

Les communautés animales associées au cèdre, l'exemple des oiseaux

par Jacques BLONDEL

La cédraie est une forêt particulièrement riche et diversifiée. L'analyse de la composition et de la structure des communautés d'oiseaux des cédraies, mais aussi celle d'autres groupes d'animaux et de végétaux révèle que cette essence a permis le retour spontané du cortège faunistique et floristique caractéristique des espaces forestiers de son étage bioclimatique.

Introduction

Les cèdres, notamment le cèdre de l'Atlas, ayant souvent été utilisés comme essences de reboisement, il convient de s'interroger sur leur aptitude à favoriser la constitution ou la reconstitution de communautés forestières riches et diversifiées, non seulement dans leurs dimensions forestières, mais aussi dans les autres compartiments de la biodiversité, en particulier les animaux. L'objet de cet article est d'utiliser les oiseaux comme modèle de référence pour apprécier l'aptitude du cèdre à « reconstituer » des peuplements sylvatiques, étant entendu que, par leur diversité taxinomique et fonctionnelle, les oiseaux sont traditionnellement considérés comme de bons indicateurs de l'état de maturité des écosystèmes forestiers.

Certes, les oiseaux ne « pèsent » pas lourd, au propre comme au figuré dans les écosystèmes forestiers, mais ils ont bien d'autres qualités qui les rendent nécessaires par le rôle qu'ils jouent dans plusieurs fonctions vitales de la forêt : fonction régulatrice de populations d'insectes ravageurs, de recyclage de la matière organique, et, surtout, agents de dispersion des diaspores végétales, parfois du pollen. Par ailleurs, l'organisation de leurs peuplements dans les trois dimensions de l'espace et le fait que l'avifaune sylvatique européenne comprenne des représentants des principaux niveaux des pyramides trophiques en font un excellent révélateur de l'état de maturité d'un écosystème forestier. Leur accès relativement facile à l'observation, voire à l'expérimentation, permet d'obtenir bien plus facilement que pour la plupart des autres groupes végétaux et animaux, de précieuses informations sur le niveau de maturité et de complexité d'un écosystème. Cet aspect des peuplements d'oiseaux contribue à répondre à la question de savoir si le cèdre est un « intégrateur d'écosystèmes ».

1 - Ce programme conçu et financé par la Délégation générale à la recherche scientifique et technique (DGRST) réunit des spécialistes de nombreuses disciplines.

En France, toutes les cédraies sont issues d'opération de reboisement, ce qui ne veut pas dire, comme on le verra plus loin, que l'espèce soit « exotique ». Il en existe une quinzaine dont les plus importantes par leur extension et leur intérêt forestier sont celles du Mont-Ventoux, du Luberon dans le département de Vaucluse, et celle du Rialsesse dans l'Aude. C'est essentiellement de la cédraie du Mont-Ventoux dont il sera question ici car, par son histoire, son étendue et la mise en œuvre d'un beau programme de recherche pluridisciplinaire dans les années 1970¹, cette cédraie est la mieux connue. Introduit dans la sous-série supérieure du chêne vert et dans la série supra-méditerranéenne du chêne pubescent, *sensu* Quézel (BARBÉRO et QUÉZEL 1987), le cèdre de l'Atlas *Cedrus atlantica* trouve dans ces étages un optimum bioclimatique qui favorise sa régénération et lui permet de réaliser un couvert favorable au retour d'essences spontanées et du cortège floristique qui leur est associé. La question posée est la suivante : alors que pendant des siècles, une exploitation excessive de l'ensemble de la montagne par coupe, essartage et pâturage a conduit au délabrement des sols et à la disparition progressive des espèces végétales et animales, les grands travaux de Restauration des terrains de montagne (RTM) entrepris à partir des années 1860 ont-ils permis une remontée biologique de nature à reconstituer d'authentiques écosystèmes forestiers ? S'agissant du cèdre, la question est d'autant plus intéressante que cette espèce est souvent considérée comme candidat potentiel pour accompagner la forêt dans le contexte actuel de réchauffement du climat.

Les peuplements d'oiseaux de la cédraie

Tab. I :
Richesse spécifique (nombre d'espèces) et densité des peuplements d'oiseaux de sept forêts de conifères.

C'est encore l'analyse comparative d'une série de peuplements forestiers qui permet le mieux d'apprécier la qualité des performances d'un écosystème forestier en termes

d'efficacité forestière et de biodiversité. L'analyse sera conduite à deux échelles d'espace, d'abord à celle du Paléarctique occidental le long d'un gradient latitudinal, ensuite à l'échelle régionale du Mont-Ventoux.

L'avifaune de la cédraie du Mont-Ventoux et celle d'autres forêts de conifères

Sept communautés d'oiseaux habitant des forêts de belle venue le long d'un gradient latitudinal allant des Vosges à l'Afrique du Nord ont été analysées : deux dans des 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) (BLONDEL 2000).

Au total 48 espèces d'oiseaux ont été identifiées dans ces sept formations forestières. Les richesses spécifiques de chaque peuplement 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 sont, elles aussi, fort variables avec un minimum de 27,8 couples d'oiseaux nicheurs/10 ha 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 (années 1970), était traitée en futaie jardinée par bouquets, et à l'existence de nombreuses essences compagnes dont l'introduction du cèdre avait favorisé le retour spontané : hêtre, chêne pubescent, érables (champêtre, opale, de Montpellier et leurs hybrides), sorbiers (alisier blanc, sorbier des oiseleurs, sorbier domestique).

Si l'on excepte la pineraie de pin d'Alep, habitat toujours très pauvre en oiseaux, toutes les autres formations possèdent un cortège d'espèces forestières typique de l'en-

	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 (couples / 10 ha)	80.6	37.5	63.8	50.0	57.9	60.9	27.8

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

semble des forêts d'Europe. 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 en Corse et le Pic de Levaillant, vicariant du pic vert européen, au Maroc), toutes les autres espèces sont présentes ou pourraient l'être dans les sept forêts. Cette homogénéité des peuplements n'a rien de surprenant au vu de l'histoire des avifaunes sylvatiques du Paléarctique occidental. La composition des peuplements d'oiseaux des cédraies ne présente pas de caractère particulier en ce sens qu'aucune espèce 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 tient à ce que ces deux essences ont des exigences écologiques voisines (QUÉZEL 1998), et qui confirme que les oiseaux sont davantage sensibles à l'architecture de la végétation et à son organisation dans l'espace 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 de plusieurs espèces comme le Beccroisé des sapins, les Roitelets huppé et triple-bandeau, les Mésanges huppée et noire ou le Venturon qui sont réguliers dans la plupart des forêts de conifères d'Europe mais absents des forêts caducifoliées.

L'avifaune de la cédraie du Mont-Ventoux par rapport à celle des autres massifs forestiers

À l'échelle du Mont-Ventoux, douze formations forestières spontanées et de reboisement ont été analysées selon un protocole décrit ailleurs (BLONDEL 1976). L'analyse a révélé les points suivants :

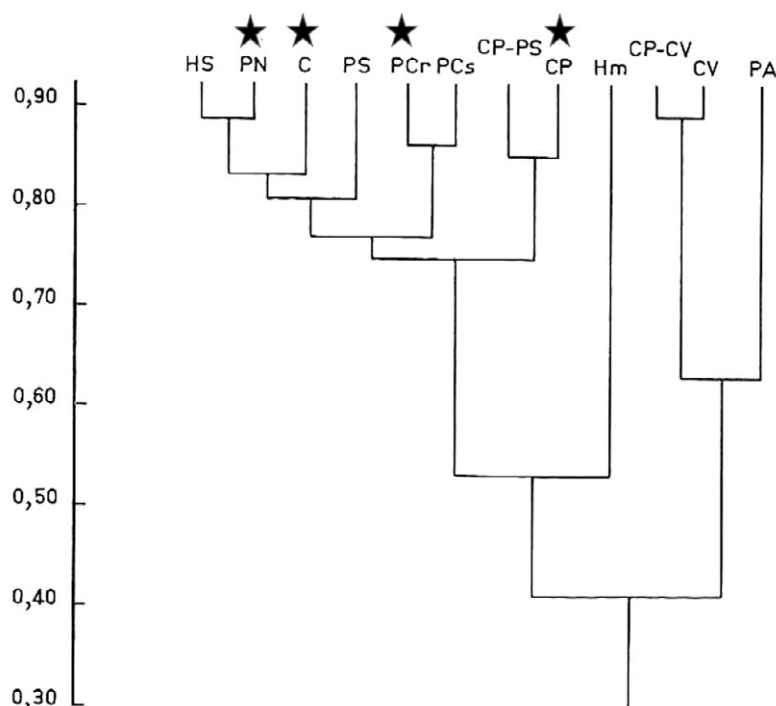
- la répartition des 51 espèces d'oiseaux recensées dans les différentes formations forestières du massif ne diffère pas statistiquement entre formations de reboisement et îlots de formations spontanées qui ont servi

de référence. Les reboisements ont donc « reconstruit » une avifaune forestière car ils abritent le même cortège d'espèces que les formations spontanées, qu'elles soient dominées par le pin sylvestre ou par le pin à crochets. Les coefficients de similarité entre les peuplements d'oiseaux des différentes formations ne permettent pas d'isoler les reboisements des formations spontanées, les reboisements n'ayant pas « sélectionné » un type d'avifaune qui les individualiserait par rapport aux autres formations forestières (Cf. Fig. 1). Huit formations, dont cinq sont spontanées et trois de reboisement, forment un ensemble homogène dont les éléments sont reliés entre eux à un niveau de similitude de 0,75, ce qui est très élevé. On voit en particulier sur la Fig. 1 que les six forêts résineuses de montagne (de reboisement et spontanées) ont des coefficients de similitude très élevés, compris entre 0,77 pour la branche qui les supporte et 0,89 entre la hêtraie-sapinière et la pineraie de pins noirs ;

- la cédraie s'intercale entre la pineraie de pins noirs et la pineraie de pins sylvestres (Fig. 1) mais appartient clairement au groupe des forêts de conifères. En outre, c'est la cédraie qui abrite les espèces les plus exigeantes dans la sélection de leur habitat comme le Pic noir, l'Autour des palombes, le Roitelet huppé ou le Bouvreuil pivoine ;

- une Analyse en composantes principales (ACP) a révélé que les descripteurs qui apportent le plus d'information sur les normes de sélection de l'habitat par les

Fig. 1 :
Niveaux de ressemblance entre peuplements d'oiseaux de 12 systèmes forestiers spontanés ou de reboisement (★) dans le massif du Mont-Ventoux.
HS : hêtraie-sapinière ;
PN : pineraie de pins noirs ;
C : cédraie ;
PS : pineraie de pins sylvestres ;
PCr : pineraie de pins à crochets (reboisement) ;
PCs : pineraie de pins à crochets (spontanés) ;
CP : chênaie de chênes pubescents ;
CV : chênaie de chênes verts ;
Hm : hêtraie mésophile ;
PA : pineraie de pins d'Alep.
Distances calculées sur les densités spécifiques par l'indice de Nei (programme SIMGEND) (d'après Blondel 1976).



2 - Une guildes est un petit groupe d'espèces, souvent étroitement apparentées, qui se partagent selon des normes précises, une ressource importante du milieu.

3 - Le système de gestion forestière a bien changé depuis, notamment en raison d'une homogénéisation du peuplement quant à sa structure et à sa composition.

espèces sont la première espèce végétale dominante, suivi de paramètres de structure comme la stratification, la hauteur du toit de la végétation. De fait, la Fig. 2 montre qu'il existe une relation étroite entre la diversité du peuplement d'oiseaux et la diversité de structure de la végétation. Plus le paysage forestier est structurellement diversifié, plus la communauté d'oiseaux contient des espèces rares et exigeantes dans le choix de leur habitat (espèces spécialistes).

Une analyse détaillée de la structure des peuplements en termes de répartition des espèces en « groupes fonctionnels » ou « guildes »² rend compte de la diversité des plans d'organisation sur lesquels l'évolution a construit les oiseaux. Dans un contexte biogéographique donné, l'avifaune s'organise en fonction de l'architecture forestière qui se caractérise par la diversité des essences, leur stratification qui diffère d'une essence à l'autre, leur distribution en classes d'âge, laquelle dépend de la démographie des arbres, et la quantité de bois mort, sur pied ou à terre. Le mode de gestion qui valorise le mieux cette architecture est la futaie jardinée par bouquets où se trouvent bien représentées toutes les guildes composant l'avifaune sylvestre européenne. A titre d'exemple, la guildes des mésanges, spécialisée dans l'exploitation des insectes des rameaux et des aiguilles de conifères, rassemble cinq des six espèces que compte l'avifaune de France, ce qui est exceptionnel dans une forêt française ; la guildes des polyphages du sol, caractérisée notamment par les turridés comme les grives et les merles accélère

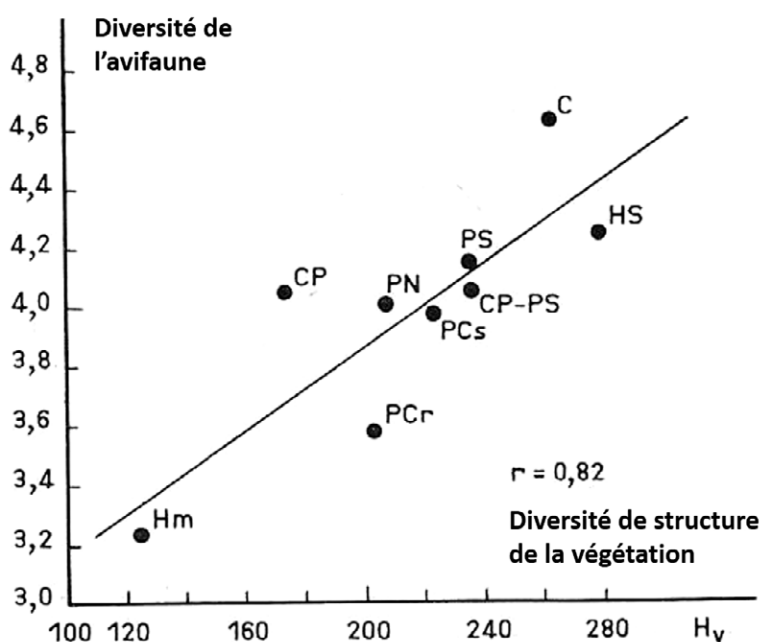
les processus de décomposition et d'incorporation dans le sol de la matière organique ; la guildes des sittelles et des pics, spécialisée dans l'exploitation des insectes xylophages et de leurs larves contribue à maintenir la santé de l'écosystème forestier.

La cédraie, intégrateur d'écosystèmes ?

Les travaux effectués dans les années 1970 sous les auspices de la DGRST avaient fait du Mont-Ventoux un laboratoire d'analyse de la structure et du fonctionnement des écosystèmes forestiers peu productifs de moyenne montagne du sud de la France. A ce titre le programme avait porté sur les inventaires, souvent accompagnés d'estimations quantitatives, de nombreux groupes de vertébrés (oiseaux, reptiles), et d'invertébrés (fourmis, acridiens, lépidoptères, araignées, nématodes), avec un accent particulier sur le statut des espèces qualifiées à l'époque « d'utiles » ou de « nuisibles ». Ces travaux, dont les principales conclusions furent publiées dans *La Terre et la Vie* (DU MERLE 1978), rendaient bien compte du caractère intégrateur des reboisements, en particulier de la cédraie qui fut une réussite forestière. Toutes les conditions d'une ambiance forestière favorable aux oiseaux et à bien d'autres compartiments de la biodiversité étaient réunies³ : présence de feuillus et de conifères, coexistence de buissons et de très grands arbres, port de ces derniers dont les grosses branches présentent un angle d'attache ouvert avec le tronc et qui sont séparées par de vastes espaces libres, écorce crevassée des vieux arbres où les insectes trouvent refuge, strate herbacée riche et diversifiée, etc. Bref, la diversité floristique et de structure de la forêt, notamment lorsque coexistent feuillus et conifères, créent la gamme complète des habitats de l'avifaune forestière européenne qui comporte des grands rapaces arboricoles (autour, épervier, buse variable), des oiseaux qui creusent leur loge de nidification dans les arbres (pics), des espèces de buissons (fauvettes, pouillots), des espèces qui se nourrissent et nichent dans les grosses branches mortes pourvues de cavités (rouge queue à front blanc, mésange huppée), et le cortège des oiseaux qui nichent et se nourrissent dans les arbres (mésanges, sittelles, grimpereaux, fringilles) en se partageant l'espace et les ressources selon des normes

Fig. 2 :

Relation entre la diversité de l'avifaune et la diversité de structure de la végétation (Blondel 1976).



précises. Par ailleurs, des profils pédologiques ont révélé que sous un peuplement âgé de 115 ans, issu des premiers semis de cèdre réalisés à la fin du XIX^e siècle, la litière est bien développée, colonisée localement par un chevelu dense de radicelles de cèdre, et le pH est très peu acide et riche en boulettes fécales de microfaune qui traduisent une activité biologique importante, plus proche de celles des sols couverts de chênes verts que d'autres résineux (THINON 1978). Au moment où l'étude fut conduite la cédraie du Mont-Ventoux était une « futaie jardinée mélangée par larges bouquets entrecoupés de taches très denses et très vigoureuses de semis, fourrés, gaulis et perchis » (ARRIGHI 1972) dans laquelle on trouvait quatre générations d'arbres, ce qui faisait dire à GOBERT et PAUTOU (1969) que « *Le massif est une véritable forêt subspontanée dont les strates inférieures arbustives, herbacée et muscinale restent celles des massifs voisins de chênes pubescents* » avec une représentation importante de buis, érable opale, amélanchier, cytise, coronille, etc. Le hêtre, le chêne pubescent et le chêne vert se sont largement régénérés dans la cédraie qui a en quelque sorte préparé leur retour.

Le cèdre en France méditerranéenne

Un petit retour sur l'histoire permettra de répondre à la question parfois controversée de la place du cèdre dans la forêt méditerranéenne française. Typiquement méditerranéen, le genre *Cedrus* est très anciennement implanté dans la région, dès le début du Tertiaire, au Paléogène, il y a 55 millions d'années (PONS 1998). L'arbre connu des éclipses, au moins sur les rives nord de la Méditerranée mais son dynamisme spatio-temporel et son adaptabilité lors des grandes flexures climatiques permirent au genre de se répandre bien au nord de son aire actuelle de distribution (PONS 1987). Si l'on s'en tient aux communautés animales associées à la forêt, contrairement à bien d'autres essences de repeuplement comme le Sapin de Douglas ou d'autres essences thermophiles que l'on serait tenté d'introduire pour lutter contre le réchauffement climatique, le cèdre, pour des raisons liées à son histoire, permet et favorise le retour de communautés sylvestres typiques des écosystèmes forestiers méditerranéens car ces formations forestières et

Le cèdre est-il une espèce exotique envahissante ?

La question est légitime puisque le cèdre de l'Atlas a été introduit en France dans plusieurs localités par plantation ou semis dans le courant du XIX^e siècle, notamment dans le cadre du grand programme de Restauration des terrains en montagne (RTM) entrepris sous le Second Empire. Mais plusieurs arguments plaident en faveur d'une « subspontanéité » de cette essence dans l'espace méditerranéen français. D'abord, comme l'ont montré les travaux du paléobotaniste Armand Pons, le cèdre de l'Atlas a existé sur les rives nord de la Méditerranée pendant le dernier Interglaciaire (- 125 000 à -110 000 ans), sous un bioclimat peu différent de l'actuel, mais il ne survécut pas à la dernière glaciation, dite de Würm (-115 000 à - 11 700 ans). Ensuite, le cèdre de l'Atlas appartient à un groupe de quatre espèces originaires du Moyen-Orient, d'Afrique du Nord et de l'Himalaya. Mise à part l'espèce himalayenne, les trois autres ont évolué dans le périmètre méditerranéen au sein de cortèges végétaux et animaux caractéristiques d'un bioclimat méditerranéen. Sachant que les processus évolutifs opèrent à des échelles de temps qui se comptent en centaines de milliers d'années, il n'y a rien d'étonnant à ce qu'aussitôt réintroduite l'espèce retrouve son cortège d'espèces compagnes, végétales et animales qu'elle n'avait quitté que depuis peu... Le cèdre de l'Atlas est donc bien « chez lui » en Méditerranée française et n'a donc rien « d'exotique envahissant ».

leurs faunes associées ont partagé la même histoire, au moins depuis le début du Néogène⁴. Après plusieurs épisodes d'extension et d'éclipse, la réintroduction du cèdre dans des régions d'où il avait disparu n'a donc pas été une « découverte » pour l'avifaune qui n'a fait que retrouver une essence avec laquelle elle a évolué depuis le Pliocène (5 millions d'années). L'analyse de son histoire et la manière dont il accompagne la remontée d'écosystèmes authentiquement forestiers montrent bien qu'il a toute sa place dans les forêts méditerranéennes dont ses qualités sylvicoles, écosystémiques et esthétiques en font assurément un arbre d'avenir.

4 - Sur l'échelle des temps géologiques, le Néogène succède au Paléogène il y a 23 millions d'années et s'achève il y a 2,6 millions d'années avec le début du Quaternaire.

Jacques BLONDEL
Directeur de
recherche émérite
CEFE-CNRS,
Montpellier
Mél : jac.blondel@
wanadoo.fr

J.B.



Photo 1 :
La Sittelle torchepot,
un oiseau typique des
vieilles forêts.
Photo J.B.

Références

- Arrigui, J. 1972. Forêt communale de Bedoin. ONF, Avignon.
- Barbéro, M. et Quézel, P. 1987. La végétation du Ventoux. *Etudes vauclusiennes* 3, 79-84.
- 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. 2000. Peuplements d'oiseaux des cédraies méditerranéennes. *Forêt Méditerranéenne* 20, 191-197.
- Du Merle, P. (ed.) 1978. Le massif du Ventoux, Vaucluse. Eléments d'une synthèse écologique. *La Terre et la Vie*, Suppl. 1, 1-314.
- Gobert, J. et Pautou, G. 1969. Feuille de Vaison-la-Romaine (XXX-40), contribution à l'étude botanique du Ventoux. Doc. Carte Végétation des Alpes. VII, 145-194.
- 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.
- Thinon, M. 1978. Quelques aspects floristiques et pédologiques de l'incidence écologique des reboisements du Mont Ventoux. *La Terre et la Vie*, Suppl. 1978, 67-110.

Résumé

Une analyse comparée de la composition et de la structure des communautés d'oiseaux de la cédraie du Mont-Ventoux et de plusieurs autres communautés liées à des peuplements de conifères révèle que la cédraie est particulièrement riche et diversifiée. On montre en particulier que tous les groupes fonctionnels caractéristiques de l'avifaune sylvestre européenne y sont représentés. Par ailleurs, en termes d'abondance d'oiseaux, la cédraie s'est révélée être l'habitat le plus riche de tous les massifs forestiers du Mont-Ventoux. L'analyse d'autres groupes animaux et végétaux révèle aussi que cette essence a permis le retour spontané de peuplements caractéristiques du cortège faunistique et floristique des espaces forestiers caractéristiques de cet étage bioclimatique. Même s'il s'agit d'une essence de reboisement, le cèdre fait réellement partie de la flore européenne, le genre *Cedrus* étant représenté par plusieurs espèces dans l'espace méditerranéen. Compte tenu de son caractère thermophile, il est probable que cette essence pourrait avoir un bel avenir dans le contexte du réchauffement du climat.

Summary

Birds as a case study of animal communities in cedar stands

From a comparative analysis of the composition and structure of twelve bird communities in forests on Mont Ventoux (S-E France), in both cedar and other evergreen stands, the cedar forest was found to be the richest in terms both of the number of species and their diversity. In particular, all the functional groups, or associations, of the European forest bird fauna are to be found in the cedar stands. In addition, breeding bird densities have been recorded as the highest so far reported in the forests of Mont Ventoux. An analysis of other animal and plant groups has also shown that the cedar contributes to the spontaneous recovery of communities which are characteristic of the animal and plant associations typical of this bioclimatic belt. Though reintroduced on Mont Ventoux, the cedar there definitely belongs to a Mediterranean genus, making it a species typical of Mediterranean forests along with several other species of this genus in the eastern part of the Mediterranean Rim and in North Africa. Since this species (*Atlas*) is fairly well adapted to warm ecosystems, it should be a good candidate for use in efforts for adapting Mediterranean forests to global change in the context of ongoing climate warming.