

PEUPLEMENTS D'OISEAUX DES CEDRAIES MEDITERRANEENNES

par Jacques BLONDEL *

Introduction

Arbre ayant fait ou faisant toujours partie des essences majeures des montagnes méditerranéennes, au port bien typé, et pouvant former de belles forêts, seul ou en mélange avec d'autres conifères ou feuillus, quelle attraction les cèdres exercent-ils sur les oiseaux ? Certaines espèces d'oiseaux ou certains types d'assemblages d'espèces leur sont-ils particuliers ? Ces questions sont d'autant plus légitimes que l'extension géographique du genre *Cedrus* dans le Paléarctique occidental est très ancienne puisqu'il est signalé dès le début du Tertiaire (Paléogène) (PONS 1998), ce qui fait que l'avifaune sylvatique de cette région, qui connaît sa période de plus grande radiation adaptative au début du Néogène, le connaît depuis toujours, les cèdres ayant toujours fait partie de son décor forestier. Certes, la distribution des cèdres connaît des éclipses, notamment sur les rives nord de la Méditerranée, par exemple pendant le dernier Interglaciaire (125-110 000 BP) ou durant le dernier Pléniglaciaire (PONS 1998), mais, pour des raisons qui seront développées plus loin, ces éclipses n'ont probablement eu aucune incidence sur la diversité des avifaunes liées à ces arbres. Dans son étude sur l'histoire des cèdres, Pons (1998) souligne le dynamisme spatio-temporel et l'adaptabilité de ces espèces au cours du Tertiaire et du

Quaternaire en réponse aux variations climatiques, notamment lors des grandes flexures climatiques, le genre étant répandu à certaines époques bien au nord de son aire actuelle de distribution. Sur l'ensemble du pourtour méditerranéen le cèdre a constitué à différentes époques de l'histoire de très importants peuplements, y compris au cours du Tardiglaciaire et au début de l'Holocène sur les rivages nord de la Méditerranée, notamment en Méditerranée orientale.

Quant aux espèces actuelles d'oiseaux, on sait maintenant grâce à une constellation de données, notamment de systématique moléculaire, qu'elles sont probablement beaucoup plus anciennes que ce que l'on croyait

encore naguère (BLONDEL et MOURER-CHAUVIRÉ 1998). L'idée longtemps admise selon laquelle la plupart des espèces actuelles se seraient différenciées au cours du Pléistocène (BRODKORB 1971) est battue en brèche par de nombreux travaux récents, tant en paléontologie qu'en phylogénie, qui les enracent beaucoup plus profondément dans le passé. Tout porte à croire que dans leur grande majorité, les espèces actuelles datent du Pliocène ou tout au moins que des processus de spéciation initiés dès le Pliocène se sont achevés au cours du Pléistocène. Cela signifie que les formations forestières et leurs faunes associées ont partagé la même histoire récente. Après plusieurs épisodes



Photo 1 : Troglodyte mignon

* CEFE/CNRS, 34293 Montpellier
cedex 05

Photo Jacques Blondel

d'extension et d'éclipse, puis sa disparition d'Europe "qui ne remonte certainement pas à moins de 5 à 700 000 ans" (PONS 1998), la réintroduction du cèdre dans des régions d'où il avait

disparu, notamment en Europe au XIX^{ème} siècle, n'a pas été une "découverte" pour l'avifaune qui n'a fait que retrouver une essence avec laquelle elle a évolué depuis le Pliocène.

Structure et composition des peuplements d'oiseaux des cédraies

Malgré les multiples dégradations et vicissitudes diverses que l'homme et ses troupeaux ont fait subir aux cédraies ou peuplements dominés par le cèdre dans l'aire méditerranéenne au cours des derniers siècles, elles forment ici et là, notamment en Afrique du Nord, à Chypre et surtout en Anatolie méridionale dans la chaîne du Taurus, des peuplements suffisamment développés pour que l'analyse de leurs peuplements d'oiseaux ait un sens. Ces formations dont le maximum d'extension se situe dans les étages montagnard-méditerranéen et méditerranéen supérieur, voire méso-méditerranéen pour le Cèdre de Chypre (QUÉZEL 1998) et dont le bioclimat est de type humide à sub-humide, sont soit spontanées (Afrique du Nord, Turquie, Chypre, chaînes syro-libanaises), soit reconstituées (plusieurs pays d'Europe, notamment la France). Le fait que ces peuplements soient

spontanés ou reconstitués n'a pas beaucoup d'importance dès lors que leur structure est réellement forestière, ce qui est le cas, par exemple, de la cédraie du Mont-Ventoux en raison de l'ancienneté des reboisements et du dynamisme du cèdre dans cette montagne où il trouve des conditions bioclimatiques particulièrement favorables. A l'échelle des oiseaux, l'identité du taxon *Cedrus* n'a certainement pas beaucoup d'importance non plus en raison de la ressemblance physionomique des quatre espèces du genre (*Cedrus deodora*, *C. brevifolia*, *C. atlantica*, *C. libani*) dont le statut taxinomique est d'ailleurs imprécis, et qui peuvent s'hybrider entre elles (QUÉZEL 1998), et de la relative indifférence des oiseaux aux morphotypes forestiers comme on le verra plus loin. D'ailleurs, les cédraies actuellement en place sur les montagnes méditerranéennes sont constituées de *C. libani*

et *C. atlantica*, les deux autres espèces étant soit absentes de la région (la répartition de *C. deodora* est plus orientale) soit localisée (*C. brevifolia* sur le massif du Troodos à Chypre). La quasi impossibilité pour le paléobotaniste de distinguer les espèces de cèdre à partir des grains de pollen (PONS 1998) n'est donc pas un handicap pour inférer la composition des avifaunes liées à ce type d'essence à partir de l'histoire des cèdres. Les différences dans la composition des avifaunes liées au cèdre dépendent certainement davantage d'autres facteurs (altitude, contexte biogéographique, état de conservation des peuplements) que de l'identité spécifique de l'arbre. Compte tenu des étages bioclimatiques où elles se trouvent, de leur extension altitudinale favorable au mélange des faunes qui lui sont associées et de leur aptitude à réaliser de belles forêts, surtout quand un cortège fourni d'essences compagnes leur confère une véritable ambiance forestière, **les cédraies constituent des habitats particulièrement favorables à l'avifaune.**

La mise en perspective de l'avifaune des cédraies méditerranéennes dans le contexte élargi des formations de conifères du Paléarctique occidental a été réalisée à partir de l'analyse de sept communautés d'oiseaux situées dans des forêts de belle venue le long d'un gradient latitudinal allant des Vosges à l'Afrique du Nord : deux dans des

	Cédraie (Ventoux)	Cédraie ¹ (Maroc)	Pin sylvestre (Vosges)	Pin laricio (Corse)	Pin noir (Ventoux)	Pin à crochet (Ventoux)	Pin d'Alep (Alpilles)
Nombre d'espèces	33	34	30	20	19	20	20
Densité (nombre de couples/10 ha)	80.6	37.5	63.8	50.0	57.9	60.9	27.8
Guildes							
Granivores	7	5	2	6	3	3	4
Insectivores des buissons	6	9	6	2	3	4	6
Polyphages du sol	7	6	5	5	4	6	3
Insectivores du tronc et écorces	4	4	7	3	3	2	2
Insectivores des rameaux	7	5	7	3	4	4	3

1. Les densités de la cédraie du Maroc sont probablement sous-évaluées du fait d'un échantillonnage restreint.

Tab. I : Richesse spécifique et densité totale (sur 10 ha) des peuplements d'oiseaux dans sept forêts de conifères situées le long d'un gradient latitudinal des Vosges au Maroc. Répartition des espèces de passereaux dans les principales guildes. Sources : Thévenot (1979) et communication personnelle pour la cédraie du Maroc, Muller (1988) pour la pineraie de Pin sylvestre des Vosges et Blondel (1976, 1978 et non publié) pour les autres formations.

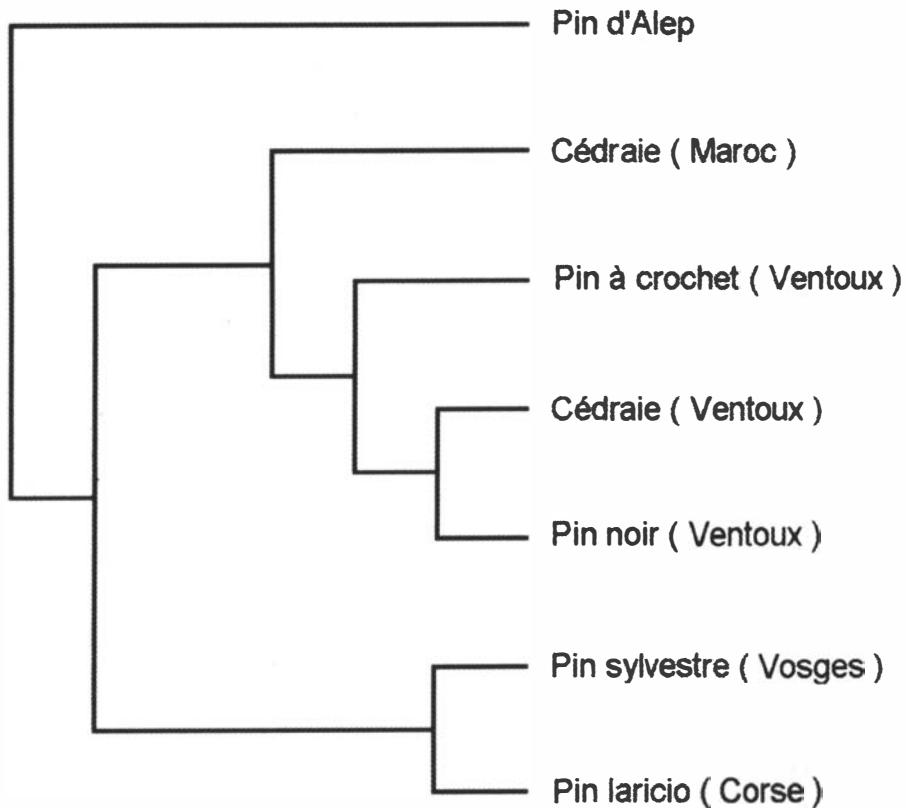


Fig. 1 : Arbre exprimant les proximités écologiques des peuplements d'oiseaux de sept formations forestières de conifères. Les distances ont été calculées sur les densités spécifiques par l'indice de Nei qui fournit des coefficients de ressemblance (programme SIMGEND, logiciel NTSYS).

cédraies à Cèdre de l'Atlas, l'une reconstituée (Mont-Ventoux), l'autre spontanée (Moyen Atlas), et cinq dans des pineraies (Pins sylvestre dans les Vosges, Pin Laricio en Corse, Pin noir d'Autriche dans le Mont-Ventoux, Pins à crochet dans le Mont-Ventoux et Pin d'Alep dans les Alpilles). Aucune étude sérieuse de l'avifaune des cédraies d'Anatolie à Cèdre du Liban n'ayant à notre connaissance été faite, nous ne pourrons malheureusement pas donner un aperçu de leurs communautés d'oiseaux. Le diagnostic des peuplements d'oiseaux a été réalisé selon la méthode des Indices Ponctuels d'Abondance (BLONDEL et al. 1970) qui fournit des renseignements sur la composition et la structure des assemblages d'oiseaux pendant la période de reproduction. Il s'applique aux passereaux et familles

apparentées (pigeons, pics, coucou) mais exclut les rapaces et les oiseaux nocturnes pour lesquels la méthode n'est pas appropriée.

Au total 48 espèces ont été trouvées dans ces sept formations forestières mais les richesses spécifiques oscillent entre 19 espèces dans la pineraie de Pin noir du Mont-Ventoux et 33 dans la cédraie du Mont-Ventoux (Cf. Tab. I). Les densités totales (nombre de couples nicheurs par 10 ha) sont elles aussi fort variables avec un minimum de 27,8 couples dans la pineraie de Pin d'Alep et un maximum de 80,6 couples dans la cédraie du Mont-Ventoux (Cf. Tab. I). La richesse particulièrement élevée de l'avifaune de cette dernière tient à la conjonction de facteurs favorables à l'avifaune, en particulier la structure multistrate de cette forêt qui, à l'époque de l'étude,

était traitée en futaie jardinée par bouquets, et à l'existence de nombreuses essences compagnes dont l'introduction du cèdre avait favorisé le retour (hêtre, chêne pubescent, érables, sorbiers).

Un examen plus détaillé de la structure des peuplements en termes de répartition des espèces de passereaux en "guildes" (une guilde est un ensemble d'espèces généralement affines qui se partagent une même ressource importante du milieu, par exemple les graines, les insectes trouvés sous les écorces ou ceux qui habitent les rameaux et aiguilles) ne révèle pas de différences significatives entre les différentes forêts. Tout au plus existe-t-il une représentation un peu plus importante des granivores (Fringilles) dans les forêts méditerranéennes, notamment les cédraies et la pineraie de Pin laricio de Corse mais la différence n'est pas significative (ANOVA, $P<0.08$). Cette tendance traduit l'origine évolutive de ce groupe d'espèces dont la plupart sont originaires de montagnes sèches du Paléarctique méridional (NEWTON 1972).

Une analyse des "distances écologiques" rendant compte du niveau de ressemblance entre ces sept peuplements d'oiseaux ne différencie pas les cédraies des autres formations (Cf. Fig. 1) : les ressemblances écologiques exprimées par l'agencement des forêts sur l'arbre de la Fig. 1 rendent davantage compte de proximités géographiques que d'affinités liées aux essences végétales. C'est ainsi que la cédraie du Mont-Ventoux est plus proche des deux autres formations de ce massif (Pineraie de Pin noir, Pineraie de Pin à crochet) que de la cédraie du Maroc. Le regroupement de la pineraie de Pins sylvestres des Vosges avec celle de Pins laricio de Corse n'est pas dû à une proximité faunistique plus grande entre ces deux formations, mais à l'existence dans chacune d'elles d'espèces spécifiques à chaque région, soit qu'il s'agisse d'espèces rares échantillonnées par chance (le Tarin *Carduelis spinus* dans la forêt de Pins laricio de Corse, le Pic épeichette *Dendrocopos minor* dans les Vosges), soit que l'aire de distribution des espèces ne couvre que certaines forêts (la Sittelle Corse *Sitta whiteheadi* endémique dans la forêt de Pin laricio de Corse, le Gobemouche

<i>Certhia brachydactyla</i>	<i>Garrulus glandarius</i>
<i>Columba palumbus</i>	<i>Parus ater</i>
<i>Cuculus canorus</i>	<i>Parus cristatus</i>
<i>Dendrocopos major</i>	<i>Parus major</i>
<i>Erihacus rubecula</i>	<i>Phylloscopus collybita</i>
<i>Fringilla coelebs</i>	<i>Regulus ignicapillus</i>
<i>Sylvia atricapilla</i>	<i>Regulus regulus</i>
<i>Troglodytes troglodytes</i>	<i>Turdus merula</i>
<i>Loxia curvirostra</i>	<i>Turdus viscivorus</i>

Tab. II : Liste des espèces forestières présentes dans au moins cinq des forêts de conifères analysées. Ces espèces répandues dans la plupart des espaces forestiers du Paléarctique occidental font partie du fond de l'avifaune sylvatique européenne. A elles seules, elles constituent entre 74.8% et 89.3% des individus recensés dans la pineraie de Pin d'Alep et dans la cédraie du Maroc, respectivement.

noir *Ficedula hypoleuca*, et les Pouillots siffleur *Phylloscopus sibilatrix* et *fitis* *P. trochilus* dans la forêt des Vosges mais absents de la région méditerranéenne). La position très excentrée de la pineraie de Pin d'Alep est due au caractère particulier de ce type de formation très pauvre en espèces forestières mais que réussit à coloniser des espèces de milieux ouverts non boisés (matorrals) comme les Fauvettes pitchou et passerinette (*Sylvia undata*, *S. cantillans*). Si l'on excepte la pineraie de pin d'Alep, habitat toujours très pauvre en oiseaux (BLONDEL 1970), toutes les autres formations possèdent le cortège sylvatique typique de l'ensemble des forêts d'Europe dont les éléments les plus réguliers figurent au Tableau II.

La principale conclusion de cette analyse est la grande homogénéité des peuplements de ces sept forêts puisque mises à part deux espèces endémiques (la Sittelle corse *Sitta whiteheadi* en Corse et le Pic de Levaillant *Picus vaillanti*, vicariant du pic vert européen au Maroc) et celles dont l'aire globale de distribution n'atteint pas la région méditerranéenne, toutes les autres espèces sont présentes ou pourraient l'être dans les sept forêts. Cette homogénéité des peuplements n'a en réalité rien de surprenant. Elle est conforme à ce qu'on pouvait attendre au vu de l'histoire des avifaunes sylvatiques du Paléarctique occidental sur laquelle nous reviendrons plus loin. La

structure et la composition des peuplements d'oiseaux des cédraies ne présentent pas de caractère particulier en ce sens qu'aucune espèce d'oiseau n'est spécifiquement liée au cèdre et que la répartition des espèces en groupes écologiques (guildes) ne diffère pas significativement de celle qu'on trouve habituellement dans les forêts d'Europe. En fait, l'avifaune des cédraies est très proche de celle des forêts de Sapin pectiné, ce qui correspond au fait que ces deux essences ont des exigences écologiques voisines (QUÉZEL 1998) et confirme que les oiseaux sont davantage sensibles à l'architecture de la végétation qu'à sa composition floristique. Cette homogénéité des peuplements d'oiseaux sylvatiques sur l'ensemble du continent européen est une constante nonobstant quelques nuances dues à des limites d'aires de distribution de certaines espèces (par exemple l'absence de tétraonidés en région méditerranéenne) ou à des préférences marquées pour les conifères par rapport aux feuillus. C'est le cas par exemple du Beccroisé des sapins (*Loxia curvirostra*), des Roitelets huppé (*Regulus regulus*) et triple-bandeau (*R. ignicapillus*), de la Mésange huppée (*Parus cristatus*) ou du Venturon (*Carduelis citrinella*) qui sont réguliers dans la plupart des forêts de conifères d'Europe mais généralement absents des forêts caducifoliées.

Peuplements d'oiseaux et structure de la forêt

En revanche, ce qui caractérise la cédraie du Mont-Ventoux, c'est sa grande richesse, tant en nombre d'espèces qu'en densités spécifiques. Mais cette richesse remarquable est moins due à la nature de l'essence dominante (le cèdre) qu'à un ensemble de circonstances, les unes voulues par l'homme, les autres dues à la situation géographique du Mont-Ventoux et à la localisation de la cédraie dans le massif. Ces circonstances peuvent se résumer en trois points. Le premier tient à la position biogéographique charnière du Mont-Ventoux qui est un point de rencontre entre faunes de type boréal et faunes de type méditerranéen (BLONDEL 1978). Le deuxième point tient à l'amplitude altitudinale de la cédraie située à mi-pente du versant sud de la montagne, entre les cotes 800 m et 1200 m, ce qui lui permet d'être colonisée par des oiseaux de basse altitude comme le Rossignol (*Luscinia megarhynchos*) ou le Pic vert (*Picus viridis*) et des espèces qui trouvent dans cette formation leur limite inférieure de répartition altitudinale, le Pic noir (*Dryocopus martius*) ou la Mésange nonnette (*Parus palustris*). Le troisième point enfin tient à la qualité de l'ambiance forestière réalisée par cette cédraie où coexistent des arbres de plusieurs générations et un sous-bois de feuillus bien développé. Ces trois points, surtout le dernier, expliquent la structure complexe du paysage végétal dans lequel se déplient toutes les guildes ou "groupes fonctionnels" de l'avifaune sylvatique européenne.

Ce concept de guilde est particulièrement utile chez les oiseaux pour exprimer leur organisation dans l'espace tridimensionnel en fonction de la diversité des plans d'organisation sur lesquels l'évolution les a construits, cette diversité étant une réponse aux multiples opportunités offertes par l'architecture du paysage forestier. Dans un contexte biogéographique donné, l'architecture forestière



Photo 2 : Mésange à longue queue

Photo J. Blondel



Photo 3 : Sitelle torchepot

Photo J. Blondel

est définie par la diversité des essences, une stratification bien précise de ces dernières, qui diffère d'une essence à l'autre, une distribution en classes d'âge qui est fonction de la démographie des arbres, et une certaine quantité de bois mort, sur pied ou à terre (cf. BLONDEL 1995 b). A l'époque où l'analyse des peuplements d'oiseaux de la cédraie a été faite (années 1970) la cédraie était une forêt multistrate comportant un important sous-étage de feuillus et une gamme élargie de classes d'âges, particulièrement favorable à la diversité biologique. Le peuplement d'oiseaux a répondu à cette complexité de l'architecture végétale en se structurant en guildes dont on trouve tous les représentants de l'avifaune sylvatique européenne. La guilde des Mésanges (genre *Parus*) par exemple, rassemble cinq des six espèces que compte l'avifaune de France, ce qui est exceptionnel dans une forêt française : les mésanges charbonnière (*Parus major*), bleue (*P. caeruleus*), noire (*P. ater*), huppée (*P. cristatus*) et nonnette (*P. palustris*). Un moyen simple et global de rendre compte de l'importance de la stratification forestière pour structurer les peuplements d'oiseaux est d'analyser les relations qui existent entre la diversité du peuplement d'oiseaux et le nombre de strates de végétation (BLONDEL et al. 1973). Cette relation, calculée pour 9 peuplements forestiers du Mont-Ventoux s'est avérée hautement significative (Cf. Fig. 2).

L'avifaune des cédraies dans le contexte de l'histoire des oiseaux forestiers d'Europe

Bien que la reconstitution des peuplements d'oiseaux du passé soit impossible du fait de l'indigence des archives de passereaux fossiles, ce que

nous savons de l'histoire évolutive, du dynamisme spatio-temporel et de l'écologie probable des espèces d'oiseaux au cours du Plio-Pléistocène

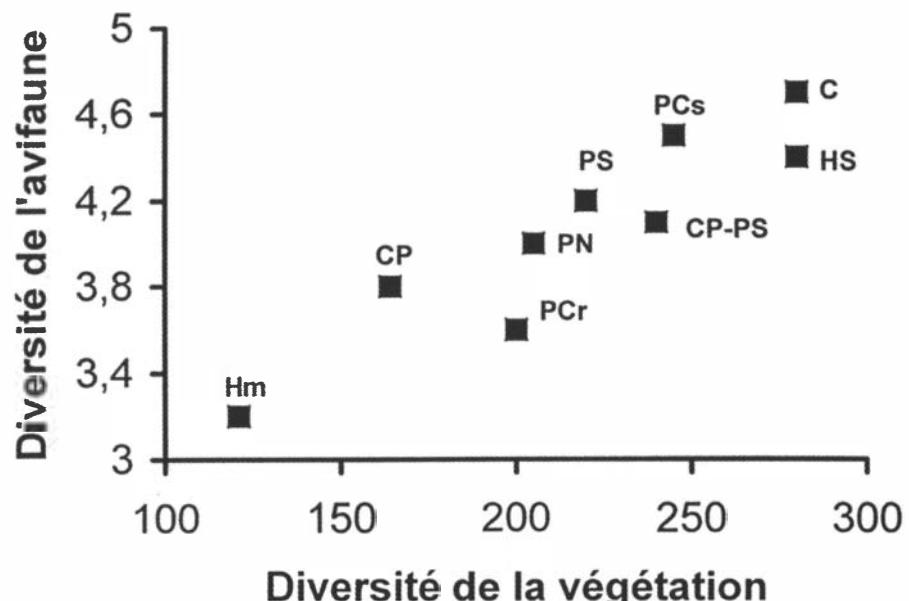


Fig. 2 : Relation entre la diversité de l'avifaune et celle de la végétation (structure verticale) dans neuf formations forestières du Mont-Ventoux. Pour les oiseaux l'indice utilisé est la diversité informatique de Shannon. L'indice de diversité de la végétation a été calculé par analyse combinatoire qui exprime les probabilités d'occurrence de la végétation dans des compartiments d'espace limités par les strates dont les planchers sont conventionnellement fixés à des intervalles d'amplitude croissante de raison 2 (BLONDEL et CUVILLIER 1977). Le niveau de corrélation entre les deux indices est $r=0.82$ ($P<0.001$). Hm : hêtraie mésophile ; CP : bois de Chêne pubescent ; PCr : Pins à crochet en reboisement ; PN : Pin noir ; PS : Pin sylvestre ; PCs : Pin à crochet spontané ; CP-PS : boisement mixte de Chêne pubescent et Pin sylvestre ; C : cédraie ; HS : Hêtraie-sapinière (d'après Blondel 1976).

permet d'inférer la composition des avifaunes liées au cèdre à partir de la connaissance des distributions passées du genre *Cedrus*. En effet, les cèdres actuels (ou leurs proches parents du passé) ont vécu la même histoire que celle des oiseaux (ou de leurs proches parents) qui leurs sont associés.

Un caractère majeur des formations forestières d'Europe est l'homogénéité des peuplements d'oiseaux qui les habitent (BLONDEL & VIGNE 1993, MÖNKÖNNEN 1994, BLONDEL & MOURER-CHAUVIRÉ 1998). Cette homogénéité est l'héritage de l'histoire qu'a vécue le Paléarctique occidental depuis les grandes péjorations climatiques qui s'amorcèrent dès le Miocène moyen pour culminer avec les crises glaciaires du Pléistocène. Pour des raisons liées à la configuration géographique des grandes masses continentales et des barrières à la dispersion, les flores et les faunes du Paléarctique occidental ont beaucoup plus pâti de ces péjorations climatiques que celles des deux autres grandes régions similaires de l'Hémisphère Nord, l'Asie tempérée de l'Est et l'Amérique du Nord, qui ont vécu la même histoire Tertiaire et Quaternaire. C'est ainsi par exemple que la richesse en oiseaux de la Chine et de la Mandchourie réunies (1000 espèces) est à peu près le double de celle du Paléarctique occidental (500 espèces) alors que les superficies concernées par ces régions sont du même ordre de grandeur (106 km²) (BLONDEL et MOURER-CHAUVIRÉ 1998). L'explication de cet appauvrissement réside probablement dans le fait que les crises climatiques Pliopléistocènes ont frappé beaucoup plus durement les biotas du Paléarctique occidental que ceux des deux autres régions, comme l'ont montré JAHN (1991) et LATHAM & RICKLEFS (1993) pour les arbres dont le nombre s'élève à 729 espèces en Asie de l'Est, 253 en Amérique du Nord, mais 124 seulement dans le Paléarctique occidental. D'importantes différences dans les taux d'extinction des biotas du Paléarctique occidental par rapport à ceux des deux autres régions tiennent à ce que les biotas du Paléarctique occidental se sont trouvés piégés dans les refuges méditerranéens et d'Asie du sud-ouest lors des épisodes glaciaires, les grandes barrières orientées

est-ouest (chaînes de montagne, Méditerranée, Sahara) les ayant empêché de gagner les régions tropicales. En revanche, en Amérique du Nord et en Asie de l'Est, une continuité permanente depuis le Pliocène entre les régions tempérées et les régions subtropicales et tropicales situées plus au sud leur a permis de trouver les refuges nécessaires à leur survie pendant les grandes péjorations climatiques. Ces différences expliquent aussi la représentation beaucoup plus importante d'oiseaux d'origine tropicale dans les forêts tempérées du Paléarctique oriental et d'Amérique du Nord (respectivement 10% et 25%) que dans les forêts homologues d'Europe qui ne comportent pratiquement pas d'espèces d'origine tropicale (moins de 1%).

Cet appauvrissement généralisé des avifaunes forestières d'Europe par rapport à celles d'autres régions semblables de l'Hémisphère Nord, est associé, pour les mêmes causes historiques, à un phénomène très particulier de remarquable homogénéité des avifaunes. La zonation actuelle des grandes ceintures forestières, boréale, némorale, méditerranéenne, chacune caractérisée par un cortège d'essences forestières qui lui est propre, devrait s'accompagner d'une zonation des peuplements d'oiseaux avec des cortèges d'espèces plus ou moins spécifiques à chacune, notamment dans l'aire méditerranéenne où l'endémisme forestier est particulièrement élevé (100 espèces d'arbres dominants contre une trentaine dans la zone némorale). Il n'en est rien. A quelques nuances près, les avifaunes forestières des zones némorale et méditerranéenne du Paléarctique occidental sont remarquablement homogènes, y compris en Afrique du Nord, au point que la composition en oiseaux des vieilles forêts du Paléarctique occidental est à peu près la même, qu'on se trouve dans une chênaie de Chêne vert d'Espagne ou de Corse, dans une forêt de Chêne pédonculé du Bassin parisien ou dans une hêtraie des Vosges (BLONDEL 1995, BLONDEL et ARONSON 1999). La raison de ce phénomène tient à ce que la zonation des ceintures de végétation telle qu'elle apparaît aujourd'hui en période interglaciaire a davantage été l'exception que la règle depuis le Pliocène. La bonne vingtaine

de grandes oscillations climatiques qui ont caractérisé les 2,3 derniers millions d'années, avec une périodicité de quelque 100 000 ans, a fait que les conditions glaciaires ont été la règle et les épisodes interglaciaires telle que celui dont nous bénéficions aujourd'hui l'exception (VAN DONK 1976, HUNTLEY 1993). La concentration et le mélange des biomes forestiers du Paléarctique occidental et de leurs faunes associées dans les refuges méridionaux au cours des épisodes glaciaires ont empêché l'isolement géographique des biotas qui aurait été nécessaire aux processus de différenciation évolutive par isolement géographique selon le modèle de spéciation allopatrique. Le déploiement géographique et la zonation latitudinale actuelle des grands biomes forestiers ont eu une histoire trop brève, de l'ordre de quelques milliers d'années tout au plus (MCGLONE 1996), pour que des différenciations évolutives aient pu se produire à l'échelle des espèces chez les oiseaux (HUNTLEY 1988). Ces faits expliquent que mises à part quelques rares exceptions (par exemple les Sittelles méso-géennes), toutes les espèces qui peuplent ces forêts sont largement répandues dans les forêts du Paléarctique occidental, y compris en Afrique du Nord. De ce fait, il n'existe pas de "syndrome de Méditerranéité" des peuplements d'oiseaux, qui ferait des forêts méditerranéennes une entité biogéographique distincte de celle d'Europe tempérée. Même en Afrique du Nord, il n'existe pas à proprement parler d'espèces endémiques des formations forestières si l'on excepte le Pic de Levaillant (*Picus vaillantii*), vicariant du Pic vert européen et la Sittelle de Ledant (*Sitta ledanti*), endémique des forêts de Kabylie.

Conclusion

Faisant réellement ou potentiellement partie de la flore indigène d'une grande partie de l'étage montagnard-méditerranéen en de nombreuses régions du pourtour méditerranéen, le cèdre est une essence forestière majeure et noble de grande importance écologique, forestière et économique. Au vu de notre analyse, la cédraie est

à l'évidence un habitat de qualité pour les oiseaux et probablement aussi pour bien d'autres composantes des écosystèmes forestiers même si, pour des raisons d'ordre historique, aucune espèce ne lui est particulièrement liée. Une analyse plus poussée de l'avifaune des multiples structures de végétation et variantes que permet la plasticité des cèdres quant à leur amplitude altitudinale et bioclimatique, accentuerait encore le rôle de cette essence pour l'avifaune forestière méditerranéenne, car peu de formations forestières ne lui sont aussi favorables. Le succès des opérations de reboisement en cèdre, non seulement au plan forestier mais pour l'écologie générale des zones

reboisées, atteste de la place qui lui revient dans la réhabilitation d'écosystèmes forestiers comme on l'a constaté par exemple au Mont-Ventoux (BLONDEL 1976, DU MERLE 1978, BARBÉRO et al. 1978).

J.B.

Remerciements

Je remercie vivement Laurent Amsellem pour ses conseils en statistiques et Michel Thévenot pour des données inédites sur la cédraie du Maroc.

Références

- Barbéro, M., du Merle, P., Guende, G. et Quézel, P. 1978. La végétation du Mont Ventoux. *La Terre et la Vie* suppl. 1, 21-38.
- Blondel, J. 1970. Biogéographie des oiseaux nicheurs en Provence occidentale, du Mont-Ventoux à la mer Méditerranée. *L'Oiseau et R.F.O.* 40, 1-47.
- Blondel, J. 1976. L'influence des reboisements sur les communautés d'oiseaux, l'exemple du Mont-Ventoux. *Ann. Sci. Forest.* 33, 221-245.
- Blondel, J. 1978. L'avifaune du Mont-Ventoux, essai de synthèse biogéographique et écologique. *La Terre et la Vie* 32, Suppl. 1, 111-145.
- Blondel, J. 1995a. Biogéographie, Approche Ecologique et Evolutive. Paris, Masson.
- Blondel, J. 1995b. La dynamique de la forêt naturelle. *Forêt Méditerranéenne* 16, 239-246.
- Blondel, J. and Aronson, J. 1999. Biology and Wildlife in the Mediterranean Region. Oxford University Press, Oxford.
- Blondel, J. et Cuvillier, R., 1977. Une méthode simple et rapide pour décrire les habitats d'oiseaux : le stratscope. *Oikos* 29, 326-331.
- Blondel, J., Ferry, C. et Frochot, B. 1970. La méthode des indices ponctuels d'abondance (I.P.A.) ou des relevés d'avifaune par "stations d'écoute". *Alauda* 38, 55-71.
- Blondel, J., Ferry, C. et Frochot, B. 1973. Avifaune et végétation, essai d'analyse de la diversité. *Alauda* 41, 63-84.
- Blondel, J. and Mourer-Chauviré, C. 1998. Evolution and History of the western Palaearctic avifauna. *Trends Ecol. Evol.* 13, 488-492.
- Blondel, J. and J.-D. Vigne. 1993. Space, time, and man as determinants of diversity of birds and mammals in the Mediterranean region. In *Species Diversity in Ecological Communities* (R. E. Ricklefs and D. Schlüter eds.) Chicago, Chicago Univ. Press, 135-146.
- Brodkorb, P. 1971. Origin and evolution of birds. In *Avian Biology*, vol. 1 (D. S. Farner and J. R. King, eds.) Academic Press, New York, 19-55.
- Du Merle, P. 1978. Le massif du Ventoux, Vaucluse. Eléments d'une synthèse écologique. *La Terre et la Vie*, Suppl. 1, 1-314.
- Huntley, B. 1988. European post-glacial vegetation history : a new perspective. *Acta XIX Congr. Intern. Ornithol.*, Ottawa, National Museum of Natural Sciences, 1061-1077.
- Huntley, B. 1993. Species-richness in north-temperate zone forests. *J. Biogeogr.* 20, 163-180.
- Jahn, G. 1991. Temperate deciduous forests of Europe. In *Temperate deciduous forests* (E. Röhrlig and B. Ulrich, eds.) Elsevier, Amsterdam, 377-502.
- Latham, R. E. and Ricklefs, R. E. 1993. Continental comparisons of temperate-zone tree species diversity. In *Species diversity in ecological communities : historical and geographical perspectives* (R. E. Ricklefs and D. Schlüter, Eds). Chicago Univ. Press, Chicago, 294-314.
- McGlone, M. S. 1996. When history matters: scale, time, climate and tree diversity. *Global Ecol. Biogeogr. Lett.* 5, 309-314.
- Mönkkönen, M. 1994. Diversity patterns in Palaearctic and Nearctic forest bird assemblages. *J. Biogeogr.* 21, 183-195.
- Muller, Y. 1988. Recherches sur l'écologie des oiseaux forestiers des Vosges du Nord. IV. Etude de l'avifaune nicheuse de la succession du pin sylvestre. *L'Oiseau et R.F.O.* 58, 89-112.
- Newton, I. 1972. Finches. Collins, London
- Pons, A. 1998. L'histoire du genre *Cedrus* d'après les données paléobotaniques disponibles. *Forêt Méditerranéenne* 19, 236-242.
- Quézel, P. 1998. Cèdres et cédraies du pourtour méditerranéen : signification bioclimatique et phytogéographique. *Forêt Méditerranéenne* 19, 243-260.
- Thévenot, M. 1979. Contribution à l'étude écologique des passereaux forestiers du plateau central et de la corniche du Moyen Atlas (Maroc). Thèse 3^e cycle, Univ. De Lyon.
- Van Donk, J. (1976). An ¹⁸O record of the Atlantic Ocean for the entire Pleistocene. *Mem. Geol. Soc. America* 145, 147-164.