



AVIFAUNES FORESTIERES MEDITERRANEENNES; HISTOIRE DES PEUPELEMENTS (*)

par Jacques BLONDEL ⁽¹⁾

INTRODUCTION

Toute étude des écosystèmes forestiers méditerranéens pose d'emblée le problème délicat de leur caractérisation qui est fonction, dans chaque situation locale particulière, d'un climat et d'un relief très variés. Parmi les différents systèmes de caractérisation du bioclimat méditerranéen, celui de Gaussen (cfr UNESCO-FAO. 1963) est le plus fréquemment utilisé par les biologistes. Par définition, est considéré comme méditerranéen tout climat présentant une saison sèche estivale encadrée par deux saisons humides. La représentation graphique des bioclimats peut se faire à partir de la superposition selon certaines règles des courbes de température et de précipitation. Dès lors que l'on dispose de données météorologiques pour de nombreuses stations, on possède l'outil qui permet de circonscrire la région bioclimatique méditerranéenne et la démarquer des climats axériques (sans saison sèche) vers le nord et des climats caractérisés par une sécheresse quasi-permanente (climats désertiques et ceux qui présentent deux saisons sèches, à savoir les climats bixériques tropicaux).

Reçu le 30.08.1984. Accepté le 21.11.1984.

(*) Communication présentée au Colloque international sur l'Avifaune forestière, Bruxelles, 15 octobre 1983.

(1) Centre d'Etudes phytosociologiques et écologiques Louis Emberger, route de Mende BP 5051, F-34033 Montpellier-Cedex.

En réalité, si la délimitation des climats méditerranéens est théoriquement facile, il n'en va pas de même dans la pratique parce que le critère de méditerranéité établit une coupure rigide et conventionnelle dans ce qui n'est que variation progressive. Par ailleurs, l'extrême diversité géotopographique des territoires concernés et les facteurs d'isolement dus aux nombreuses péninsules et îles introduisent de multiples variantes, certains climats de montagne n'ayant plus rien de méditerranéen. C'est notamment le cas en Méditerranée orientale, dans la région pontique, dans les Balkans ainsi que dans les Apennins, les Pyrénées, certaines sierras ibériques et hautes montagnes du Maroc. Inversement, certaines régions situées à l'extérieur du périmètre géographique méditerranéen bénéficient d'un climat méditerranéen : c'est le cas de la basse vallée de la Garonne et des environs de Bordeaux; c'est le cas aussi de la Crimée.

S'appuyant sur trois continents, l'Europe, l'Asie et l'Afrique et présentant une grande diversité physiographique, la région méditerranéenne connaît une multitude de climats dont les répercussions sur les flores et les faunes sont considérables. Les précipitations annuelles vont de 100 mm/an aux confins du désert à plus de 2500 mm et les montagnes les plus élevées culminent à 4000 mm dans le Haut-Atlas marocain.

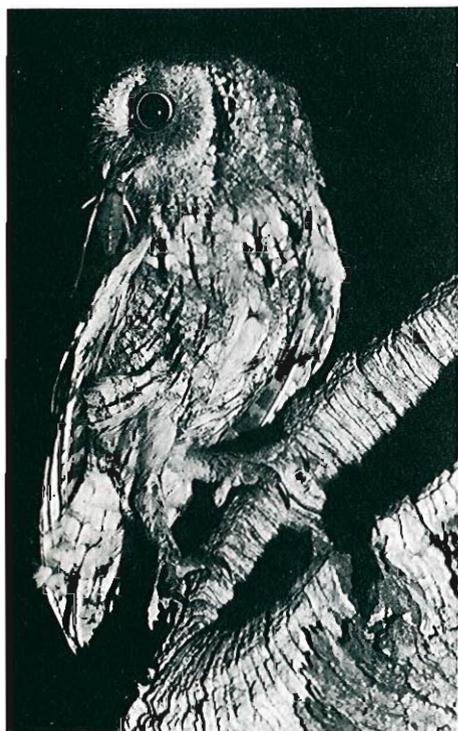
Ces caractères physiques se traduisent par une remarquable diversité floristique : plus de 15.000 espèces de phanérogames dont beaucoup sont spécifiques à la région puisque 80% des endémiques paléarctiques sont méditerranéennes. Alors que les forêts décidues du biome tempéré comportent une trentaine d'espèces dominantes, il y en a plus de 100 dans l'aire méditerranéenne dont la plupart sont endémiques : trois espèces de cèdres, huit de sapins, une quinzaine d'espèces de pins, une dizaine d'espèces de chênes caducifoliés et cinq espèces de chênes sclérophylles (Le HOUEROU, 1980). L'analyse des formations végétales naturelles de l'aire méditerranéenne permet d'avancer que sur les quelque 3 millions de km² que couvre cette région 1.580.000 km² sont forestiers ou potentiellement forestiers, soit à peu près la moitié du territoire. L'autre moitié est couverte de formations steppiques, notamment en Méditerranée orientale, de pelouses et de zones humides parmi lesquelles le milieu saumâtre lagunaire occupe une position très particulière en raison de l'originalité de ses peuplements.

En écho à la diversité bioclimatique, topographique et de végétation, la diversité des avifaunes est également très remarquable puisque sur cet ensemble de trois millions de km², on trouve 335 espèces d'oiseaux nicheurs (BLONDEL, 1982), nombre à comparer aux 419 espèces d'oiseaux nicheurs (VOOUS, 1960) sur la totalité de l'Europe qui couvre 10 millions de km².

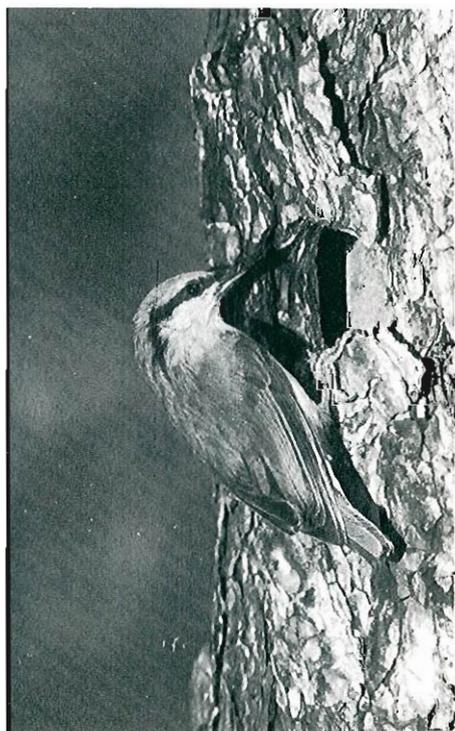
D'un point de vue écologique, deux types d'avifaunes dominent les peuplements. Ce sont d'une part les avifaunes forestières de type sylvatique boréal, c'est-à-dire les oiseaux dont l'origine biogéographique se situe dans les grandes masses forestières d'Eurasie (25% des peuplements), d'autre part les oiseaux des milieux steppiques. Ces derniers sont dans leur majorité originaires de la grande ceinture semi-aride qui prolonge vers le sud la région méditerranéenne, des rivages de l'Atlantique aux steppes d'Asie centrale. Cette faune constitue près de 26% des peuplements. Les autres catégories écologiques sont les oiseaux d'eau douce (20%) et du milieu lagunaire (9%), les oiseaux des milieux buissonnants (12%) et les oiseaux saxicoles (8%).

Le fait remarquable à retenir est la très faible représentation des oiseaux du milieu buissonnant que l'on devrait pourtant s'attendre à être dominants dans ces paysages de

garrigue, maquis et matorrals qui couvrent aujourd'hui des surfaces considérables dans l'aire méditerranéenne. Si la notion d'avifaune méditerranéenne au sens biogéographique du terme existe bien comme l'avaient affirmé STEGMANN (1938), DARLINGTON (1957) et VOOUS (1960), on devrait s'attendre à trouver une proportion importante d'espèces caractéristiques de la région, c'est-à-dire qui y ont fait leur spéciation à défaut d'en être endémiques. Or l'analyse biogéographique de l'avifaune actuelle du Bassin méditerranéen révèle que contrairement aux flores et aux entomofaunes chez qui l'endémisme méditerranéen est très élevé, la radiation adaptative a été extrêmement faible chez les oiseaux. Les quelques groupes authentiquement méditerranéens sont de nombreuses Fauvettes du genre *Sylvia*, plusieurs *Alectoris*, les *Monticola*, plusieurs *Sitta*, la Rubiette de Moussier *Diplootocus moussieri*, endémique d'Afrique du nord, et quelques autres. Au total, cette faunule d'origine méditerranéenne est vraiment peu de chose comparée aux groupes d'origine extra-méditerranéenne.



Hibou petit-duc (*Otus scops*) (Photo J. Blondel). Oiseau des milieux ouverts mais boisés, clairières, lisières, il a été plutôt favorisé par la fragmentation des forêts et les mises en culture (vergers).



Sittelle torchepot (*Sitta europaea*) (Photo J. Blondel). Oiseau caractéristique de la grande forêt, au moins en région méditerranéenne, cette espèce s'est fortement raréfiée dans la région.

<i>Regulus ignicapillus</i>	-	1,8	4,5	5,0	1,5	1,5	9,0	2,6
<i>Ficedula hypoleuca</i>	-	2,8	-	-	-	-	-	-
<i>Muscicapa striata</i>	0,2	-	-	-	-	0,5	1,8	1,4
<i>Aegithalos caudatus</i>	0,4	0,5	-	1,6	-	0,6	1,0	-
<i>Parus palustris</i>	2,4	3,7	3,8	0,2	-	-	-	-
<i>Parus montanus</i>	0,2	-	-	-	-	-	-	-
<i>Parus cristatus</i>	-	-	1,5	3,0	3,2	1,0	-	-
<i>Parus ater</i>	-	0,5	0,7	3,1	0,2	-	4,1	6,7
<i>Parus caeruleus</i>	12,6	14,1	10,0	0,9	11,6	16,0	14,1	-
<i>Parus major</i>	4,7	14,5	4,2	1,5	3,2	3,1	4,7	2,0
<i>Sitta europaea</i>	3,8	4,1	2,7	0,3	2,2	5,1	-	-
<i>Sitta whiteheadi</i>	-	-	-	-	-	-	-	2,6
<i>Certhia familiaris</i>	-	-	-	-	-	-	1,6	2,6
<i>Certhia brachyactyla</i>	5,6	2,5	4,6	9,8	6,9	10,7	-	-
<i>Fringilla coelebs</i>	5,6	4,4	7,5	11,9	7,7	7,9	6,4	11,8
<i>Carduelis chloris</i>	-	-	-	1,0	-	-	-	0,3
<i>Carduelis spinus</i>	-	-	-	0,2	-	-	-	0,6
<i>Carduelis carduelis</i>	-	-	-	1,0	-	-	-	-
<i>Carduelis cannabina</i>	-	-	-	0,4	-	-	-	-
<i>Carduelis citrinella</i>	-	-	-	-	-	-	0,4	0,5
<i>Serinus serinus</i>	-	-	-	0,5	-	-	-	0,6
<i>Loxia curvirostra</i>	-	-	-	0,1	-	-	-	0,2
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	-	2,0	2,3	0,3	-	-	-	-
<i>C. coccythraustes</i>	0,6	1,5	1,6	-	-	-	-	-
<i>Sturnus vulgaris</i>	3,9	-	1,6	-	-	-	-	-
<i>Oriolus oriolus</i>	-	-	-	-	0,1	-	-	-
<i>Garrulus glandarius</i>	0,8	0,1	0,8	1,3	0,6	1,1	1,0	0,5
Nombre d'espèces	29	33	27	34	22	20	17	21
Densité totale	56,2	101,1	60,9	80,9	61,5	71,2	63,9	52,2

LES AVIFAUNES FORESTIERES

L'analyse de la composition des peuplements d'oiseaux des vieilles forêts méditerranéennes révèle que leur composition diffère très peu de celle des peuplements des forêts d'Europe moyenne. Un exemple est donné sur le Tableau 1 où sont indiquées les densités spécifiques de huit peuplements dont trois sont situés dans le biome tempéré (n° 1, 2 et 3 sur le Tableau 1), trois dans la région méditerranéenne continentale (n° 4, 5 et 6) et deux en Corse (n° 7 et 8). Au total, pour l'ensemble de ces huit peuplements qui constituent un bon échantillonnage des conditions offertes à l'avifaune sylvatique de plaine et de moyenne montagne en région tempérée et en région méditerranéenne occidentale continentale et insulaire, 52 espèces d'oiseaux ont été recensées. Ce nombre modeste suggère déjà une première remarque : la ressemblance de tous ces peuplements forestiers dont la composition est très voisine, qu'ils soient situés dans le biome décidu ou en région méditerranéenne. Cette constatation souligne bien l'importance déterminante de la physionomie de la forêt (BLONDEL *et al.* 1973) puisque le seul dénominateur commun de ces huit forêts est d'être «vieilles», c'est-à-dire caractérisées par une même structure d'ensemble.

L'analyse des affinités de structure entre les peuplements de ces forêts au moyen d'un indice de similitude qui pondère les listes d'espèces par leurs densités (H' bêta, cfr BLONDEL, 1979; BLONDEL et CHOISY, 1983) révèle toutefois quelques nuances qu'il est fort intéressant de commenter (Fig. 1). On remarque que malgré la très grande ressemblance entre ces peuplements, ils se regroupent par régions, le niveau de similitude reliant les trois forêts médioeuropéennes aux trois forêts provençales n'étant que de 0,65 alors que ce niveau est égal ou supérieur à 0,77 pour les trois forêts provençales et à 0,80 pour les trois forêts médioeuropéennes (Fig. 1). Quant aux deux forêts corses, elles sont franchement isolées de toutes les autres au niveau de similitude 0,57. On remarque en particulier que les deux forêts méditerranéennes de Chênes verts (*Quercus ilex*), l'une continentale, l'autre insulaire, ne sont pas plus proches l'une de l'autre que chacune d'elles ne l'est des forêts médioeuropéennes. La même remarque vaut pour les deux forêts de conifères, la forêt de Pins laricio (*Pinus nigra laricio*) de Corse et la cédraie du Mont-Ventoux.

L'examen des listes d'espèces révèle que la relative individualisation des trois ensembles forestiers médioeuropéen, provençal et corse est dû à peu près exclusivement à un phénomène d'appauvrissement en espèces dans la région méditerranéenne. Déjà sensible en Provence, notamment dans la Hêtraie de la Sainte-Baume qui est une forêt relictuelle de 68 ha, cet appauvrissement s'accroît en Corse du fait de l'insularité, notamment dans la vieille futaie de Chênes verts qui ne compte plus que 17 espèces contre 22 dans son homologue provençale et 29 dans la chênaie de Chênes pédonculés (*Quercus robur*) de Bourgogne. Mais on notera qu'à quatre exceptions près (Coucou *Cuculus canorus*, Mésange noire *Parus ater*, Grimpereau des bois *Certhia familiaris* et Venturon *Serinus citrinella*) toutes les espèces de la chênaie corse existent aussi dans la chênaie bourguignonne. L'avifaune d'une vieille futaie de Chênes verts en Corse ressemble davantage à celle d'une chênaie bourguignonne qu'à celle des maquis alentour. Mis à part le cas de la Sittelle corse (*Sitta whiteheadi*) dans la forêt de Pins laricio et du Grimpereau des bois (*Certhia familiaris*) (vicariant du Grimpereau des jardins - *Certhia brachydactyla*), il n'existe pas d'espèce particulière aux forêts méditerranéennes,

notamment aux chênes endémiques. L'importance prise par les Fringilles (Pinson des arbres *Fringilla coelebs*, *Carduelis spp.*, Serin cini *Serinus serinus*, Bec-croisé des sapins *Loxia curvirostra*) dans les deux forêts de conifères est intéressante : ces forêts ressemblent probablement d'assez près aux milieux d'origine de cette famille qui devaient être les forêts claires à conifères et steppes boisées de basse et moyenne altitude (NEWTON, 1972) qui couvraient jadis de vastes espaces aux confins méridionaux des grands massifs forestiers eurasiens ainsi qu'en région méditerranéenne.

Pour conclure nous dirons que les deux seuls caractères qui témoignent d'influences méditerranéennes sont : la bonne représentation des Fringilles et, surtout, l'appauvrissement du nombre d'espèces, ce dernier caractère étant dû à la position excentrée de l'aire méditerranéenne par rapport aux grandes masses boisées de la région paléarctique.

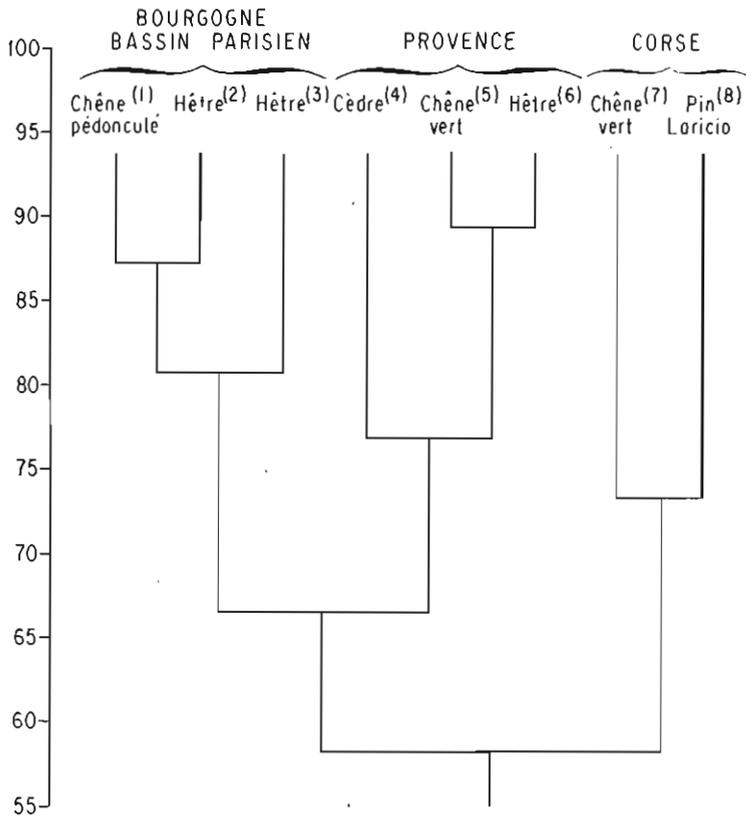


Fig. 1 - Dendrogramme exprimant les niveaux de similitude des peuplements d'oiseaux de huit vieilles forêts du biome décidu et de la région méditerranéenne. Noter que le groupe des forêts provençales est plus proche de celui de Bourgogne et du Bassin Parisien que du groupe corse. Construit à partir des diversités inter-biotopes de type bêta (cfr texte).

LA DYNAMIQUE DES AVIFAUNES LE LONG DE SUCCESSIONS ECOLOGIQUES

Des études détaillées de la dynamique des peuplements d'oiseaux ont été réalisées dans la région méditerranéenne par BLONDEL (1979, 1981) et par PRODON et LEBRETON (1980). Le principe est d'étudier la transformation que les peuplements présentent au fur et à mesure que la végétation devient plus complexe et s'élève en hauteur. Entre une pelouse et une forêt mûre qui marquent les deux extrémités du gradient, la végétation passe par une série de stades intermédiaires, maquis et garrigues d'âge et de structure différents qui sont précisément ces milieux aujourd'hui si répandus et que l'on pensait encore naguère être climaciques en région méditerranéenne. Or l'examen de la composition biogéographique des peuplements dans chacun des sept stades d'une succession écologique de Chêne vert révèle que plus la végétation se structure, devient plus complexe et se rapproche de sa maturité climacique, plus les peuplements sont composés d'espèces d'origine biogéographique de type boréal (Fig. 2). Dans le premier stade qui est une pelouse, le peuplement est composé d'alouettes, pipits, traquets, bruants. Ces oiseaux sont progressivement remplacés par la guilda des espèces des buissons, notamment le groupe des fauvettes méditerranéennes qui s'épanouit dans les milieux de garrigue mais ne pénètre pas en forêt. Ce groupe est particulièrement intéressant parce qu'il est le plus spectaculaire exemple de radiation adaptative dans les matorrals méditerranéens. Cinq espèces très voisines se partagent cet «espace des buissons» selon des modalités très subtiles de sélection de l'habitat. Ce sont, dans l'ordre de leur apparition le long du gradient, la Fauvette à lunettes *Sylvia conspicillata*, la Fauvette pitchou *S. undata*, la Fauvette mélanocéphale *S. melanocephala*, la Fauvette passerinette *S. cantillans* et la Fauvette orphée *S. hortensis*. Lorsque le milieu se ferme pour devenir franchement forestier ces espèces disparaissent à leur tour et laissent la place à l'avifaune médioeuropéenne étudiée au chapitre précédent.

D'où ce paradoxe qu'expriment bien les données consignées sur la Figure 2 : plus la végétation méditerranéenne se rapproche de son climax forestier, moins son avifaune constitutive est d'origine biogéographique méditerranéenne. On notera en particulier l'absence totale d'espèces caractéristiques du Chêne vert. Pour expliquer ce paradoxe, l'analyse des distributions et des conditions d'habitat actuelles ne suffit pas, il faut se référer au passé et étudier l'histoire de la mise en place des avifaunes dans l'aire méditerranéenne au cours des 18 derniers millénaires.

L'HISTOIRE DES PEUPELEMENTS

Bien que difficile à reconstituer, une histoire plausible de la mise en place des peuplements d'oiseaux peut être tentée grâce aux travaux chaque jour plus nombreux en paléobotanique, paléontologie et paléobiogéographie (cfr MOURER-CHAUVIRE, 1975; PONS et QUEZEL, 1981; BLONDEL, 1982, 1985). Les distributions actuelles sont l'héritage d'une longue histoire intimement liée aux bouleversements bioclimatiques du Pléistocène, relayés par la suite par une action humaine qui se manifeste avec intensité depuis 10.000 ans en Méditerranée orientale et depuis près de 6.000 ans en Méditerranée occidentale. Il importe donc d'examiner comment les avifaunes ont réagi à ces événements qui n'ont pas manqué d'avoir des influences considérables sur la végétation.

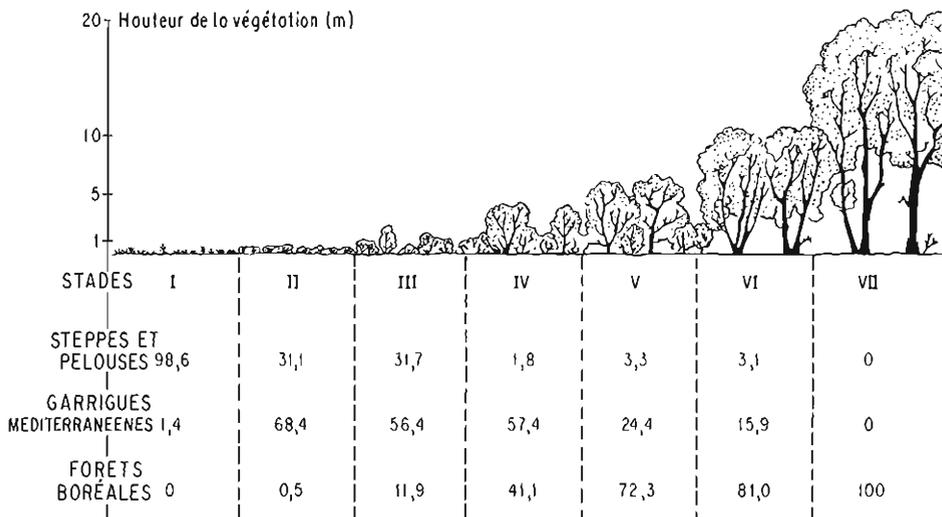


Fig. 2 - Composition biogéographique (en %) des peuplements d'oiseaux de sept stades d'une succession écologique provençale débutant par une pelouse (stade I) et se terminant par une vieille forêt mûre de Chêne vert (stade VII). L'affectation des espèces aux trois catégories écologiques mentionnées a été faite par référence aux types fauniques de Voous (1960).

LE BASSIN MEDITERRANEEN, REFUGE DES AVIFAUNES D'EUROPE PENDANT LES GLACIATIONS

Les découvertes paléontologiques nous apprennent que les avifaunes pléistocènes n'étaient pas sensiblement différentes des faunes actuelles puisque la plupart des genres et espèces connus à l'état fossile dès le début du Pléistocène existent encore actuellement en Europe (LAMBRECHT, 1933; MOURER-CHAUVIRE, 1975). Par contre, les pulsations climatiques qui se sont succédées depuis le début du Villafranchien (2 MA) se sont traduites par des transformations radicales dans les aires de distribution des espèces. Chaque glaciation ayant dans une large mesure oblitéré les effets des précédentes, c'est évidemment la dernière qui est la mieux connue, plus particulièrement sa deuxième phase (Wurm-Weichsel, 70.000 BP) dont l'importance est capitale pour comprendre l'histoire récente des avifaunes paléarctiques (MOREAU, 1954).

Pendant les périodes pléniglaciaires, les conditions climatiques étaient telles que la plus grande partie de l'Europe était couverte de toundras et de steppes plus ou moins boisées pratiquement jusqu'aux confins de l'aire méditerranéenne. L'ensemble des flores et notamment les flores caducifoliées d'Europe moyenne ont dû se réfugier avec leur cortège faunistique dans le bassin méditerranéen dont l'étendue était plus vaste qu'aujourd'hui du fait d'un abaissement du niveau de la mer de l'ordre d'une centaine de mètres (ZEUNER, 1952). A chaque poussée du froid ces refuges méditerranéens ont

assuré la survie des flores et des faunes de l'ensemble de l'Europe. A l'inverse, au cours des interglaciaires chaudes et pluvieuses, ces dernières étendaient à nouveau vers le nord leur aire de répartition sans que les paysages végétaux méditerranéens perdent leur aspect fondamentalement forestier. Les études paléobotaniques (cfr PONS et QUEZEL, 1981; QUEZEL, 1982) nous apprennent ainsi qu'au cours du maximum de développement des végétations forestières qui eut lieu à l'Atlantique (7.500-4.000 BP), la forêt était répandue partout et sous des formes très diverses dans l'aire méditerranéenne. Les isolements géographiques répétés au cours du Pléistocène, l'extrême complexité paléogéographique et paléoclimatique de la région et sa diversité orographique qui provoque des zonations altitudinales, donc des isolats biologiques, rendent particulièrement délicate la reconstitution du couvert forestier d'alors qui est pourtant la référence à laquelle l'ornithologue doit faire appel pour reconstituer l'histoire des faunes. Cependant quels qu'aient été les bouleversements climatiques qu'ont subis les flores et les faunes, il semble bien qu'ils aient davantage affecté leur répartition que leur composition puisque «la dynamique de la végétation se traduit par une alternance spatio-temporelle de pluviaux boisés et d'interpluviaux steppiques sans que ces deux types de végétation ne soient jamais exclus de la région» (BAZILLE-ROBERT, 1979). La très grande diversité géotopographique et climatique de la région méditerranéenne a toujours, même au plus fort des glaciations, autorisé l'existence d'une mosaïque de formations végétales très variées même au plus fort des glaciations. Les conditions ont alors dû être réalisées pour que, localement au moins, toutes les espèces d'oiseaux actuels, y compris les plus thermophiles, aient pu résister aux vicissitudes climatiques. Il leur suffisait de trouver, sous des formes plus ou moins discontinues et exiguës des biotopes leur permettant d'entretenir des populations assez abondantes pour être viables. La survie locale de taxons végétaux méditerranéens pendant la dernière glaciation, maintenant bien établie, expliquerait en tout cas la rapidité de la reconquête de la végétation méditerranéenne pendant les interglaciaires (VERNET, 1979; FAVARGER et KUPFER, 1981).



Pipit rousseline (Anthus campestris) (Photo V. Dupont - ABPN). Habitant typique des pelouses, le pipit rousseline a bénéficié des coupes et parcours à moutons. Il est actuellement abondant dans toute l'aire méditerranéenne.

Tout indique donc que pendant les phases les plus froides du Pléistocène, les faunes d'Europe se sont toutes ramassées dans les régions méridionales d'Europe, profitant de ce kaléidoscope de milieux qu'autorisait la diversité physiographique du bassin méditerranéen. Il dut y avoir alors juxtaposition dans des espaces restreints de faunes froides et de faunes chaudes, de faunes sylvatiques et de faunes des toundras. La pauvreté en oiseaux spécifiquement méditerranéens tiendrait donc à l'aspect fondamentalement forestier du paysage végétal qui, jusqu'à l'arrivée de l'homme ne différait pas dans sa structure des forêts d'Europe moyenne. On peut même avancer que la période interglaciaire dans laquelle nous sommes se caractérise par une expansion vers le nord de paysages végétaux dont la survie à l'échelle des temps géologiques dépend de l'aire méditerranéenne. Il n'y a donc sur l'ensemble de l'Europe, à quelques nuances près, qu'un seul type d'avifaune forestière dont la distribution spatiale a subi de gigantesques contractions et réexpansions rythmées par les vicissitudes climatiques répétées.

SPECIATION DANS L'AIRES MEDITERRANEENNE

Ce qui vient d'être dit ne répond cependant que partiellement à la question : pourquoi a-t-il si peu d'espèces authentiquement méditerranéennes, c'est-à-dire qui ont fait leur spéciation dans cette région alors que la grande richesse des flores s'explique «par la puissance de l'endémisme au niveau de certaines zones privilégiées et géographiquement stables» (QUEZEL et PONS, 1981). «La région méditerranéenne a fonctionné comme matrice de nombreux taxons, du cytotype à la famille» (FAVARGER et KUPFER, 1981). Rien de tel chez les oiseaux puisque 13% seulement de l'avifaune a évolué à l'intérieur du périmètre géographique méditerranéen.

Deux cas de figure doivent être distingués :

1. Certaines espèces ont fait leur spéciation dans les milieux forestiers, à la faveur d'isolement géographique plus ou moins ancien. C'est le cas des trois sittelles forestières endémiques qui forment une superespèce : *Sitta whiteheadi* dans les Pins laricio de Corse, *S. kruperi* dans les *Pinus brutia* de Turquie et *S. ledanti* dans les formations endémiques d'*Abies numidica* en Algérie.

2. D'autres espèces liées aux fruticées et matorrals méditerranéens ont manifestement évolué dans ce type de formation. L'exemple le plus spectaculaire est celui des Fauvettes du genre *Sylvia*, genre paléarctique dont aucune espèce n'a pénétré dans la région afrotropicale et qui est représenté par quatorze espèces dont dix sont exclusivement méditerranéennes (*S. hortensis*, *S. melanocephala*, *S. rüppelli*, *S. mystacea*, *S. melanothorax*, *S. deserticola*, *S. cantillans*, *S. conspicillata*, *S. undata* et *S. sarda*). Une espèce du groupe, *S. nana* s'est même adaptée au grand désert. Les limites de distribution de ces fauvettes méditerranéennes ne débordent pas les limites de la région et deux sont endémiques insulaires, la Fauvette sarde en Méditerranée occidentale et la Fauvette de Chypre qui forme une superespèce avec la Fauvette mélanocéphale. Les affinités taxinomiques étroites entre ces espèces laissent supposer qu'il s'agit d'une radiation récente non antérieure au début du Pléistocène, les processus de spéciation s'étant déroulés à la faveur du fractionnement des paysages et d'isollements géographiques répétés lors des glaciations puisqu'on sait maintenant qu'une végétation de type méditer-

ranéen a persisté dans la région même au plus fort de la dernière glaciation (Würm II).

Un autre genre ayant connu une forte radiation adaptative dans la région méditerranéenne est le genre *Alectoris* lié aux fruticées claires. Quatre espèces sont répandues dans la région : *A. graeca*, *A. chukar*, *A. barbara* et *A. rufa*. Elles constituent d'ailleurs un remarquable exemple de remplacement géographique car toutes sont allopatriques. On note par exemple que chacune des plus grandes îles méditerranéennes n'est habitée que par une seule espèce : *A. rufa* en Corse, *A. barbara* en Sardaigne, *A. graeca* en Sicile et *A. chukar* en Crète. Par ailleurs toutes sont hautement polytypiques, ayant manifesté localement une forte variation infraspécifique.

Au regard du nombre total d'espèces nichant dans l'aire méditerranéenne, cette spéciation dont nous n'avons donné que les exemples les plus significatifs, est faible. Par contre, la variation au niveau infraspécifique est extrêmement élevée. Le nombre moyen de sous-espèces calculé d'après les révisions systématiques de VAURIE (1959, 1965) pour les 335 espèces nichant dans la région méditerranéenne est de 5,4 à l'échelle de leur répartition mondiale. Ce chiffre passe à 2,3 sous-espèces par espèce dans la région paléarctique et à 2,0 pour l'aire méditerranéenne. Mais si l'on pondère ces chiffres par les surfaces sur lesquelles cette variation se manifeste, on obtient un taux de polytypisme qui est de 0,56 pour la région paléarctique ($2,3/41.300.000 \text{ km}^2 \times 10^{-7}$) et qui s'élève à 6,73 ($2,0/2.970.000 \times 10^{-7}$) pour la région méditerranéenne. Ce taux de polytypisme est particulièrement élevé chez les passereaux qui sont connus pour être plus variables et évoluer plus vite que les non passereaux (MOREAU, 1966). Cette forte variation au niveau subsécifique est très probablement récente et s'est manifestée lors de la mise en place des faunes actuelles au tardi- et au post-glaciaire. Elle traduit l'existence de nombreux isolats biologiques créés par l'intense morcellement géographique de la région et la puissance du relief.



Fauvette mëlanocephale (Sylvia melanocephala) (Photo V. Dupont - ABPN). Originnaire de la région méditerranéenne dans laquelle elle a évolué, cette fauvette a largement bénéficié de l'extension des garrigues et maorrals.

L'IMPACT DE L'HOMME SUR LES COMMUNAUTES FORESTIERES

Le diagnostic que nous avons pu faire de la composition actuelle des peuplements d'oiseaux que l'on trouve dans les lambeaux de forêt méditerranéenne s'interprète à la lumière de l'histoire naturelle de la mise en place des communautés au cours des 18 millénaires qui nous séparent de la fin de la glaciation de Würm. Ce fut donc au cours de la période Atlantique (7.000 - 4.500 BP) que les forêts d'Europe connurent leur heure de plus grande gloire y compris en région méditerranéenne. Mais ce maximum de développement des végétations forestières eut lieu pendant une période somme toute assez brève car dès cette époque, l'impact de l'homme néolithique se fit sentir comme en témoignent les brusques ruptures dans l'importance relative des différents pollens telles que nous les révèlent les analyses polliniques. L'apparition soudaine, autour de 6.000 BP de céréales et une représentation croissante du Chêne vert aux dépens des chênes caducifoliés témoignent que les civilisations chasséenne et cardiale pratiquaient déjà les déforestations à grande échelle. Cette action ne fit que se renforcer pratiquement sans répit jusqu'à l'époque contemporaine. Au IV^e siècle avant notre ère, les dépôts archéologiques de la grotte de l'Hortus, près de Montpellier, révèlent qu'une végétation ouverte de type garrigue était déjà en place. L'action humaine dont l'intensité au cours des temps est révélée aujourd'hui par les analyses paléobotaniques a donc eu raison d'un couvert forestier qui devait être omniprésent, interrompu seulement de place en place par des îlots de garrigue qui se maintenaient à la faveur de conditions locales particulières de sol et d'exposition. L'hypothèse de la présence de tels îlots de garrigue au cours du Pléistocène et de l'Holocène est d'ailleurs indirectement validée par l'existence des fauvelles du genre *Sylvia* qui n'ont pu évoluer que dans ce genre de formation. Autrement dit, les conditions de milieu que nous avons sous les yeux, ces immenses étendues de matorrals que nous avons tendance à considérer comme un standard de référence sont à peu près partout, sauf en haute montagne et en certains secteurs particuliers, l'héritage d'une pression humaine qui n'a pratiquement jamais fléchi. Cela est surtout vrai en Méditerranée occidentale européenne car plus à l'est et plus au sud les milieux steppiques spontanés sont beaucoup plus répandus, ce qui explique l'abondance d'espèces de milieux bas et ouverts, alouettes, traquets (*Saxicola spp*, *Cenanthe spp.*).

Ainsi s'explique le paradoxe énoncé plus haut d'une diminution de la représentation des espèces méditerranéennes au fur et à mesure que les successions végétales approchent d'un climax forestier. Fondamentalement, les avifaunes forestières en région méditerranéenne participent de ce fond commun d'espèces sylvatiques à vaste répartition paléarctique (*Parus*, *Turdus*, *Troglodytes*, *Picoides*, *Prunella*, etc.). Trop récentes dans leur extension qui est le fait de l'homme, les formations buissonnantes n'ont pu être le siège de processus de spéciation et c'est pourquoi il y a si peu d'oiseaux dans les garrigues. Deux arguments supportent ces hypothèses :

1. Les conséquences des reboisements sur la composition des peuplements d'oiseaux. BLONDEL (1978) a montré comment les reboisements du Mont-Ventoux, réalisés à grand frais mais fort intelligemment au siècle dernier pour enrayer l'érosion tragique des sols avaient indirectement reconstitué des peuplements d'oiseaux sylvatiques

et médio-européens que la coupe, les essarts et la dent du mouton avaient chassés au profit d'espèces plus thermophiles comme les fauvelles et les traquets.

2. La déprise rurale amorcée dès le milieu du XIX^e siècle et qui s'est dramatiquement accélérée depuis la fin de la seconde guerre mondiale se traduit à peu près partout en France méditerranéenne par une reprise de la végétation (alors qu'au contraire les choses ne font qu'empirer en Afrique méditerranéenne). Cette reprise est lente certes mais bien sensible surtout depuis que l'usage généralisé des combustibles fossiles a supprimé la carbonisation du bois pour le chauffage et l'industrie. Cette «remontée biologique» s'accompagne d'une extension sensible vers le sud d'espèces forestières qui reconquièreent le terrain que la destruction de la forêt méditerranéenne leur avait fait perdre. C'est ainsi qu'une bonne quinzaine d'espèces qui étaient rares et localisées en Provence il y a vingt ans sont aujourd'hui bien plus répandues et descendent peu à peu vers le sud : *Buteo buteo*, *Dryocopus martius*, *Sitta europaea*, *Phylloscopus collybita*, *Phoenicurus phoenicurus*, *Aegithalos caudatus*, *Parus caeruleus*, *Picoides major*, *P. minor*, *Erithacus rubecula* en sont de bons exemples.

CONCLUSION

Ces interprétations sur la nature et l'histoire des avifaunes forestières méditerranéennes comportent bien entendu une grande part de spéculation puisque la reconstitution du passé peut difficilement se faire à partir d'arguments paléontologiques directs, les oiseaux ne laissant malheureusement pas assez de traces. Par contre, le scénario proposé grâce aux documents très précis de l'histoire de la végétation est parfaitement compatible avec les conclusions auxquelles aboutissent les études de biogéographie et d'écologie actuelles. On peut même dire que les résultats de ces études seraient difficilement compréhensibles sans cette référence au passé. Pour conclure, il faut remarquer que dans ce cas particulier, l'action si souvent décriée de l'homme s'est davantage traduite par une modification de la répartition et des abondances relatives des espèces que par des bouleversements dans la composition des faunes, exception faite toutefois d'extinctions locales de grandes espèces fragiles et vulnérables comme la Grande Outarde (*Otis tarda*), les Pélicans (*Pelecanus spp.*) et certains grands rapaces comme les Vautours (*Gyps*), etc... Cette action de l'homme s'est en fin de compte traduite par une augmentation des diversités d'oiseaux à l'échelle régionale puisqu'elle a favorisé la juxtaposition dans l'espace d'espèces dont les profils écologiques et les horizons biogéographiques sont fort divers.

RESUME : AVIFAUNE FORESTIERE MEDITERRANEENNE; HISTOIRE DES PEUPELEMENTS.

Le bioclimat de type méditerranéen, à une seule saison sèche, apparaît par zones isolées sur plusieurs continents. Alors que l'endémisme méditerranéen se révèle très important en ce qui concerne la flore et l'entomofaune, il en va tout autrement de l'avifaune : très peu d'espèces ornitho-

logiques sont d'origine authentiquement méditerranéenne. La comparaison d'avifaunes forestières médioeuropéenne, provençale et corse montre une grande similitude. L'influence méditerranéenne se limite essentiellement à un appauvrissement du nombre des espèces forestières et à une bonne représentation des fringillidés. D'autre part, l'analyse des successions écologiques méditerranéennes indique que plus la végétation évolue vers des stades forestiers climaciques, plus les peuplements d'oiseaux sont composés d'espèces d'origine biogéographique boréale. Un tel paradoxe ne peut s'expliquer qu'en considérant la mise en place de ces avifaunes dans le cadre des dernières glaciations. Il n'existe fondamentalement qu'un seul type d'avifaune forestière européenne, entièrement réfugiée en zone méditerranéenne au plus fort des glaciations. Presque toutes les espèces d'origine authentiquement méditerranéenne (les genres *Sylvia* et *Alectoris* notamment) ont évolué assez récemment sur des taches isolées de milieux ouverts (garrigues par exemple). A cela s'est ajouté, depuis quelque 6.000 ans, l'action de l'homme, qui a favorisé l'extension des milieux ouverts au détriment de la forêt, et donc des espèces qui leur sont inféodées.

JaE

SAMENVATTING : AVIFAUNA VAN DE BOSSEN VAN HET MIDDELLANDSZEEGEBIED, EN DE ONTWIKKELINGSGESCHIEDENIS VAN HUN POPULATIES.

Het bioklimaat van het mediterrane type, gekenmerkt door één enkel droog seizoen, komt in geïsoleerde zones voor op meerdere continenten. Het inheems mediterrane karakter slaat vooral op de flora en de insectenfauna, veel minder op de avifauna: zeer weinig vogelsoorten zijn inderdaad van authentieke mediterrane oorsprong. De vergelijking van de avifauna van de bossen van Midden-Europa, van de Provence en van Corsica wijst op een grote gelijkenis. De invloed van de mediterrane elementen beperkt zich wezenlijk tot een verarming van het aantal vogelsoorten, en tot een goede vertegenwoordiging van de vinkachtigen. Langs de andere kant stelt men vast dat de analyse van de ekologische opeenvolgingen, als de vegetatie evolueert naar klimatische bossstadië, een aanduiding wordt voor vogelpopulaties waarin meer en meer boreale soorten vertegenwoordigd zijn. Zo'n ongeruimheid kan slechts worden uitgelegd als men rekening houdt met de installatie van deze avifauna tijdens de laatste ijstijden. Fundamenteel bestaat er slechts één type Europese bosavifauna, die zich helemaal terugtrok in het Middellandszeegebied in volle ijstijd. Bijna alle soorten van authentieke mediterrane oorsprong (geslachten *Sylvia* en *Alectoris* o.a.) kennen een betrekkelijk recente evolutie op geïsoleerde plekken, in meer open landschappen, b.v. op braakliggende gronden. De invloed van de mens kan men, sinds bijna 6.000 jaar, hieraan toevoegen; hierdoor werd de uitbreiding van de open ruimten in de hand gewerkt (ten koste van wouden en bossen), en tevens van de vogelsoorten die hierin thuis horen.

PH

SUMMARY : MEDITERRANEAN FOREST AVIFAUNA: HISTORY AND EVOLUTION.

The typical mediterranean bioclimate (one single dry season) appears in isolated zones on several continents. Although mediterranean endemism proves to be very important as far as flora and entomofauna are concerned, very few ornithological species are of authentic mediterranean origin. The comparison of medio-european, provençal and corsican forest avifaunas shows a strong similitude. The mediterranean influence is essentially limited to an impoverishment of the number of forest species, and to a good representation of the Fringillidae. On the other hand, the analysis of mediterranean ecological sequences indicates that the more the vegetation evolves towards climatic forest stages, the more the birds involved are composed of species of northern biogeographical origin. Such a paradox can only be explained by considering this avifauna as having been shaped during the last glaciations. Fundamentally, there exists only one type of european forest avifauna, and this took refuge in the mediterranean zone during the most severe glaciations. Nearly all the species of authentic mediterranean origin (especially the *Sylvia* and *Alectoris* gene-

ra) have evolved comparatively recently on isolated spots in open landscape (as for example «garrigue» formations). To this has been added, during the last 6.000 years or so, the action of man, which has favoured the extension of open country to the detriment of forest, and consequently of the species which are dependent thereon.

HB

ZUSAMMENFASSUNG : MITTELMEERISCHE WALDVOGELARTEN, GESCHICHTLICHER VERLAUF IHRER VERBREITUNG

Das mittelmeerische Bioklima findet sich zonenweise auf verschiedenen Kontinenten wieder. Während die mittelmeerische Flora und Insektenwelt zahlreiche Endemismen aufweisen, sind diese für die Vogelfauna dieses Raumes nicht besonders kennzeichnend, es gibt nur sehr wenige typisch mittelmeerische Vogelarten. Die Waldvogelarten in Zentraleuropa, der Provence und Korsika zeigen eine weitgehende Übereinstimmung. Der mittelmeerische Einfluß beschränkt sich im wesentlichen auf eine Verminderung der Anzahl Waldvogelarten und eine grössere Vielfalt bei den Finkenvögeln. Eine Analyse der ökologische Stufen im Mittelmeerraum zeigt ferner, daß die Vogelbestände umso mehr Arten aus der nördlichen biogeographischen Zone umfassen, je mehr sich der Vegetationstyp dem Klimawald nähert. Diese an sich paradoxe Feststellung läßt sich nur durch den Einzug der einzelnen Bestände im Zusammenhang mit der letzten Eiszeit erklären. Grundsätzlich gibt es nur einen Typ der europäischen Waldvogelfauna, der sich während der stärksten Vereisung vollständig in den Mittelmeerraum zurückgezogen hatte. Fast alle typisch mittelmeerischen Arten (insbesondere die Gattungen *Sylvia* und *Alectoris*) haben sich erst in neuerer Zeit in isolierten offenen Zonen (z.B. «Garrigues» [Buschwald]) entwickelt. Hierzu kam seit etwa 6000 Jahren der Einfluß des Menschen, der die Entstehung offener Zonen und die an diesen Umweltbereich gebundenen Arten an Stelle des Waldes förderte.

CGe



Traquet oreillard (*Cenanthe hispanica*) (Photo V. Dupont - ABPN). Représentant typique d'une faune d'origine biogéographique méridionale qui a profité de la dégradation des forêts méditerranéennes pour remonter en latitude et se répandre dans les garrigues les plus dégradées.



Fauvette pitchou (*Sylvia undata*) (Photo J. Blondel). Les exigences de cette fauvette sont très semblables de celles de la Fauvette mélancéphale mais elle habite des milieux plus bas. Par ailleurs, elle est moins spécifiquement méditerranéenne que cette dernière puisqu'on la trouve dans la moitié ouest de la France et jusqu'en Angleterre.

BIBLIOGRAPHIE

- BAZILLE-ROBERT, E. (1979) : *Flore et végétation du sud de la France pendant la dernière glaciation d'après l'analyse anthracologique*. Thèse Fac. Sci., Montpellier.
- BLONDEL, J. (1978) : L'avifaune du Mont-Ventoux, essai de synthèse biogéographique et écologique. *Terre et Vie*, 32, suppl. 1 : 111-145.
- BLONDEL, J. (1979) : *Biogéographie et Ecologie*. Masson, Paris.
- BLONDEL, J. (1980) : Structure et dynamique des peuplements d'oiseaux forestiers. Pages 367-388 in P. PESSON, éd. *Actualités d'Ecologie forestière*. Gauthier-Villars, Paris.
- BLONDEL, J. (1981) : Structure and dynamics of bird communities in Mediterranean habitats. Pages 361-385 in F. DI CASTRI, D.W. GOODALL and R.L. SPECHT, eds. *Mediterranean-Type Shrublands*. Elsevier, Amsterdam.
- BLONDEL, J. (1982) : Caractérisation et mise en place des avifaunes dans le bassin méditerranéen. *Ecologia Mediterranea*, 8 : 253-272.
- BLONDEL, J. (1985) : Historical and Ecological evidence on the development of Mediterranean avifaunas. *Proc. XVIII Int. Orn. Cong.* Moscou, sous presse.
- BLONDEL, J. et CHOISY, J.-P. (1983) : Biogéographie des peuplements d'oiseaux à différentes échelles de perception : de la théorie à la pratique. *Acta Oecologia / Eocol. Gener*, 4, 89-110.
- BLONDEL, J., FERRY, C. et FROCHOT, B. (1973) : Avifaune et végétation, essai d'analyse de la diversité. *Alauda*, 41 : 63-84.
- DARLINGTON, P.J. (1957) : *Zoogeography: the geographical distribution of animals*. Wiley, New York & Londres.
- FAVARGER, C. et KUPFER, Ph. (1981) : Applications de la cytotaxinomie à quelques problèmes d'origine ou de mise en place de la flore méditerranéenne. Pages 53-66 in A. PONS et P. QUEZEL, eds. *La mise en place, l'évolution et la caractérisation de la flore et de la végétation circumméditerranéennes*, Naturalia Monspeliensia, Montpellier.
- FERRY, C. (1974) : Comparison between breeding bird communities in an oak forest and a beech forest censused by the IPA method. *Acta Ornithol.*, 14 : 302-309.
- FERRY, C. et FROCHOT, B. (1970) : L'avifaune nidificatrice d'une forêt de Chênes pédonculés en Bourgogne: étude de deux successions écologiques. *Terre et Vie*, 24, 153-250.
- LAMBRECHT, K. (1933) : *Handbuch der Palaornithologie*. Berlin.
- LE HOUEROU, H.N. (1980) : L'impact de l'homme et de ses animaux sur la forêt méditerranéenne. *Forêt Méditerranéenne*, 2 : 31-44, 155-174.
- MOREAU, R.E. (1954) : The main vicissitudes of the european avifauna since the Pliocene. *Ibis*, 96 : 411-431.
- MOREAU, R.E. (1966) : On estimates of the past numbers and of the average longevity of avian species. *Auk*, 83 : 403-415.
- MOURER-CHAUVIRE, C. (1975) : *Les oiseaux du Pléistocène moyen et supérieur de France*. Thèse d'Etat, Univ. Cl. Bernard, Lyon.
- NEWTON, I. (1972) : *Finches*. Collins, Londres.
- PONS, A. et QUEZEL, P. (eds.), (1981) : *La mise en place, l'évolution et la caractérisation de la flore et de la végétation méditerranéennes*. Naturalia Monspeliensia, Montpellier.
- PRODON, R. et LEBRETON, J.-D. (1981) : Breeding avifauna of a Mediterranean succession: the holm oak and the cork oak series in the eastern Pyrénées. I. Analysis and modelling of the structure gradient. *Oikos* 37 : 21-38.
- QUEZEL, P. (ed.) (1982) : *Définition et localisation des Ecosystèmes méditerranéens terrestres*. *Ecologia Mediterranea* 8.
- SPITZ, F. et LE LOUARN, H. (1978) : in LEMÉE, G. : La hêtraie naturelle de Fontainebleau. Pages 102-110 in M. LAMOTTE et F. BOURLIÈRE, eds. *Problèmes d'Ecologie : Ecosystèmes terrestres*. Masson, Paris.
- STEGMAN, B. (1938) : Principes généraux des subdivisions ornithogéographiques de la région Paléarctique. Pages 1-156 in *Faune de l'URSS*, Vol. I. Academie des Sciences, URSS.

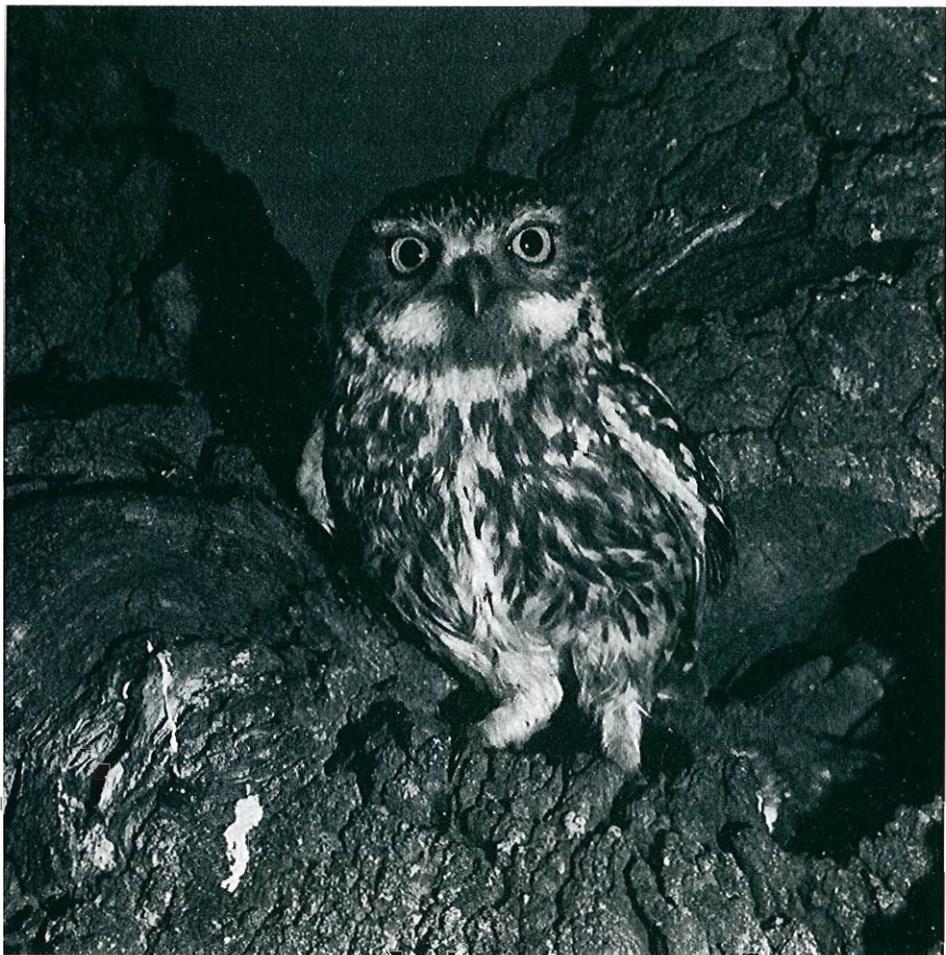
UNESCO/FAO (1963) : Carte bioclimatique de la région méditerranéenne. Carte et notice explicative.

VAURIE, Ch. (1959, 1965) : *The Birds of the Palearctic fauna*. Vol. I : Passeriformes, vol. 2 : non Passeriformes. Witherby, Londres.

VERNET, J.-L. (1979) : Le milieu végétal à la fin du Würm, de 15.000 à 8.000 BC d'après les charbons de bois. *Coll. Intern. CNRS*, 271, 55-59.

VOOUS, K.H. (1960) : *Atlas of European birds*. Nelson, Amsterdam.

ZEUNER, F.E. (1952) : *Dating the past*. 3rd. Ed., Londres.



Chouette chevêche (Athene noctua) (Photo J. Blondel). Ayant pratiquement les mêmes exigences que le Petit-Duc, cette Chouette a encore de bones populations dans l'aire méditerranéenne.