonnant et forestier) mais présente l'inconvénient d'une information moins précise quant à la distribution des espèces dans les milieux buissonnants.

Si nos résultats confirment les résultats généraux trouvés par J. Blondel, ils les éclairent toutefois d'une manière un peu différente et complémentaire en accordant un rôle prépondérant à la distribution des espèces forestières en milieu insulaire comme nous allons le montrer dans les pages qui vont suivre.

(*) Adresse : B.P. 5051, F 34033, Montpellier-Cedex.

I. PRESENTATION DES DEUX SERIES DE BIOTOPES

Nous disposons de données provenant de Corse et de cinq secteurs géographiques du continent. Ces derniers sont tous situés à l'intérieur d'une zone de référence de superficie et de caractéristiques physiographiques similaires à celles de la Corse (Martin, 1980). Cette zone de référence comprend six massifs montagneux formant la frange occidentale de l'arc alpin, du Vercors aux Alpilles, ainsi que les plaines qui les séparent de la mer. Les altitudes s'y échelonnent entre 0 et 2700 m. En Corse l'altitude maximale est de 2770 m (Fig. 1).

Les 5 types de milieux de l'« univers écologique » que nous avons choisi d'étudier se distribuent le long d'un gradient allant

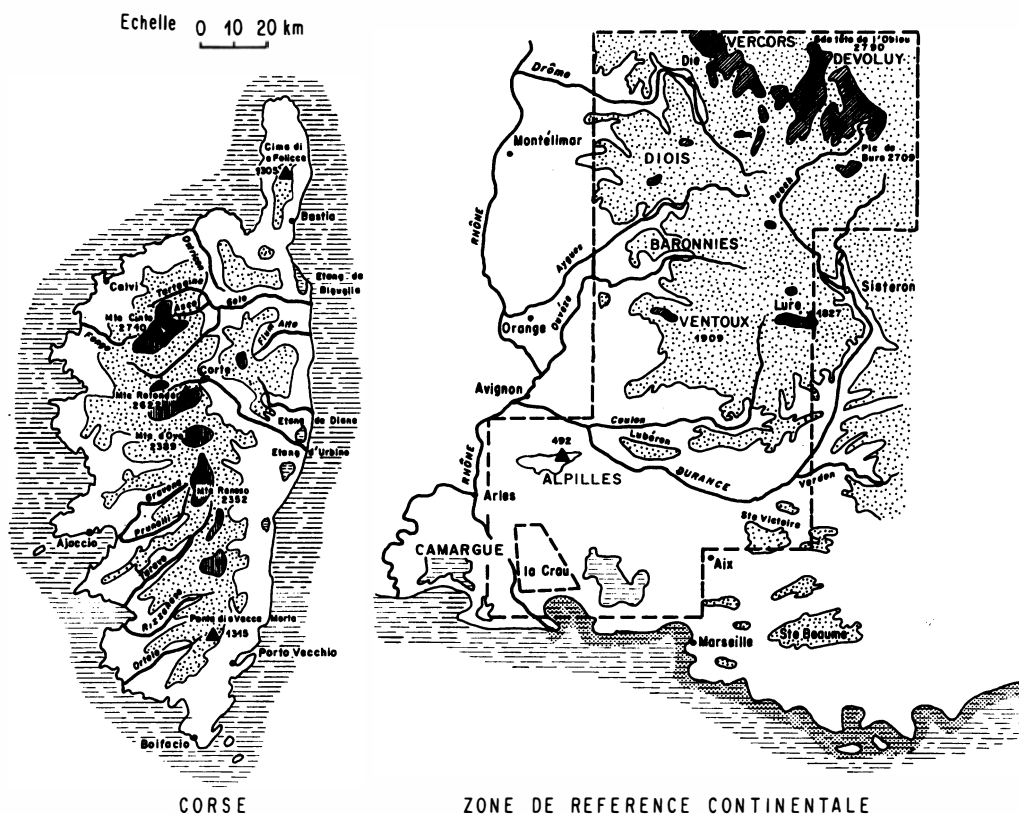


TABLEAU I
Caractéristiques des deux séries de biotopes.

N = nombre de relevés.

Code	Gradient de biotopes	CORSE				CONTINENT			
		N	Toit de la végétation (mètres)	Espèce végétale dominante	Altitude (mètres)	N	Toit de la végétation (mètres)	Espèce végétale dominante	Altitude
1	Pelouse	8	< 1	<i>Asphodelus aestivus</i>	700-750	7	< 1	—	1 600-1 800
2	Garrigue/maquis bas .	17	1	<i>Arbutus unedo</i> , <i>Erica arborea</i>	100-150	20	1	<i>Quercus coccifera</i>	100-200
3	Garrigue/maquis haut	39	2-4	<i>Arbutus unedo</i>	50-100	134	2-4	<i>Quercus ilex</i> , <i>Quercus coccifera</i>	50-350
4	Taillis	24	9-14	<i>Quercus ilex</i>	500-700	23	7-12	<i>Quercus ilex</i>	150-450
5	Futaie feuillue	20	18	<i>Fagus sylvatica</i>	1 200	19	14-20	<i>Fagus sylvatica</i>	500-1 300
6	Futaie de pins	34	28-35	<i>Pinus laricio</i>	1 000-1 200	40	8-12	<i>Pinus uncinata</i> , <i>Pinus sylvestris</i>	1 000-1 650

dans le sens d'une complexification croissante de la structure du biotope. Ce sont : la pelouse, le maquis bas et son homologue continental la garrigue basse, le maquis haut et son homologue continental la garrigue haute, le taillis et la futaie feuillue. L'échantillon corse nous a servi de point de départ, et nous nous sommes efforcés de trouver dans l'échantillon continental des biotopes comparables aux biotopes corses, tant du point de vue de la structure de la végétation que de la nature des espèces végétales dominantes et de la situation topographique (Tableau I). Les 5 termes de chaque série peuvent être présentés sous la forme d'une « succession de structures » formée des quatre premiers stades de la série du Chêne vert, auxquels vient s'ajouter la futaie de Hêtre. La futaie de Pin vient les compléter dans l'analyse des différences de diversité, mais elle est à considérer indépendamment du gradient. Un aspect de chacun des biotopes corses représentés sur la figure 2.

La technique d'échantillonnage qui fut utilisée est celle des échantillonnages fréquentiels progressifs ou E.F.P. Cette méthode, basée sur des points d'écoute de 20 mn, fut mise au point et décrite par Blondel (1975). Il a fallu veiller à ce que chaque échantillon contienne un nombre suffisant de relevés (points d'écoute de 20 mn). Là encore les échantillons corses servirent de référence (voir Tableau I). Le biotope le moins échantillonné est la pelouse continentale avec 7 relevés, le plus échantillonné la garrigue haute avec 134 relevés. A l'exception du couple garrigue haute/maquis haut, chaque paire de biotopes est représentée par deux échantillons comportant un nombre comparable de relevés. Un examen critique du Tableau I nous montre que la similitude entre les biotopes de la première paire, les pelouses, est assez moyenne. Il existe une différence assez importante entre les altitudes auxquelles ont été effectués les relevés. Le fait que les espèces végétales n'aient pas été notées sur le continent introduit une incertitude supplémentaire. Dans la deuxième paire, maquis et garrigues bas, l'homologie est assez bonne mais la différence existant entre les roches mères, cristallines en Corse, calcaires sur le continent, peut paraître gênante. S'il nous semble, à la suite de Blondel et Frochot (1976) et de Blondel (1981), que la structure de ces deux types de biotopes est comparable du point de vue de l'oiseau, nous pensons toutefois que ces différences sont susceptibles d'expliquer une partie des aspects originaux des peuplements corses. La même remarque vaut pour les garrigues et maquis hauts. La similitude entre les deux taillis est bonne. Il n'existe qu'une légère différence entre les altitudes d'échantillonnage. Pour les forêts feuillues l'homologie est également bonne. Dans le cas des pineraies la ressemblance n'est que très moyenne.

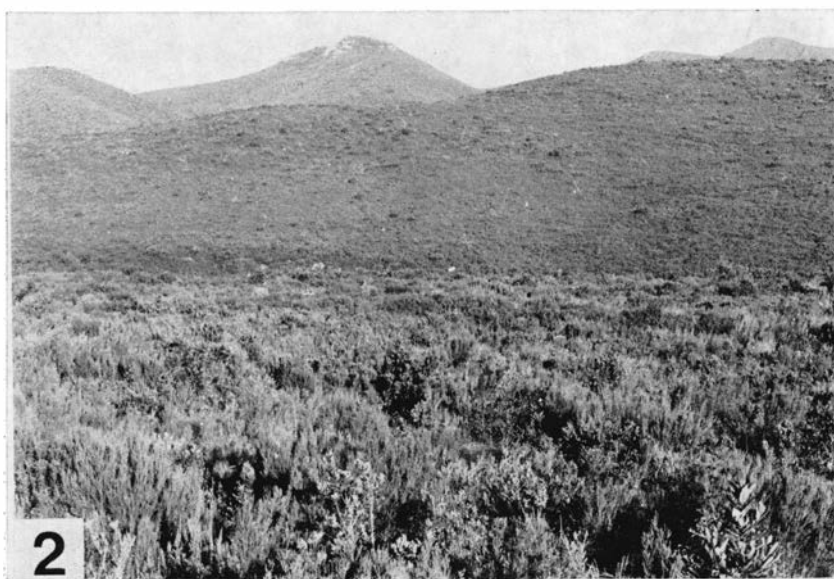
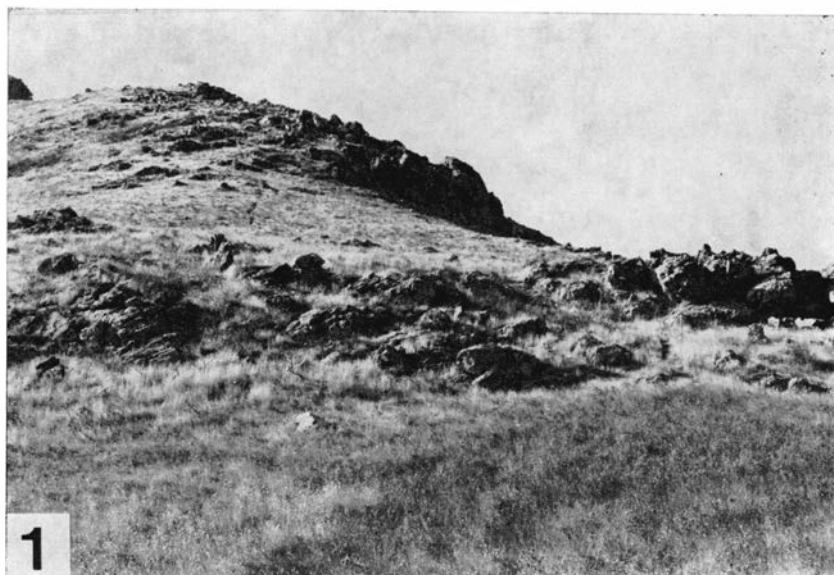


Figure 2. — Les biotopes corses étudiés : (1) pelouse, Corte, altitude 700 m environ, (2) maquis bas, vallée du Fango, altitude 200 m environ.

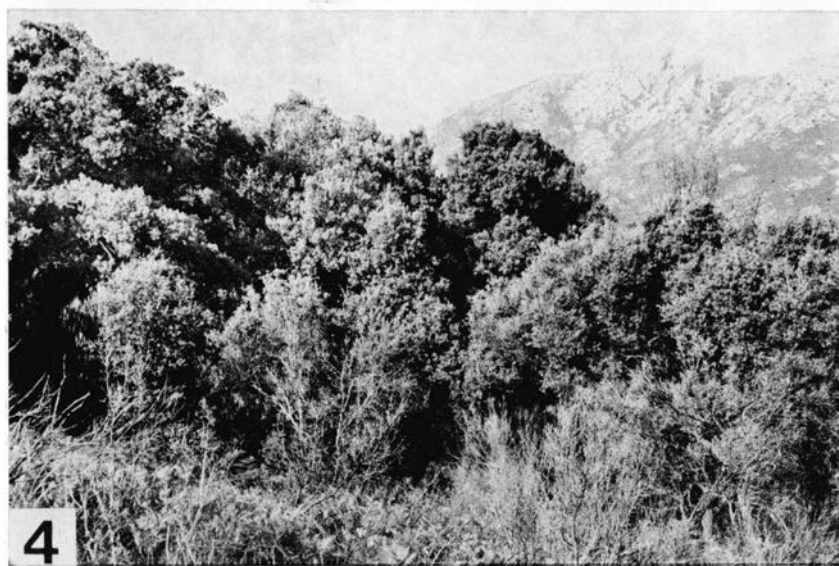


Figure 2 (suite). — Les biotopes corses étudiés : (3) maquis haut, vallée du Fango, altitude 300 m environ, (4) taillis de chênes verts, vallée du Fango, altitude 500 m environ.

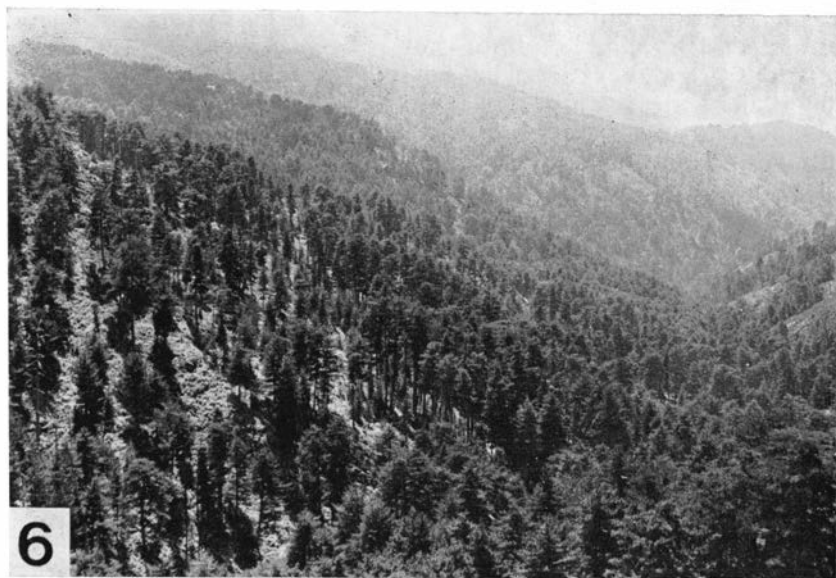
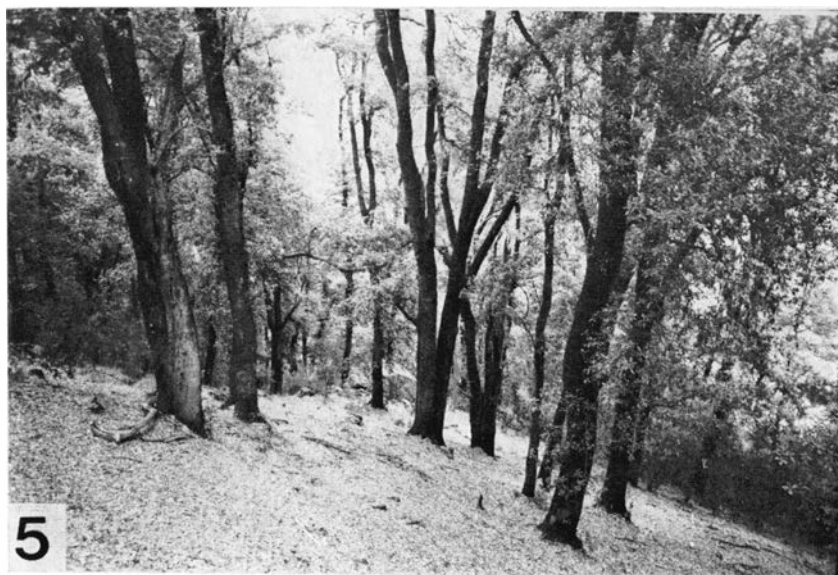


Figure 2 (fin). — Les biotopes corses étudiés : (5) futaie de chênes verts, vallée du Fango, altitude 500 m environ, (6) pineraie de Pins Laricio, Aitone, altitude 1 000 m environ.

II. LES RESULTATS

1. L'APPAUVRISSMENT EN ESPÈCES

84 espèces ont été rencontrées dans l'ensemble des 311 relevés effectués. 74 l'ont été sur le continent et 49 en Corse. Parmi ces 49 espèces il y en a 10 qui n'ont pas été observées dans les biotopes continentaux, dont une seule, la Fauvette sardè (*Sylvia sarda*) ne niche pas sur le continent. L'échantillonnage continental possède, quant à lui, 35 espèces absentes de l'échantillonnage corse. 23 d'entre elles ne nichent pas sur l'île (voir Yeatman, 1976 ; Thibault, 1979 ; Martin, 1980). Les 12 autres nichent en Corse mais n'y ont pas été rencontrées au cours des relevés. Le nombre d'espèces nicheuses possibles non contactées est donc comparable dans les deux situations (10 et 12). La différence entre le nombre total d'espèces notées en Corse et sur le continent (49 et 74) peut ainsi être considérée comme une bonne approximation, pour ces cinq biotopes, de l'appauvrissement en espèces caractéristique des communautés insulaires (voir MacArthur et Wilson, 1967, pour une discussion générale). Cet appauvrissement est ici de l'ordre de 30 % ($25/74 = 0.33$), ce qui est très proche de la valeur qui a été trouvée pour l'ensemble de l'avifaune corse, à savoir entre 27 et 31 % (Blondel et Frochot, 1976 ; Martin, 1980).

Comment cet appauvrissement se répercute-t-il sur la richesse en espèces des biotopes du gradient ? La richesse totale d'un peuplement s'estime par le nombre total d'espèces observé au dernier relevé (N^{ième} relevé) : c'est la richesse totale observée, S_N. Celle-ci dépend donc de la taille de l'échantillon et seules des richesses correspondant à une même pression d'observation, estimée par la pente entre les relevés N et N-1 de la courbe de la richesse cumulée (Ferry, 1976), pourront être comparées. L'analyse des courbes présentées sur la figure 2 nous montre que la pelouse étudiée en Corse possède manifestement plus d'espèces que la pelouse continentale. Dans les milieux intermédiaires (garrigues/maquis) la courbe corse demeure au-dessus de la courbe continentale. Ce n'est qu'à partir des taillis que les peuplements corses sont nettement appauvris en espèces par rapport à leurs homologues continentaux. L'appauvrissement global observé en Corse se répercute donc de façon très inégale sur les cinq peuplements étudiés. Pourquoi ? C'est ce que nous allons essayer d'éclaircir à la lumière des résultats présentés dans les paragraphes suivants.

2. DEGRÉS DE SIMILITUDE EXISTANT ENTRE LES PEUPELEMENTS ÉTUDIÉS

L'indice de diversité de Shannon corrigé (1) pour pallier les différences de taille des échantillons (Hutcheson, 1970) a été utilisé

1) $H'_{cor} = H'_{\alpha} + f(N)$ avec $H'_{\alpha} = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$ où p_i est la proportion de l'espèce i et $f(N) = (S - 1)/2N - (1 - p_1^{-1})/12N^2 - (p_1^{-1} - p_1^{-2})/12N^3$.

pour estimer les degrés de similitude entre les différents peuplements. Nous avons calculé pour cela l'indice de similitude bêta, $H'_6 = H'_{1,2} - 0.5 (H'_1 + H'_2)$ où H'_1 et H'_2 sont les indices de diversité corrigés des échantillons 1 et 2, $H'_{1,2}$ étant celui de l'ensemble des relevés des échantillons 1 et 2. H'_6 est nul quand les deux peuplements sont identiques et sa valeur maximale théorique est de 1. Les valeurs qu'il prend dans les biotopes étudiés sont données sur le Tableau II. L'information contenue dans cette matrice peut être représentée en coordonnées polaires, selon une technique décrite par Whittaker (1975). Les « distances relatives » existant entre les différents échantillons sont projetées sur deux axes. Nous avons déterminé le premier axe à l'aide de la paire de biotopes présentant la plus grande différence de diversité. Le deuxième axe a été déterminé par les deux peuplements, l'un corse, l'autre continental, dont la différence de diversité dans la matrice était la moins bien décrite par l'axe 1. Les pelouses n'ont pas été prises en compte dans ce choix en raison du faible nombre de relevés disponibles. Leur position a été, de ce fait, donnée entre parenthèses sur la figure 4. Sur cette figure les peuplements corses et continentaux sont distribués le long de deux vecteurs allant des milieux bas vers les milieux hauts. Le gradient de structure de la végétation que nous avons retenu trouve ainsi son expression à l'échelle des peuplements d'oiseaux. Mais les biotopes continentaux sont plus dispersés que leurs homologues insulaires. De plus, la « distance » séparant les milieux homologues décroît en allant des milieux ligneux bas vers les milieux ligneux hauts, pour devenir presque nulle dans les milieux forestiers. La figure 3 illustre ainsi l'évolution de la différence existant entre les peuplements du gradient de végétation corse et ceux de son homologue continental. Elle souligne une moins grande dispersion des peuplements corses le long du gradient (plus grande ressemblance entre les différents peuplements corses) et leurs affinités avec les peuplements forestiers du continent (distances relatives plus faibles entre les biotopes corses et les biotopes forestiers continentaux que celles observées entre biotopes homologues). Les maquis ont ainsi une affinité avec les milieux forestiers (taillis et futaies) que les garrigues n'ont pas. Comment cela se retrouve-t-il dans la composition en espèces et leur distribution dans les différents biotopes ?

3. DISTRIBUTION DE FRÉQUENCES ET RÉPARTITION COMPARÉE DES ESPÈCES DANS LES 5 BIOTOPES

La distribution des espèces de chaque peuplement à l'intérieur de dix classes de fréquences centésimales (FC) est représentée sur la figure 5. Nous constatons que dans les peuplements des milieux ligneux corses (des maquis aux futaies) la proportion d'espèces ayant une fréquence centésimale inférieure à 0,5 est bien plus proche de la proportion d'espèces à fréquence centési-

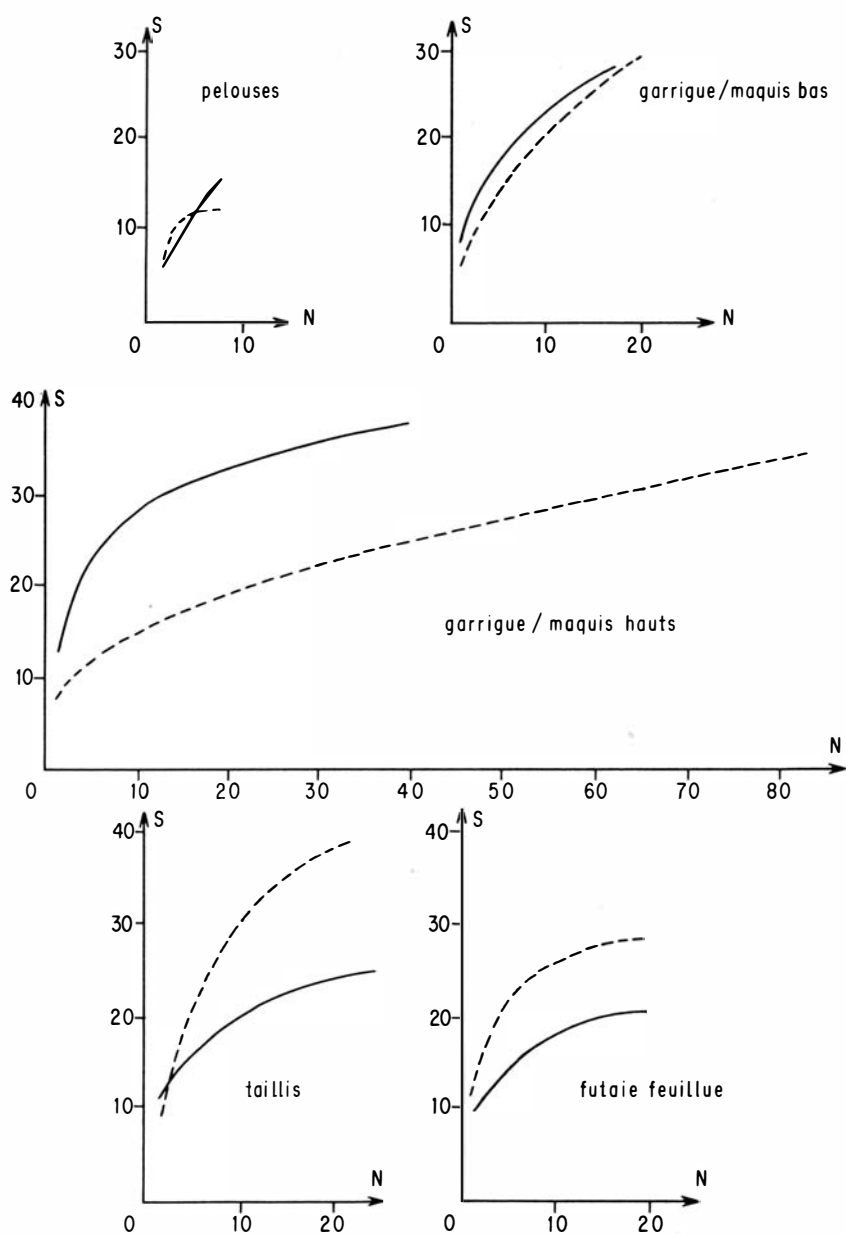


Figure 3. — Courbes cumulatives de la richesse totale dans les cinq premières paires de biotopes. Traits plein = courbes corses, tiretés = courbes continentales.
S = nombre total d'espèces, N = nombre de relevés.

TABLEAU II

Matrice des différences de diversité pour les douze peuplements sélectionnés.

Les chiffres 1 à 6 représentent le gradient continental, des pelouses aux forêts ; les symboles de 1 * à 6 * se réfèrent au gradient corse. Les seuils de probabilité sont ainsi exprimés :

A = non significatif ; B = non significatif ; C = * ; D = ** et E = ***.

	1*	1	2*	2	3*	3	4*	4	5*	5	6*
1	0.51A										
2*	0.46D	0.82F									
2	0.61E	0.70E	0.52A								
3*	0.50E	0.80E	0.07D	0.53B							
3	0.80A	0.92A	0.64E	0.36E	0.66E						
4*	0.72C	0.96E	0.40B	0.77D	0.20E	0.82E					
4	0.76E	0.94E	0.49E	0.45D	0.36A	0.41E	0.42E				
5*	0.69E	0.88D	0.49E	0.83E	0.32E	0.85D	0.13C	0.55E			
5	0.77E	0.85E	0.56C	0.84A	0.40A	0.86E	0.24E	0.52C	0.21E		
6*	0.76D	0.86E	0.55A	0.33A	0.42E	0.90E	0.29C	0.59E	0.20E	0.35D	
6	0.82E	0.78E	0.60A	0.83A	0.44C	0.90E	0.34E	0.55D	0.29E	0.18A	0.35B

male supérieure à 0,5 que sur le continent. La distribution des fréquences dans les biotopes ligneux corses se rapproche ainsi de celle observée pour le peuplement de la futaie feuillue continentale (voir fig. 5). Cela s'explique par une augmentation, dans les maquis et taillis corses, en proportion et en valeur réelle, du nombre d'espèces dans les classes de fréquences élevées (1), et par une diminution, en proportion et en valeur réelle, du nombre d'espèces peu fréquentes (voir fig. 5). Cela constitue une confirmation de l'appauvrissement des communautés insulaires par perte des espèces rares (MacArthur et Wilson, 1967). Dans le cas de la garrigue haute il faut toutefois remarquer que la forte proportion d'espèces à très faible fréquence d'observation est très certainement exagérée par le plus grand nombre de relevés (134) effectués dans ce biotope. Un plus grand nombre d'espèces rares ou accidentelles aura ainsi pu être observé. Dans le cas des pelouses c'est le peuplement continental qui, à l'instar des peuplements appauvris de Corse, possède une distribution de fréquences plus équilibrée.

Ainsi, la similitude existant entre les distributions de fréquences des espèces des biotopes ligneux corses et celle de la futaie feuillue du continent nous aide à comprendre les observations faites en figure 3.

La place occupée par une espèce dans les cinq classes du gradient que nous étudions peut être définie par deux indices d'un

usage désormais classique (voir par ex. Blondel, 1975 et 1981 ; Blondel et Huc, 1978). Ce sont le barycentre g (Daget, 1977) et l'amplitude d'habitat AH . Pour un gradient découpé en cinq classes nous avons $g = \sum_{i=1}^5 id_i / \sum_{i=1}^5 d_i$ où d_i est la fréquence relative de l'espèce dans la classe i divisée par sa fréquence relative dans l'ensemble des relevés. L'amplitude d'habitat est égale à : $AH_5 = e^{H'}$ avec $H' = - \sum_{i=1}^5 p_i \ln p_i$, p_i étant la proportion de l'espèce dans la classe i . L'association de ces deux indices va nous permettre de comparer la « position » des espèces communes aux deux peuplements à l'intérieur du gradient écologique. Elle ne nous donnera, par contre, aucune indication quant à leur abondance ou à leur rareté dans ce gradient. Ces espèces ont été rangées par valeur barycentrique croissante dans la séquence continentale. Cela a permis de les regrouper dans cinq classes barycentriques coïncidant avec les cinq types de biotopes étudiés.

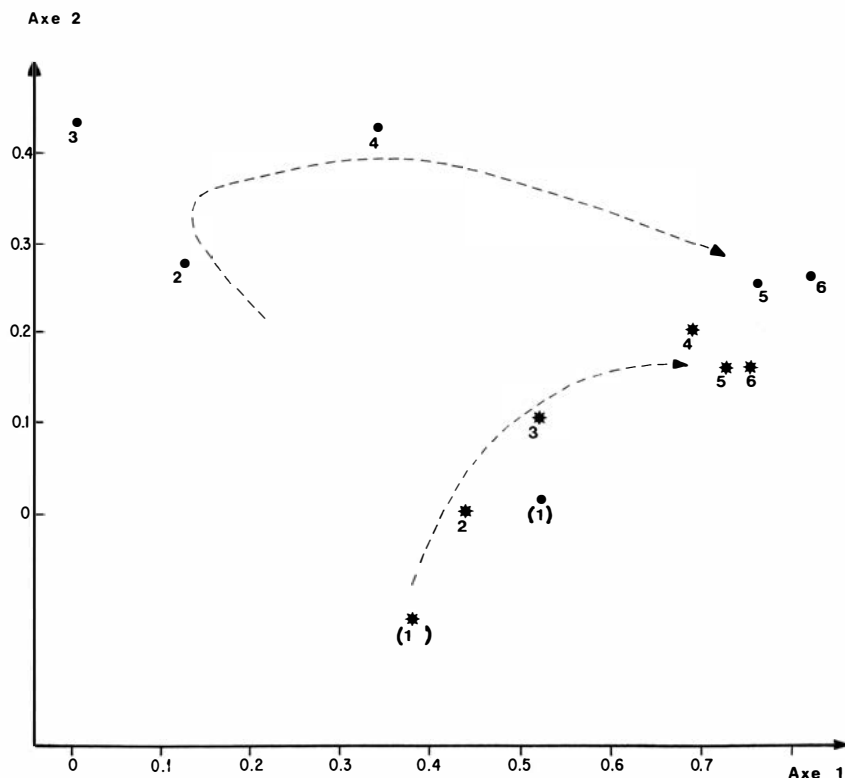


Figure 4. — Représentation en coordonnées polaires des différences de diversité existant entre les différents peuplements étudiés.

● = gradient continental, * = gradient corse, codes de 1 à 5 voir Tableau I.

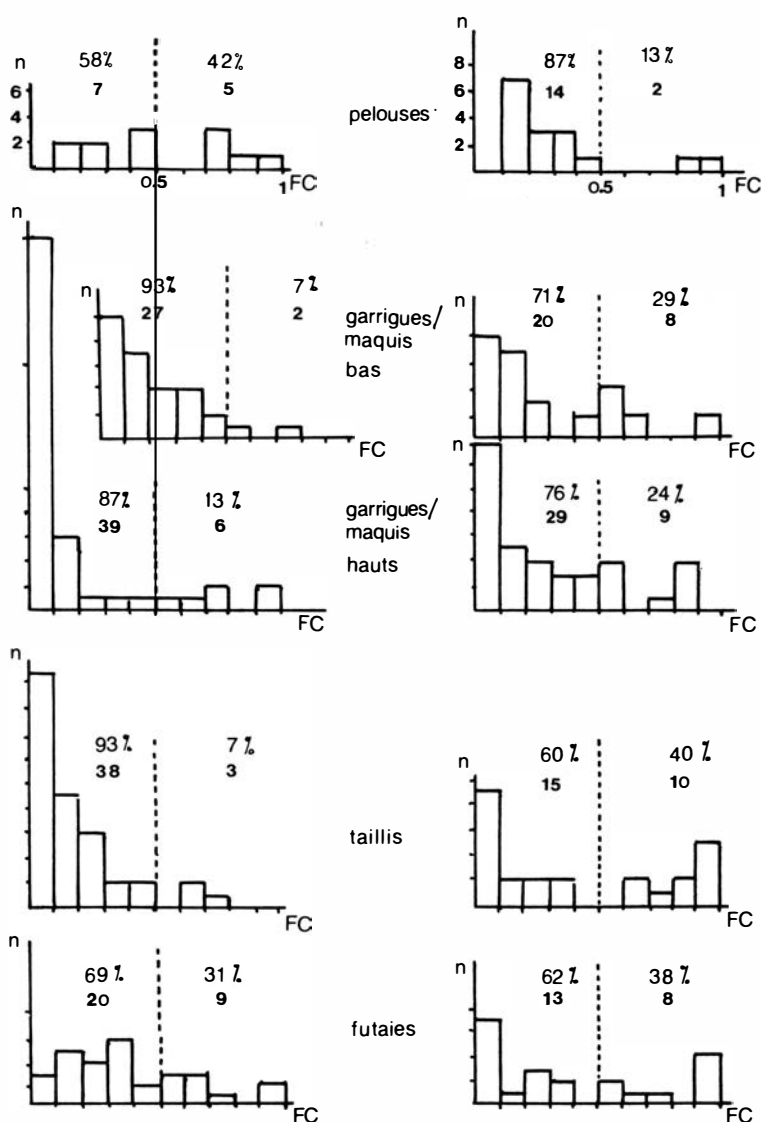


Figure 5. — Distribution des espèces de chaque biotope à l'intérieur de dix classes de Fréquences Centésimales (FC).

n = effectif de la classe, % proportion d'espèces à FC inférieure ou supérieure à 0.5, nombres = nombres d'espèces à FC supérieure ou inférieure à 0.5.

Seules pourront, en fait, être prises en considération les espèces dont la distribution dans les cinq classes est monotone, le barycentre n'ayant plus aucune signification biologique pour une espèce à distribution discontinue. 33 des 39 espèces communes aux deux échantillonnages remplissent cette condition. Le tableau III présente les cinq groupes d'espèces ainsi définis. Ce sont (1) des espèces « préférant » des milieux herbacés sur le continent,

TABLEAU III

Barycentres (g_5), amplitudes d'habitat (AH_5), et classes du gradient occupées par les espèces communes aux échantillons Corses et continentaux.

Les nombres de 1 à 5 en colonne correspondent aux groupes d'espèces définis dans le texte, ● marque la position du barycentre dans le gradient, * = espèces ayant plus de 10 % des contacts en distribution discontinue.

	Continent										Corse									
	g_5	AH_5	1	2	3	4	5	g_5	AH_5		1	2	3	4	5					
1	Alauda arvensis	1.0	1.0					1.0	1.0		1.0									
	Anthus spinoletta	1.0	1.0	●				1.0	1.0		1.0									
	Oenanthe oenanthe	1.0	1.0	●				3.0	1.0											
	Carduelis cannabina	1.3	1.8	●				1.7	2.8		●									
	Anthus campestris	1.3	1.9	●				1.3	2.1		●									
2	Prunella modularis*	1.7	1.6	●				2.7	1.9		●									
	Corvus corax*	1.8	1.6	●				2.6	3.9		●									
	Lullula arborea	1.9	2.5	●				1.7	2.9		●									
	Emberiza hortulana	2.0	1.0	●				2.0	1.0		●									
	Carduelis carduelis	2.0	1.0	●				2.5	3.3		●									
3	Serinus serinus*	2.2	2.9	●				3.0	1.0		●									
	Emberiza cirulus*	2.6	1.8	●				1.8	3.0		●									
	Alectoris rufa	2.6	2.4	●				3.0	1.0		●									
	Passer domesticus	2.7	2.8	●				3.0	1.0		●									
	Sylvia undata	2.8	2.8	●				2.3	1.9		●									
4	Sylvia cantillans	2.8	2.1	●				2.7	2.3		●									
	Sylvia melanocephala	3.1	2.4	●				2.5	2.3		●									
	Turdus viscivorus*	3.2	2.0	●				5.0	1.0											
	Luscinia megarhynchos	3.5	2.5	●				3.0	3.0		●									
	Streptopelia turtur	3.6	1.3	●				3.4	2.0		●									
5	Garurulus glandarius	3.8	3.5	●				3.9	3.8		●									
	Upupa epops*	4.0	1.0	●				1.2	2.0		●									
	Carduelis chloris	4.0	1.0	●				3.2	1.7		●									
	Corvus corone corone/cornix	4.0	1.0	●				3.4	2.4		●									
	Accipiter nisus	4.0	1.0	●				4.5	2.0		●									
6	Sylvia atricapilla	4.1	3.0	●				3.9	3.3		●									
	Parus major	4.2	2.2	●				3.1	3.4		●									
	Turdus merula	4.2	2.8	●				3.5	4.4		●									
	Aegithalos caudatus	4.2	1.7	●				3.0	2.9		●									
	Cuculus canorus	4.5	2.5	●				2.9	4.8		●									
7	Parus caeruleus	4.8	1.8	●				4.1	3.0		●									
	Erithacus rubecula	4.8	1.6	●				3.7	3.9		●									
	Fringilla coelebs	4.8	1.6	●				3.9	3.5		●									
	Troglodytes troglodytes	5.0	1.0	●				3.8	3.8		●									
	Regulus ignicapillus	5.0	1.0	●				3.7	2.4		●									
8	Parus ater	5.0	1.0	●				4.4	2.6		●									
	Certhia familiaris	5.0	1.0	●				4.9	2.0		●									
	Dendrocopos major	5.0	1.0	●				4.4	2.3		●									
	Buteo buteo	5.0	1.0	●				4.4	1.9		●									

(1) Ceci doit être mis en relation avec le phénomène de compensation de densité souligné en Corse par Blondel (1979 et 1981) et Martin (1980).

g variant de 1 à 1,5 (5 espèces), (2) des espèces de milieux ligneux très bas (garrigues basses), g compris entre 1,5 et 2,5 (3 espèces), (3) des espèces de garrigues hautes, g variant de 2,5 à 3,5 (7 espèces), (4) des espèces de taillis, g entre 3,5 et 4,5 (9 espèces), et enfin (5) des espèces forestières, g compris entre 4,5 et 5 (9 espèces). Les espèces du tableau III font le plus souvent partie des espèces les plus fréquentes des habitats continentaux. La moyenne de leurs fréquences centésimales dans les biotopes continentaux qu'elles servent à caractériser est de 0,47. Ces espèces ne sont donc pas marginales et peuvent être considérées comme représentatives de chacun des peuplements. Elles constituent également plus des deux tiers des espèces observées en Corse (33 sur 49). Ceci est d'ailleurs un argument supplémentaire en faveur de l'hypothèse de MacArthur et Wilson (1967) selon laquelle les îles « recruteraient » de préférence leurs espèces parmi les espèces les plus abondantes de la source continentale, et vient s'ajouter aux observations faites dans l'étude des distributions des fréquences (diminution de la proportion d'espèces rares sur l'île).

L'examen du tableau III montre que les deux premiers groupes d'espèces paraissent avoir, en Corse, des valeurs barycentriques légèrement supérieures à celles du continent. Dans le groupe des espèces de garrigue haute les positions des barycentres observées en Corse diffèrent assez peu de celles du continent. Dans les deux derniers groupes, enfin, les valeurs barycentriques, à l'exception d'une seule, sont inférieures aux valeurs continentales (voir tableau III). La comparaison statistique des valeurs barycentriques moyennes de chacun des cinq groupes d'espèces nous montre que, si les différences observées ne sont pas significatives dans les deux premiers groupes, elles le sont, par contre, dans les deux derniers (voir tableau IV). Le même test appliqué aux valeurs moyennes de l'amplitude d'habitat indique une augmentation significative de cet indice dans les groupes d'espèces forestières (taillis et futaie) et sa diminution significative chez les espèces de garrigue haute.

Une analyse graphique de la composition spécifique comparée des cinq paires de peuplements en fonction des fréquences centésimales de leurs espèces va nous permettre de visualiser cet élargissement insulaire de l'amplitude d'habitat des espèces forestières. Elle nous permettra, en outre, de connaître l'abondance relative des espèces dans les différents peuplements. Les figures 6 a à 6 e nous donnent les représentations graphiques de la composition spécifique des cinq paires de peuplements. Les espèces ont été classées en fonction de leur *preferendum* continental dans la série de biotopes étudiée, celui-ci étant défini en fonction du barycentre de l'espèce dans cette série de milieux. En abscisse nous avons les fréquences centésimales des espèces du peuplement continental, en ordonnée celles du peuplement corse. Chaque espèce est représentée par un point. Les espèces rencontrées

TABLEAU IV

Valeurs moyennes des barycentres ($\bar{g}_5$) et des amplitudes d'habitat ($\overline{AH}_5$) dans les cinq groupes d'espèces définis (tiretés) dans le tableau III.

P = seuils de probabilité des différences entre la Corse et le continent.

Groupes d'espèces (1)	$\bar{g}_5$	P	$\bar{g}_5$	$\overline{AH}_5$	P	$\overline{AH}_5$
	Continent		Corse	Continent		Corse
1	1.1	n.s.	1.6	1.3	n.s.	1.6
2	1.9	n.s.	2.4	1.8	n.s.	2.4
3	2.9	n.s.	2.9	2.3	*	1.6
4	4.0	*	3.3	1.9	***	3.0
5	4.9	***	4.1	1.2	***	2.8

(1) Les groupes symbolisés par les nombres 1 à 5 sont définis dans le texte.
Numbers 1 to 5 refer to the groups defined in the text.

dans un seul des deux peuplements figurent sur les axes de coordonnées (l'abscisse pour les espèces n'appartenant qu'au peuplement continental, l'ordonnée pour celles qui n'ont été observées qu'en Corse). Les espèces communes aux deux peuplements se situent dans le quart de plan supérieur droit au-dessus de la bissectrice si leurs fréquences d'observation sont plus fortes en Corse, en dessous si elles sont plus fortes sur le continent, sur la bissectrice, enfin, si leurs fréquences sont identiques dans les deux peuplements. Un nuage de points s'allongeant le long de la bissectrice définit ainsi deux peuplements de composition et de structure (hiérarchie des espèces) semblables. Des points qui se distribuent en deux sous-nuages s'allongeant le long des axes des coordonnées décrivent des peuplements de structures différentes : parmi les espèces communes aux deux peuplements celles qui ont les fréquences d'observation les plus fortes dans l'un des peuplements sont les moins fréquentes dans l'autre et inversement. Un nuage s'allongeant en dessous de la bissectrice indique, chez les espèces communes aux deux peuplements, des fréquences centésimales plus élevées dans le peuplement corse et inversement.

L'essentiel de l'information contenue dans les figures 6 a à 6 e apparaissant clairement par simple lecture des figures, nous allons les commenter brièvement.

Figure 6 a : les espèces caractéristiques de la pelouse continentale ont des fréquences plus faibles dans la pelouse corse. Des espèces de taillis y ont été observées.

Figure 6 b : contrairement au peuplement continental, le peuplement corse possède des espèces de taillis et de futaie ayant des fréquences centésimales supérieures à 0,5.

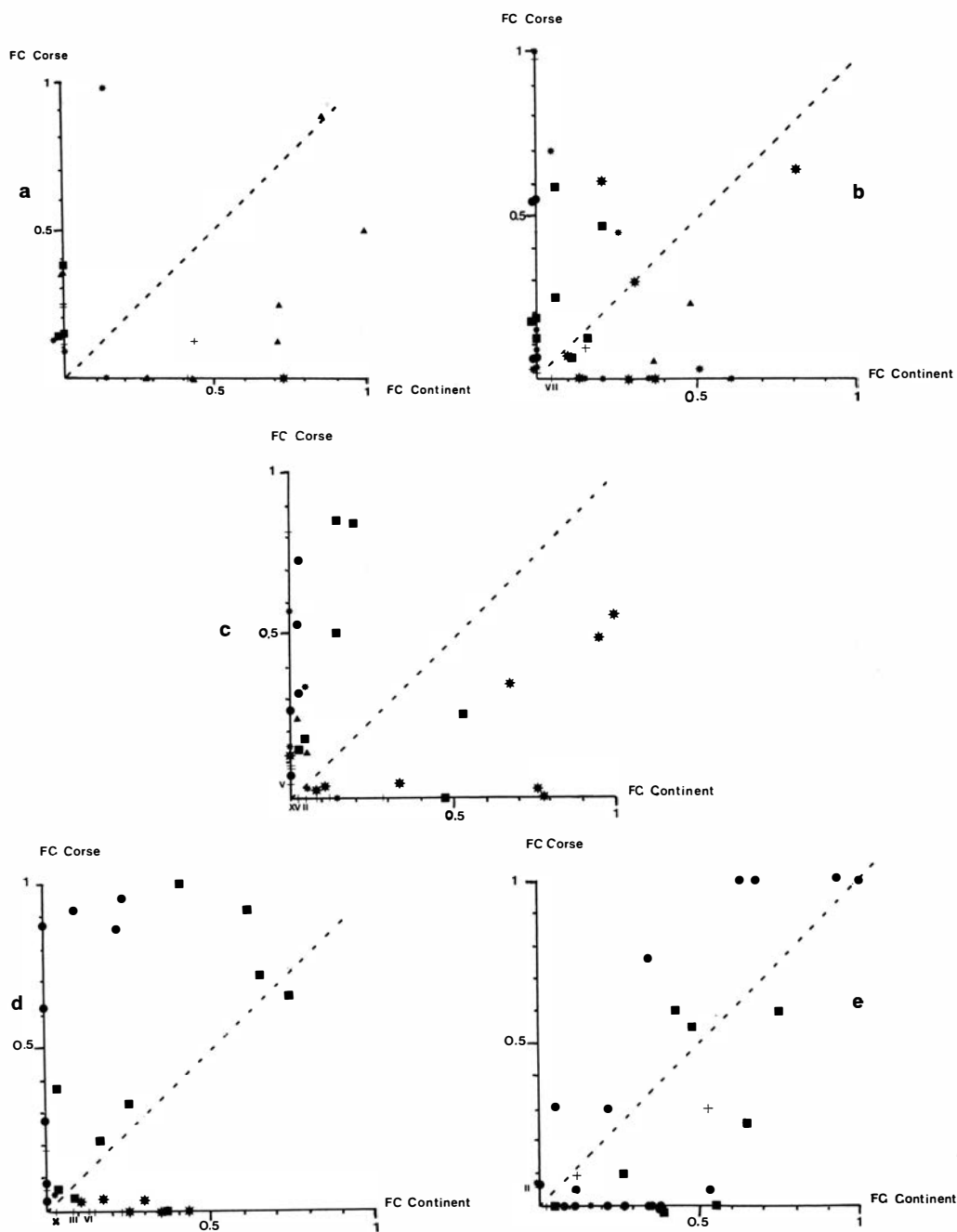


Figure 6. — Comparaison des fréquences centésimales et de la composition spécifique dans chaque paire de biotopes.

6 a = pelouses, 6 b = garrigue/maquis bas, 6 c = garrigue/maquis haut.

6 d = taillis, 6 e = futaie feuillue.

● = espèce forestière, ■ = de taillis, ☆ = de garrigue haute, ⋄ = de garrigue basse, Δ = de pelouse, + non classée.

Figure 6 c : la ségrégation des espèces en deux sous-nuages y est très marquée. Si le peuplement continental est dominé par des espèces de garrigue, le peuplement corse l'est, quant à lui, par des espèces forestières sur le continent.

Figure 6 d : aucune espèce de milieu bas n'est présente dans plus de 5 % des relevés dans le taillis corse. Ce n'est pas le cas dans le taillis continental. Parmi les espèces communes aux deux peuplements, plus une espèce a des affinités forestières sur le continent, plus sa fréquence d'observation est supérieure, en Corse, à celle du continent.

Figure 6 e : le nuage de points s'allonge le long de la bissectrice. Cela traduit une forte similitude des fréquences des espèces communes aux deux peuplements. Le peuplement corse est, d'autre part, fortement appauvri par rapport à son homologue continental.

Les espèces forestières dominent ainsi la série de peuplements corses. Elles s'infiltrèrent dans tous les biotopes de l'île et occupent des classes de fréquence élevées dans les biotopes ligneux (maquis et taillis).

III. DISCUSSION

L'étude de cette série de cinq peuplements nous a posé un certain nombre de questions auxquelles nous allons essayer de répondre.

Pourquoi l'appauvrissement global de 30 % de la richesse en espèces de l'avifaune corse n'est-il pas uniformément réparti entre les peuplements ? Pourquoi sont-ce les biotopes forestiers (taillis et futaie) de Corse qui sont les plus appauvris ? Quelle est l'origine de la grande similitude des peuplements ligneux corses (maquis, taillis et futaies) avec les peuplements des futaies continentales ? L'examen de la figure 6 nous a montré que l'on rencontrait dans la pelouse et les maquis de Corse des espèces qui sur le continent étaient cantonnées aux taillis et aux futaies. Dans le cas des pelouses l'infiltration d'espèces de taillis semble surtout être le fait d'oiseaux venant s'y alimenter plus fréquemment que sur le continent (*Turdus merula*, *Garrulus glandarius*). Cet apport d'espèces qui ne s'accompagne pas d'un net appauvrissement en espèces non forestières (12 contre 13) (voir fig. 6 a) explique le plus grand nombre d'espèces observées en Corse. La très petite taille des deux échantillons nous oblige toutefois à traiter ces observations avec prudence. Dans le maquis l'appauvrissement en espèces non forestières (voir fig. 6 b et 6 c) se trouve compensé par un enrichissement en espèces forestières. Dans les peuplements forestiers (taillis et futaie) l'appauvrissement en espèces, très élevé, ne se trouve compensé par aucun apport d'espèces caractéristiques d'autres milieux continentaux. Il y a donc un élargissement de l'amplitude d'habitat des espèces forestières vers les milieux bas,

alors qu'il n'y a aucune infiltration d'espèces vers les milieux forestiers de Corse. Ce déplacement privilégié du centre de gravité des espèces vers les milieux bas de la série de biotopes, s'il n'est pas explicite dans le travail de Blondel (1981), transparait toutefois de façon implicite dans la lecture des données qui y sont présentées. On constate, en effet, que les barycentres observés en Corse sont inférieurs à ceux du continent chez 23 des 25 espèces communes aux deux séries de sept peuplements. Blondel montre dans son étude que l'amplitude d'habitat moyenne, toutes espèces confondues, est plus élevée que sur le continent dans chacun des peuplements corses. C'est le reflet de la « sélection » par l'île des espèces généralistes, du moins en ce qui concerne le choix de l'habitat. La démarche que nous avons suivie a permis, quant à elle, d'analyser la répartition comparée des espèces communes aux deux séries de peuplements (c'est-à-dire de 79 % des espèces contactées en Corse) et de mettre en évidence des différences de comportement par groupes d'espèces. Une nouvelle analyse des données de Blondel (1981) confirme d'ailleurs nos résultats. Elle montre que l'élargissement des amplitudes d'habitat des espèces communes a deux séries de peuplements (59 % des espèces contactées en Corse l'ont été sur le continent) s'accroît progressivement pour devenir maximal dans les milieux forestiers.

Les figures 6 a à 6 e nous montrent que les espèces forestières non seulement s'infiltrent dans les milieux ligneux bas mais y possèdent des fréquences d'observation élevées. Cela s'accompagne d'une diminution de la fréquence des espèces types de ces peuplements. Ceci apparaît très clairement dans le peuplement du maquis haut. La forte similitude entre les peuplements des biotopes ligneux de Corse (maquis, taillis et futaie) et le peuplement de la futaie continentale (voir fig. 3) s'explique donc à la fois par le rôle dominant (fréquences d'observation élevées) des espèces forestières qui ont colonisé l'île. Il s'ensuit un renouvellement plus faible de la composition spécifique lorsque l'on passe d'un biotope du gradient au suivant. Il y a donc une plus forte homogénéité de la communauté insulaire. Elle explique la plus faible dispersion des peuplements corses sur la figure 3. Les modifications dues, en Corse, aux changements dans la répartition des espèces forestières peuvent ainsi, en s'appuyant sur la figure 3, être schématisées par la figure 7.

Mais pour quelles raisons le groupe des espèces forestières pourtant l'un des plus appauvris en Corse (Martin, 1980 et inédit) est-il en mesure de présenter de tels élargissements d'amplitude d'habitat, alors que les espèces appartenant à d'autres groupes, moins appauvris, n'en présentent presque pas ? Il ne semble pas que l'explication puisse être liée à un relâchement de la compétition interspécifique, car on s'attendrait alors à ce que ce soient les espèces des habitats les moins appauvris qui « profitent » du « vide écologique » laissé par les espèces manquantes des milieux

très appauvris, les forêts en l'occurrence. Ces dernières, mêmes appauvries, semblent, en fait, rester totalement fermées aux espèces des milieux bas. Y a-t-il des caractéristiques propres aux espèces forestières qui leur permettraient, une fois l'obstacle de l'immigration franchi, d'élargir la gamme des habitats utilisés ? Faut-il, au contraire, chercher des éléments de réponse dans une incapacité des espèces des milieux bas à s'infiltrer dans des milieux forestiers même appauvris, ou dans des particularités de l'environnement corse ? Les travaux de Blondel, Isenmann et Michelland (Blondel, 1979 ; Blondel et Isenmann, 1979 ; Blondel *et al.*, 1980 ; Isenmann, 1982) sur les mésanges corses ont montré que ces espèces présentaient des aménagements démographiques (diminution de la taille de ponte, par ex.) allant dans le sens d'une stratégie démographique de type K, et ceci en conformité avec la théorie de biogéographie insulaire de MacArthur et Wilson (1967). Celle-ci présente le glissement vers une stratégie K comme une réponse aux risques d'extinction plus élevés dans les communautés isolées. Les fluctuations d'effectifs de la population doivent être minimisées, les densités maximisées. Mais ces modifications de la stratégie démographique peuvent-elles être généra-

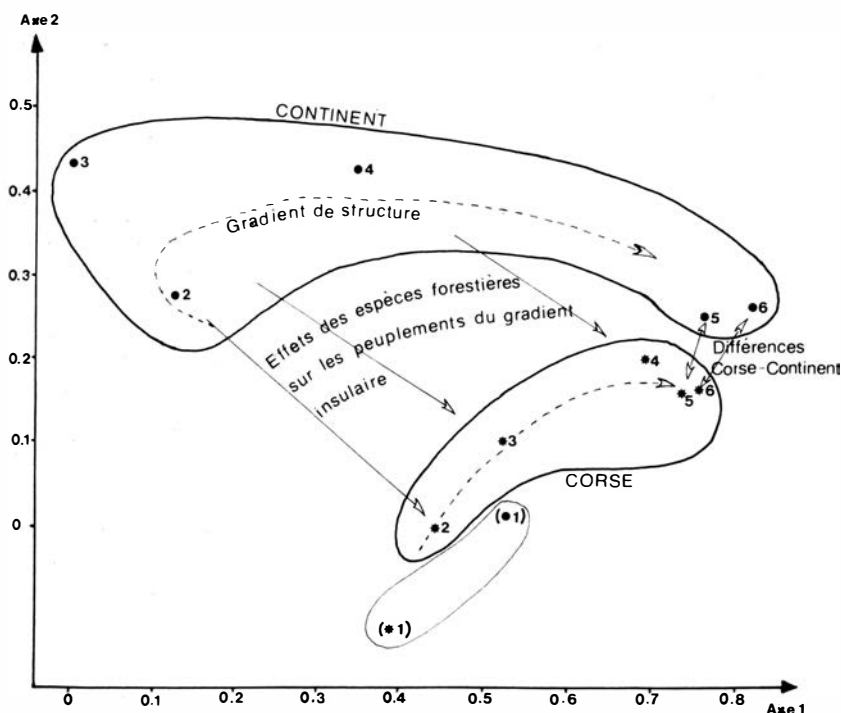


Figure 7. — Représentation schématique de l'influence des espèces forestières sur les peuplements insulaires.

lisées aux autres espèces forestières ? La seule chose que nous sachions en Corse c'est que ce sont les espèces forestières qui présentent les plus fortes augmentations de fréquence par rapport au continent.

Une autre caractéristique des espèces forestières est leur plus grande sédentarité. Sur le continent la proportion d'espèces sédentaires est ainsi la plus forte dans les peuplements forestiers (Blondel, 1979 ; Martin, 1980). La sédentarité a également été présentée par MacArthur et Wilson (1967) comme un avantage en milieu insulaire, une fois l'obstacle de l'immigration franchi. Permet-elle d'expliquer le « succès » des espèces forestières en Corse ? Parmi les quatre espèces non forestières du tableau III qui présentent un élargissement de l'amplitude d'habitat en Corse toutes sont effectivement sédentaires. Mais sept autres espèces ne présentent pas d'élargissement de AH₅ tout en n'étant pas migratrices. La sédentarité ne peut donc pas être seule en cause dans la tendance systématique des espèces forestières à occuper un plus grand éventail de milieux et à y être très fréquentes.

On peut avancer l'hypothèse que l'avantage conféré par la sédentarité peut être valorisé, dans le cas des espèces forestières, par des caractéristiques écologiques propres à la Corse. Ces caractéristiques rendraient les milieux plus favorables aux espèces forestières qu'aux autres espèces continentales présentes sur l'île. En l'absence de toute étude de terrain il est difficile de conclure. On peut toutefois noter que les conditions écoclimatiques de la Corse se distinguent de celles de la zone de référence continentale en plusieurs points. La pluviosité y est plus forte (1 244 mm contre 667) et un peu mieux répartie tout au long de l'année, sans pour autant supprimer le minimum estival caractéristique du climat méditerranéen. La nature siliceuse de la roche mère permet une meilleure rétention de l'eau dans les sols et explique également certaines des différences observées dans la composition floristique des milieux. Les milieux bas de Corse peuvent ainsi être plus frais, plus fermés, que leurs homologues continentaux et par là même être plus propices aux espèces forestières.

Mais ces différences si elles vont dans un sens favorable aux espèces forestières sont loin de pouvoir expliquer de façon à la fois précise et synthétique les caractéristiques des peuplements corses. Des études à un niveau de perception plus fin, telle que l'étude comparée des relations inter- et intra-spécifiques dans les milieux ligneux bas, par exemple, sont indispensables pour cela.

RESUME

L'étude comparée d'une série de biotopes corses et continentaux allant de la pelouse à la futaie nous montre que l'appauvrissement en espèces, de l'ordre de 30 %, de l'avifaune corse est réparti

de façon inégale entre les différents peuplements. Bien plus, les peuplements des milieux ligneux bas et intermédiaires de Corse se rapprochent bien plus, de par leur structure (diversité et distribution des fréquences), des peuplements forestiers du continent (taillis et futaie) que des peuplements homologues continentaux. L'analyse des compositions spécifiques et de la répartition des espèces communes aux deux séries (79 % des espèces corses) nous montre que ces différences sont dues à l'élargissement des amplitudes d'habitat des espèces forestières ayant colonisé la Corse. Celles-ci s'infiltrèrent en effet dans tous les milieux ligneux et y possèdent de fortes fréquences d'observation. Différentes interprétations, non exclusives, sont avancées pour tenter d'expliquer ce phénomène.

SUMMARY

The bird faunas of two vegetation gradients ranging from open grassland to high forest were compared in southern France and Corsica.

On the whole, species richness is lower (ca. 30 %) in Corsica than on the mainland. However, a low bird species richness does not characterize all Corsican habitats. Moreover, the bird communities of Corsican shrubby habitats are closer in their diversity and frequency distribution to mainland bird forest communities than to the bird communities of mainland shrubby habitats.

The study of species composition and species distribution of the birds common to the two areas studied (i.e. 79 % of the species found in Corsica) demonstrates that the existing differences are attributable to a broader habitat use by forest birds which formerly colonized Corsica (i.e. an increased niche breadth). Not only have these species spread into all the available shrubby habitats, but their present local abundance is greater than on the mainland.

Several, but not forcibly exclusive, hypotheses are put forward to explain the present Corsican situation.

REMERCIEMENTS

Je remercie J. Blondel, O. Badan, J.P. Choisy et M. Gallardo pour avoir pu utiliser leurs données non publiées, J. Blondel, P. Isenmann et O. Järvinen pour d'enrichissantes discussions.

BIBLIOGRAPHIE

- BLONDEL, J. (1975). — L'analyse des peuplements d'oiseaux, élément d'un diagnostic écologique. I. La méthode des échantillonnages fréquentiels progressifs (E.F.P.). *Terre et Vie*, 29 : 533-589.
- BLONDEL, J. (1979). — *Biogéographie et écologie*. Masson, Paris.
- BLONDEL, J. (1981). — Structure and dynamics of bird communities in mediterranean habitats. In : *Mediterranean-type shrublands*, (F. di Castri, D.W. Goodall & R.L. Specht, Eds.), Elsevier, Amsterdam.
- BLONDEL, J. & FROCHOT, B. (1976). — Caractères généraux de l'avifaune corse : effets de l'insularité et influence de l'homme sur son évolution. *Bull. Soc. Sci. Hist. Nat. Corse*, 619/620 : 63-74.
- BLONDEL, J. & HUC, R. (1978). — Atlas des oiseaux nicheurs de France et biogéographie écologique. *Alauda*, 46, 107-129.
- BLONDEL, J. & ISENMANN, P. (1979). — Insularité et démographie des mésanges du genre *Parus* (Aves). *C. R. Acad. Sci. Paris*, 289 (Série D) : 161-164.
- BLONDEL, J., ISENMANN, P. & MICHELLAND, D. (1980). — Insularité et démographie chez la Mésange bleue *Parus caeruleus* et la Mésange noire *Parus ater* en Corse. *L'Oiseau et R.F.O.*, 50 : 299-305.
- DAGET, Ph. (1977). — Ordination des profils écologiques. *Naturalia Monspelienisa, Ser. Bot.*, 26 : 109-128.
- FERRY, C. (1976). — Un test facile pour savoir si la richesse mesurée d'un peuplement se rapproche de sa richesse réelle. *Le Jean le Blanc*, 15 : 21-28.
- FERRY, C., BLONDEL, J. & FROCHOT, B. (1976). — Plant successional stages and avifaunal structure on an island. *Proc. XVI Int. Orn. Congr.* Canberra, Australia.
- HUTCHESON, K. (1970). — A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *J. Theor. Biol.*, 29 : 151-154.
- ISENMANN, P. (1982). — The influence of insularity on fecundity in tits (Aves, *Paridae*) in Corsica. *Acta Oecologia, Oecologia Generalis*, 3 : 000-000.
- MACARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. (1967). — *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Presse, Princeton, N.J.
- MARTIN, J.L. (1980). — Problèmes de biogéographie insulaire : le cas des oiseaux nicheurs terrestres de Corse. *Thèse*, Univ. Sci. Techn. Languedoc, Montpellier.
- MICHELLAND, D. (1980). — Survie en milieu insulaire : quelle stratégie ? Le cas des mésanges en Corse. *Thèse*, Univ. Sci. Techn. Languedoc, Montpellier.
- THIBAUT, J.C. (1979). — *Parc Naturel Régional de la Corse : les Oiseaux*. Editions du Parc Naturel Régional de la Corse.
- WHITTAKER, R.H. (1975). — *Communities and Ecosystems*. Second edition, Mac-Millan, New York.
- YEATMAN, L. (1976). — *Atlas des oiseaux nicheurs de France*. Société Ornithologique de France et ministère de la Qualité de la Vie, Paris.