

Travaux scientifiques du Parc national de la Vanoise

Recueillis et publiés sous la direction
de Philippe TRAUB
Directeur du Parc national

Sous l'égide du Conseil scientifique
Présidé par Dominique GAUTHIER

Ce tome a été préparé sous la responsabilité de
Jean-Pierre MARTINOT
(Pôle Patrimoine, Parc national de la Vanoise)

Tome XXIII – 2006

Ministère de l'Écologie
et du Développement Durable
Direction de la Nature et des Paysages
Parc national de la Vanoise
135 rue du docteur Julliard
Boîte postale 705
F 73007 Chambéry cedex
Téléphone +33 (0)4 79 62 30 54
Télécopie +33 (0)4 79 96 37 18
Internet www.vanoise.com

ISSN 0180-961 X

SOMMAIRE

CONTENTS	p.3
COMPOSITION DU CONSEIL SCIENTIFIQUE	p.4
LECTURE CRITIQUE DES ARTICLES	p.5
LISTE DES COLLABORATEURS DU VOLUME	p.5

CONTRIBUTIONS SCIENTIFIQUES

Évolutions des couvertures détritiques supraglaciaires dans le massif de la Vanoise après le Petit Âge glaciaire : glacier de Pramort, glacier Inférieur des Balmes, glacier de l'Invernet / Marion GUISSSET et Philip DELINE ..p.7

Interactions entre grands écroulements rocheux et glaciers dans le massif de la Vanoise pendant le Tardiglaciaire et l'Holocène : l'exemple des secteurs de Rocafort et de l'Invernet / Marion GUISSSET et Philip DELINEp.29

Évolution du glacier de Gébroulaz (Vanoise) au cours des 100 dernières années / Christian VINCENT et Renaud BLANC

Apport de la fouille archéologique du Rocher du Château à la compréhension de la dynamique sédimentaire holocène de la plaine de Bessans (Savoie, France) / Éric THIRAUT et Céline PALLIER

Danosoma fasciata (L.) (Coleoptera, Elateridae), espèce patrimoniale et emblématique : distribution et habitat aux abords du massif de la Vanoise / Benoît DODELIN et Lucien LESEIGNEUR.....

Statut des populations de Bouquetins des Alpes dans le Parc national de la Vanoise après 40 ans de protection / Irène GIRARD

ÉTUDES COMPLÉMENTAIRES SUR L'AVIFAUNE DE MONTAGNE EN VANOISE

I. GALLIFORMES DE MONTAGNE : relevés de terrain et exploitation des données

Préambule

Sur la séparation des niches écologiques chez les galliformes de montagne en Vanoise / Jean-Pierre MARTINOT et Philippe LEBRETON

Études écologiques des galliformes de montagne : compléments méthodologiques / Philippe LEBRETON et Irène GIRARD

Séparation des niches écologiques chez les galliformes de montagne en Vanoise in : *Game and Wildlife Science*, 20 : 259-286 / Clément CALENGE, Marcel BIRKAN et Philippe LEBRETON. Résumés en français et anglais

II. COMMENT ET POURQUOI LA RICHESSE AVIFAUNISTIQUE ÉVOLUE-T-ELLE EN MONTAGNE ?

Préambule

A. Mise au point / Philippe LEBRETON et Irène GIRARD

B. Transect avifaunistique : évolution de l'avifaune sur un gradient d'altitude en Vanoise / Philippe LEBRETON et Hubert TOURNIER

Le rôle des caractères biologiques dans l'étagement de l'avifaune en montagne / Philippe LEBRETON

Structuration de l'avifaune des milieux herbacés d'altitude / Philippe LEBRETON

CONTENTS

Members of the scientific committee.....	p.4
Members of the reading committee.....	p.5
List of contributors	p.5
Evolution of supraglacial debris cover in the Vanoise massif after the Little Ice Age : the case studies of the Glacier de Pramort, Glacier Inférieur des Balmes, Glacier de l'Invernet / Marion GUISSET and Philip DELINE	p.7
Interactions between large rock avalanches and glaciers in the Vanoise range during the Late Glacial and the Holocene, French Alps. Exemples of Rocafort and Invernet / Marion GUISSET and Philip DELINE	p.29
Change of the Gebroulaz glacier (Vanoise) during the last hundred years/ Christian VINCENT and Renaud BLANC	p.49
Contribution of the archaeological excavation of Rocher du Château to the understanding of the Holocene sedimentary of the plain of Bessans (Savoie, France) / Éric THIRAULT and Céline PALLIER	p.65
<i>Danosoma fasciata</i> (L.) (Coleoptera, Elateridae), cultural and emblematic species : distribution and habitat around the Vanoise massif./ Benoît DODELIN and Lucien LESEIGNEUR.....	p.85
The Alpine ibex populations of the Vanoise National Park after 40 years of protection / Irène GIRARD	p.95
SUPPLEMENTARY STUDIES ON MOUNTAIN BIRDS IN VANOISE	
<i>I. GALLIFORM BIRDS : Field assesments and data analysis</i>	
Preamble	p.117
Separation of Ecological Niches, or how galliform Birds live together in Vanoise / Jean-Pierre MARTINOT and Philippe LEBRETON	p.119
Complements on the sampling and the effects of exposition concerning Galliform Birds studied in Vanoise / Philippe LEBRETON and Irène GIRARD	p.147
Separation of ecological niches of galliforme mountain birds in the Northern Alps (Vanoise National Park) <i>in : Game and Wildlife Science</i> , 20 : 259-286 / Clément CALENGE, Marcel BIRKAN and Philippe LEBRETON. Abstract	p.159
<i>II. HOW AND WHY DOES BIRD SPECIES DIVERSITY VARY IN MOUNTAIN AREAS ?</i>	
Preamble	p.161
A. Clarification / Philippe LEBRETON and Irène GIRARD	p.163
B. Evolution of the avifauna on the altitudinal gradient in Vanoise / Philippe LEBRETON and Hubert TOURNIER	p.177
Biological traits of Birdlife in Mountain Environment / Philippe LEBRETON	p.211
Structure of the Avifauna in Alpine Herbaceous Environment / Philippe LEBRETON	p.235

COMPOSITION DU CONSEIL SCIENTIFIQUE DU PARC NATIONAL DE LA VANOISÉ

Président :

M. Dominique GAUTHIER, Directeur du Laboratoire départemental vétérinaire et d'hygiène alimentaire (Gap) - Mammalogie, interactions activités humaines / faune sauvage.

Vice-Présidents :

Mme Isabelle MAUZ, CEMAGREF (Grenoble) - Sociologie de l'environnement.

M. Gérard NICOU, Université de Savoie (Chambéry) - Hydrogéologie - Géologie des formations superficielles.

M. Dominique ALLAINE, Laboratoire de biométrie et de biologie évolutive (Villeurbanne) - Écologie évolutive, dynamique des populations.

Mme Françoise BALLE, Conservateur en chef du patrimoine, Conservation du Patrimoine de la Savoie (Chambéry) - Archéologie.

M. Bruno BASSANO, Parco nazionale Gran Paradiso - Écologie et éco-pathologie de la faune sauvage.

M. Jacques BLONDEL, CEFE, UMR 5175 (Montpellier) - Biogéographie, biologie des populations animales et biologie de la conservation.

M. Philippe CHOLER, Laboratoire d'écologie alpine, Université Joseph Fourier (Grenoble) - Flore alpine et écologie fonctionnelle des communautés végétales alpines.

M. Philippe FLEURY, SUACI Montagne, GIS Alpes du Nord (Chambéry) - Agronomie.

M. Serge FUDRAL, Université de Savoie (Chambéry) - Géosciences, géologie structurale.

M. Raphaël LARRERE, INRA - STEPE (Ivry sur Seine) - Sociologue et spécialiste d'éthique environnementale.

M. Pierre LE QUEAU, Université Pierre Mendès France (Grenoble) - Sociologie.

M. Philippe LEBRETON, Professeur retraité de l'Université Lyon 1 - Biologie végétale, ornithologie.

M. Jean-Paul LEGROS, INRA - Unité LISAH, Directeur de recherche INRA (Montpellier) - spécialiste de science du sol.

M. Jean-Pierre LUMARET, Laboratoire de zoogéographie, Université Paul Valéry (Montpellier) - Biodiversité et entomofaune.

M. Yann MAGNANI, Office national de la chasse et de la faune sauvage / CNERA. Faune de montagne / (Sevrier) - Gestion des Galliformes de montagne.

M. Olivier MANNEVILLE, Laboratoire de biologie alpine, Université Joseph Fourier (Grenoble) - Écologie végétale ; typologie, fonctionnement et dynamique des systèmes tourbeux et marécageux.

M. Claude MIAUD, Enseignant-chercheur, Université de Savoie (Chambéry) - Biologie des populations.

M. André MIQUET, Conservatoire du Patrimoine naturel de la Savoie (Le Bourget du Lac) - Biologie de la faune sauvage, gestion du patrimoine naturel.

M. Louis REYNAUD, Retraité Laboratoire de glaciologie CNRS, Université Joseph Fourier (Grenoble).

M. Daniel ROYBIN, GIS Alpes du Nord (Chambéry).

Mme Irène TILL-BOTTRAUD, Laboratoire d'écologie alpine, Université Joseph Fourier (Grenoble) - Biologie, génétique des populations de plantes.

M. Hubert TOURNIER, Laboratoire dynamique des écosystèmes d'altitude, Université de Savoie (Chambéry) - Écologie et ornithologie.

Membres associés du Comité :

M. Michel BARTOLI - Compétences dans le domaine de la forêt.

M. Xavier BERNIER - Compétences dans le domaine de la géographie.

M. Jean-François LYON-CAEN - Compétences dans le domaine de l'architecture.

M. André PALLUEL-GUILLARD - Compétences dans le domaine de l'histoire.

Mme Anne SGARD - Compétences dans le domaine de la géographie sociale.

ONT CONTRIBUÉ À LA LECTURE CRITIQUE DES ARTICLES DE CE TOME

Françoise BALLET, Conservateur du patrimoine, archéologie (Chambéry).

Jacques-Léopold BROCHIER, Centre d'archéologie préhistorique de Valence.

Clément CALENGE, Laboratoire de biométrie et biologie évolutive, Université Claude Bernard (Lyon 1)

Laurence ELLISON, Office national de la chasse et de la faune sauvage (Montpellier).

Serge FUDRAL, Laboratoire EDYTEM, Université de Savoie (Chambéry).

Dominique GAUTHIER, Directeur du Laboratoire départemental vétérinaire et d'hygiène alimentaire (Gap).

Philippe LEBRETON, Professeur retraité de l'Université Lyon 1.

Yann MAGNANI, Office national de la chasse et de la faune sauvage / CNERA. Faune de montagne (Sevrier).

Jean-Pierre MARTINOT, Pôle patrimoine, Parc national de la Vanoise (Chambéry).

Gérard NICOUUD, Laboratoire EDYTEM, Université de Savoie (Chambéry).

Liste des collaborateurs du volume

Irène GIRARD - Parc national de la Vanoise

Michaël DELORME - Parc national de la Vanoise

Coordination : Sophie JOUTY, Documentaliste indépendante, Chambéry

ÉVOLUTIONS DES COUVERTURES DÉTRITIQUES SUPRAGLACIAIRES DANS LE MASSIF DE LA VANOISE APRÈS LE PETIT ÂGE GLACIAIRE : GLACIER DE PRAMORT, GLACIER INFÉRIEUR DES BALMES, GLACIER DE L'INVERNÉT.

par Marion GUISSET¹ et Philip DELINE²

Sommaire

Introduction

1. Retrait du glacier de Pramort et évolution de sa couverture détritique
 - 1.1 Caractéristiques de la couverture détritique du glacier de Pramort
 - 1.2 Retrait glaciaire et évolution fini-/post-PAG (Petit Âge Glaciaire) de la couverture détritique supraglaciaire de Pramort
2. Écroulements rocheux récents et couverture détritique du glacier Inférieur des Balmes
 - 2.1 La couverture détritique du secteur proximal du glacier Inférieur des Balmes
 - 2.2 Caractéristiques du dépôt d'écroulement majeur
 - 2.3 Dynamique glaciaire et développement d'une couverture détritique fini-/ post-PAG
3. La couverture détritique actuelle du glacier de l'Invernét
 - 3.1 Étude géomorphologique et approche lithologique des dépôts détritiques supraglaciaires
 - 3.2 Processus d'alimentation et mise en place de la couverture détritique
 - 3.3 Présence d'une couverture détritique supraglaciaire pendant l'Holocène

Conclusion

Bibliographie

Résumé. La couverture détritique continue présente dans la zone d'ablation des glaciers noirs va par son effet isolant perturber la dynamique glaciaire. Il est par conséquent nécessaire de tenir compte du caractère instable des couvertures détritiques pour l'étude des fluctuations glaciaires. L'observation de trois glaciers du massif de la Vanoise met en évidence plusieurs évolutions détritiques postérieures au Petit Âge Glaciaire (PAG). Sur le glacier de Pramort, largement couvert à la fin du PAG, une "veine blanche" latérale semble avoir disparu parallèlement au retrait de la langue confluent de la Grande Motte, alors que la couverture détritique du glacier Inférieur des Balmes (vallon du Clou, Haute-Tarentaise) a probablement connu une genèse progressive fini-/ post-PAG. Entre 1911 et 1946, le dépôt supraglaciaire d'un écroulement rocheux ($V > 1 \times 10^6 \text{ m}^3$) a considérablement renforcé cette couverture et engendre encore aujourd'hui un état "quasi-stagnant" du secteur distal du glacier. Les caractéristiques des dépôts détritiques qui composent la couverture actuelle du glacier de l'Invernét (Haute-Tarentaise) renseignent sur les processus morphogéniques dont ils résultent tandis que différents indices géomorphologiques suggèrent la présence discontinue dans le temps d'une couverture détritique holocène.

Mots-clés : glacier noir, couverture détritique, post-PAG, Vanoise, glacier de Pramort, glacier Inférieur des Balmes, glacier de l'Invernét.

Evolution of supraglacial debris covers in the Vanoise massif after the Little Ice Age : the case studies of the Glacier de Pramort, Glacier Inférieur des Balmes, Glacier de l'Invernét.

Abstract. The continuous debris layer in the debris-covered glaciers ablation zone is able to upset the glacial dynamics, due to its insulating effect. It is thus necessary to take into account the unstable character of debris covers when studying glacial fluctuations. The close observation of three glaciers in the Vanoise massif outlines several stages of debris cover distribution and composition after the Little Ice Age (LIA). On the Glacier de Pramort, widely covered by the end of the LIA, a lateral "white vein" seems to have disappeared in connection with the retraction of the confluent tongue of the Glacier de la Grande Motte ; whereas the debris cover on the Glacier Inférieur des Balmes (vallon du Clou, Haute-Tarentaise) probably underwent a progressive genesis at the end or after the LIA. Between 1911 and 1946, the supraglacial deposit from rock avalanche ($V > 1 \times 10^6 \text{ m}^3$) seriously reinforced this cover, still today determining a "quasi-stagnant" state of the distal part of the glacier. The debris characteristics of the current cover of the Glacier de l'Invernét (Haute-Tarentaise) give indications on the geomorphic processes responsible for their formation, while different geomorphological indicators suggest the discontinuous presence in time of a holocene debris cover.

Key-words : Debris-covered glacier, debris cover, post-LIA, Vanoise, glacier de Pramort, glacier Inférieur des Balmes, glacier de l'Invernét.

1- marion.guisset@unito.it - EDYTEM, Université de Savoie - 73376 Le Bourget du Lac Cedex

2- philip.deline@uni-savoie.fr - EDYTEM, Université de Savoie - 73376 Le Bourget du Lac Cedex

Evoluzione delle coperture detritiche sopragliaciali nel massiccio della Vanoise dopo la Piccola Età Glaciale : i casi del Glacier de Pramort, del Glacier Inférieur des Balmes, del Glacier de l'Invernet.

Riassunto. La copertura detritica continua presente nella zona di ablazione dei ghiacciai neri per il suo effetto isolante modifica la dinamica glaciale. Di conseguenza è necessario tenere conto del carattere instabile delle coperture detritiche per lo studio delle fluttuazioni glaciali. L'osservazione di tre ghiacciai del massiccio della Vanoise mette in evidenza parecchi cambiamenti nella distribuzione e composizione delle coperture detritiche posteriori alla Piccola Età Glaciale (PEG). Sul Glacier de Pramort, ampiamente coperto di detrito alla fine della PEG, una "vena bianca" laterale sembra essere scomparsa in coincidenza con il ritiro della lingua confluyente della Grande Motte, mentre la copertura detritica del Glacier Inférieur des Balmes (vallon du Clou, Haute-Tarentaise) si è probabilmente generata in modo progressivo durante la fine e/o dopo la PEG. Tra 1911 e 1946, il deposito sopragliaciale d'un crollo roccioso ($V > 1 \times 10^6 \text{ m}^3$) ha rinforzato in modo considerevole questa copertura detritica e genera ancora oggi uno stato "quasi-stagnante" del settore distale del ghiacciaio. Le caratteristiche dei depositi detritici che compongono la copertura attuale del Glacier de l'Invernet (Haute-Tarentaise) danno informazioni sui processi morfogenetici da cui risultano, mentre diversi indizi geomorfologici suggeriscono la presenza discontinua nel tempo d'una copertura detritica olocenica.

Parole chiave : ghiacciaio nero, copertura detritica, post-PEG, Vanoise, glacier de Pramort, glacier Inférieur des Balmes, glacier de l'Invernet.

INTRODUCTION

Les glaciers noirs (*debris-covered glacier*) sont les glaciers dont la zone d'ablation présente une couverture détritique continue d'épaisseur décimétrique à métrique, c'est-à-dire une couche de débris rocheux hétérométriques ne laissant que rarement apparaître la glace. Fréquents dans les secteurs de haute montagne à forte énergie du relief comme l'Himalaya ou le Karakorum, les glaciers noirs s'observent également dans le massif de la Vanoise (fig. 1 ; GUISET, 2003). Parce que l'ablation glaciaire décroît lorsque l'épaisseur de la couverture détritique augmente, la dynamique des glaciers noirs est modifiée par rapport à celle des glaciers blancs : (1) faible amplitude des fluctuations du front des glaciers noirs, (2) faible altitude relative atteinte par le front, (3) moindre bilan de masse négatif pendant les périodes de retrait glaciaire, (4) complexe morainique généralement hypertrophié (DELINE, 2002). En partie contrôlés par les variations climatiques, les processus de versants et la dynamique glaciaire engendrent le caractère non permanent des couvertures détritiques. Notre recherche, sur trois glaciers de Vanoise (fig. 1), s'appuie sur différentes études (KIRKBRIDE, 2000 ; DELINE, 2002, 2005) mettant en évidence la tendance au développement des couvertures détritiques durant les décennies qui suivent le Petit Âge Glaciaire (PAG). Les complexes morainiques et les couvertures des glaciers noirs enregistrent par ailleurs, à différents pas de temps, les changements environnementaux ainsi que les processus morphodynamiques de versants, particulièrement les écroulements rocheux qui témoignent des modifications du pergélisol de paroi.

1. RETRAIT DU GLACIER DE PRAMORT ET ÉVOLUTION DE SA COUVERTURE DÉTRITIQUE

Au fond du vallon de Champagny (Vanoise), dominé par le glacier de Prémou et la face NW de la Grande Motte, le glacier régénéré de Pramort ou de Rosolin Derrière est un important glacier noir de Vanoise (fig. 1).

1.1 Caractéristiques de la couverture détritique du glacier de Pramort

Le glacier de Pramort présente sur l'ensemble de sa surface (~ 87 ha) une couverture détritique continue, d'épaisseur pluricentimétrique à pluridécimétrique, constituée d'un till supragliaciaire à granulométrie variable et hétérogénéité pétrographique. Depuis l'amont du glacier, où huit cônes nivoglaciers faiblement prononcés mais crevassés s'observent à l'aplomb des séracs du glacier de Prémou, jusqu'à son front, la glace n'apparaît qu'à l'occasion des crevasses et bédrières (fig. 2). Le front vers 2 375 m d'altitude est délimité par des parois de glace stratifiée et par un large portail glaciaire d'une dizaine de mètres de haut. Trois secteurs peuvent être distingués au sein de la couverture détritique du glacier de Pramort en fonction (1) de l'épaisseur et de la granulométrie des débris qui la composent, (2) du modelé supragliaciaire et (3) du processus majeur de l'alimentation en matériel rocheux :

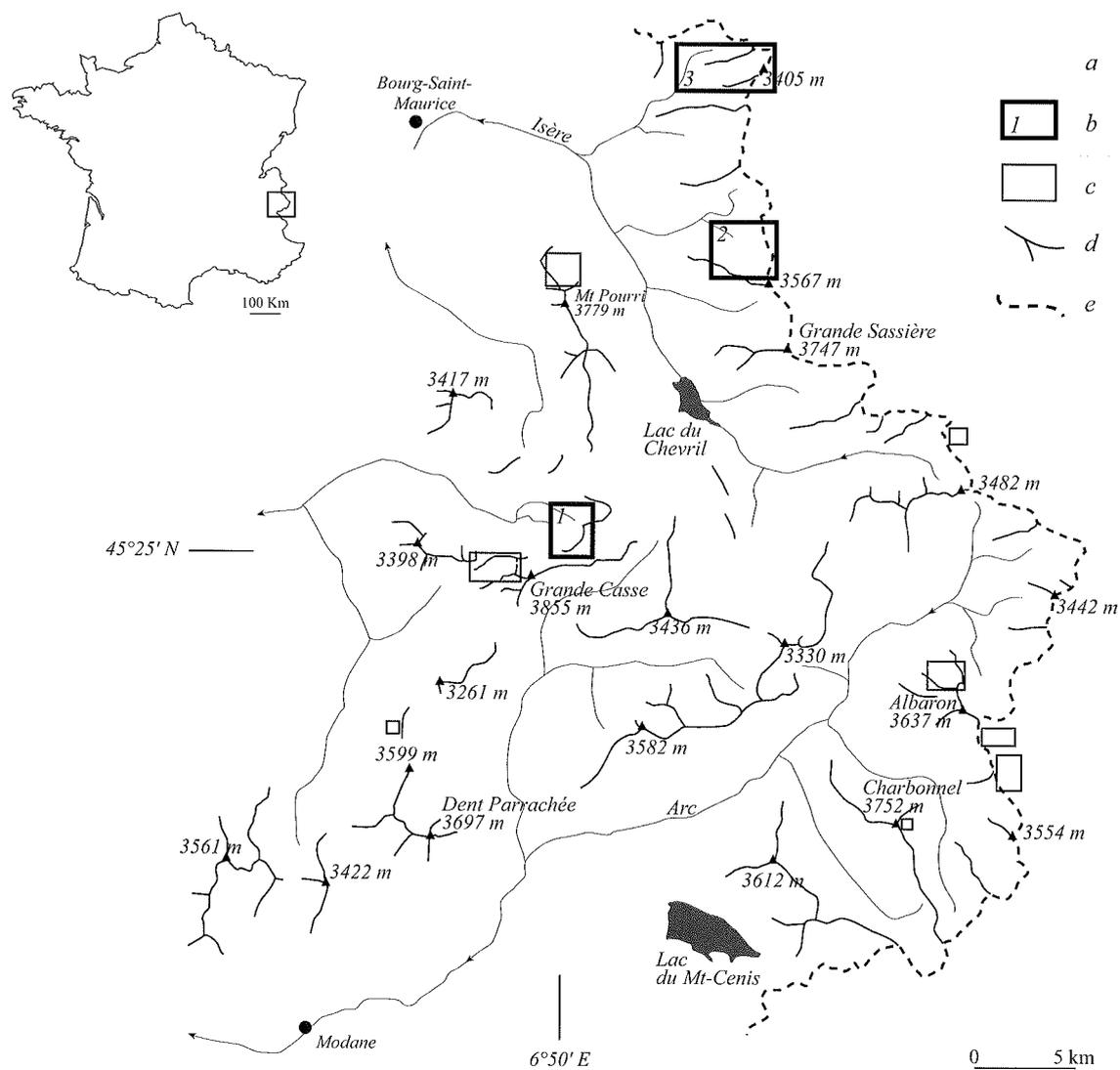


Figure 1. Carte du massif de la Vanoise (secteurs nord et est)
 a : glaciers ; b : terrains d'étude (1 : glacier de Pramort ; 2 : glacier Inférieur des Balmes ; 3 : glacier de l'Invernet) ;
 c : glaciers noirs ; d : lignes de crêtes ; e : dorsale et frontière franco-italienne.

- **Couverture à matériel fin du secteur amont et de la marge gauche du secteur frontal du glacier (secteur A)**

Le secteur A présente une couverture continue d'épaisseur pluricentimétrique constituée de débris souvent en plaques et de taille centi- à pluricentimétrique (fig. 2). À partir de 2 480 m, un large sillon drainé par des bédrières hiérarchisées et sinueuses occupe la marge gauche du glacier. L'érosion des eaux et l'ablation différentielle engendrent le recul et le raidissement des flancs des parois de glace (BENN et EVANS, 1998), ce qui entraîne une lente évolution de la topographie et un remaniement permanent des débris rocheux supraglaciaires.

- **Secteur central du glacier : couverture d'épaisseur moyenne et moraine médiane (secteur B)**

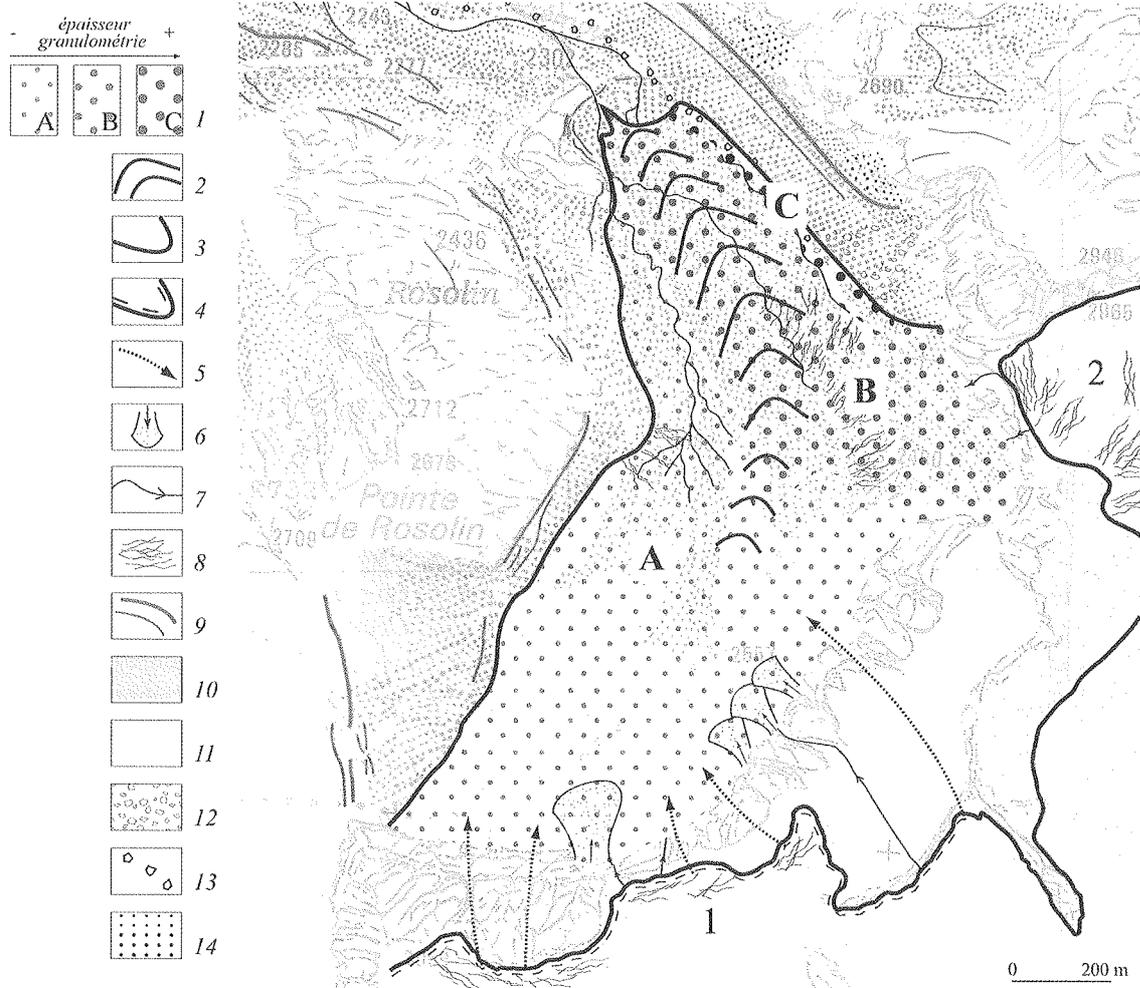
Du front à 2 480 m d'altitude, la couverture du secteur central du glacier, d'épaisseur décimétrique voire pluridécimétrique, se compose de matrice et de débris hétérométriques (< 60 cm de grand axe), essentiellement sub-anguleux, disposés selon un granoclassement vertical inverse (fig. 2).

On observe fréquemment l'émersion de débris intraglaciaires pluridécimétriques alignés selon l'axe longitudinal du glacier et recouverts de matériel de plus petite taille emballé dans une matrice abondante. Ils pourraient correspondre à l'émersion de septa détritiques (cloisons de débris subverticales contenues dans le glacier) qui déposent progressivement leur charge détritique à la surface du glacier, à mesure que celle-ci s'abaisse par fusion lors du déplacement du glacier vers l'aval (BENNETT et GLASSER, 1997). Bien qu'une couverture continue soit présente sur l'ensemble du glacier, le rôle protecteur et la multiplication des septa détritiques parallèles semblent engendrer la formation d'une large moraine médiane supraglaciaire formée par l'action dominante de l'ablation (type AD selon la classification de EYLES et ROGERSON, 1978). Les débris issus des parois de l'amont du bassin glaciaire peuvent (a) se déposer directement à la surface du glacier, en raison de son altitude relativement basse (appareil en zone d'ablation), ou (b) pénétrer dans le niveau de transport sous-glaciaire pour former un septum parallèle au lit du glacier. Ce septum devient subvertical et remonte vers les niveaux de transport intra- et supraglaciaire sous l'effet (1) des lignes de flux convergentes et ascendantes et (2) de la fusion de la glace (KIRKBRIDE, 1995). En provoquant une ablation glaciaire différentielle, ces flancs s'élèvent progressivement vers l'aval par rapport à la surface adjacente qui s'abaisse, jusqu'à ce qu'ils atteignent une pente critique à $\sim 30^\circ$ (fig. 2). Dans le secteur frontal du glacier ($\sim 2\ 375$ - $2\ 400$ m), le cordon s'élargit et ses flancs, principalement du fait du glissement des débris, décroissent. Les bédrières drainant les sillons de part et d'autre du cordon, tout en étant canalisées par la topographie, accentuent la protubérance médiane. L'épaisseur supérieure de la couverture détritique de la marge droite du glacier peut expliquer en partie le sillon droit et le dénivelé du flanc droit de la moraine supraglaciaire moins prononcés que ceux de rive gauche.

- **Une couverture plus épaisse sur la marge droite du secteur frontal du glacier (secteur C)**

La couverture détritique du secteur C présente, sur environ 40 m de large, de la bédrière latérale au flanc du glacier, une épaisseur pluridécimétrique supérieure à celle relevée pour les secteurs A et B (fig. 2). Constituée de débris centimétriques à métriques, la couverture est largement et directement alimentée par (1) les éboulements issus de la paroi supraglaciaire de rive droite et (2) par le remaniement du flanc interne de la moraine latérale droite, essentiellement lié au ruissellement qui déchausse progressivement les blocs cimentés dans le till. Cette alimentation est favorisée par l'importante dépression (≤ 80 m) de la surface du glacier vis-à-vis de la crête de la moraine. L'alignement grossier des plus gros blocs témoigne de la combinaison entre une alimentation en blocs régulière et leur déplacement à la surface du glacier (fig. 2).

Malgré ses irrégularités (secteurs A, B, C), la couverture détritique du glacier de Pramort se caractérise par un gradient d'épaississement amont-aval. Il résulte essentiellement du jeu de l'ablation différentielle et du transport glaciaire qui engendrent l'émersion accélérée des débris sur le secteur distal du glacier. La diversité pétrographique, la granulométrie et le faible émoussé des débris de l'ensemble de la couverture suggèrent qu'ils ont été principalement mobilisés par des processus de versants de fréquence élevée et d'intensité relativement faible (éboulements, éboulisation, avalanches de neige et de glace avec apport détritique). Au terme de cette description, il convient de se pencher sur les évolutions récentes de la couverture détritique supraglaciaire de Pramort afin de rendre compte d'un éventuel changement d'état blanc/noir du glacier en concomitance avec la fin du PAG.



1.2 Retrait glaciaire et évolution fini-/post-PAG de la couverture détritique supraglaciaire de Pramort

Quelques cartes et photographies permettent d'étudier l'état de la couverture détritique du glacier de Pramort depuis la fin du PAG. Cette reconstitution reste néanmoins délicate faute de documents suffisamment nombreux et de qualité :

- La carte de l'État Major français (1 : 80 000 ; feuille Bonneval, 179 bis) levée en 1864 présente quelques imprécisions (fig. 3a). Toutefois, la représentation du glacier de Pramort suggère la présence d'une étroite veine blanche sur sa marge droite et par conséquent d'un voile ou plus certainement d'une couverture détritique continue sur un plus vaste secteur du glacier (fig. 3a, 4a). Cette veine blanche, large d'environ 100 m dans le secteur de confluence avec la langue occidentale du glacier de la Grande Motte, s'amincit à proximité du front qui semble se situer à environ 2 170 m. Il est envisageable qu'au maximum du PAG le glacier ait construit les cordons morainiques latéro-frontaux observés 120 m plus à l'aval, à 2 150 m d'altitude. La discontinuité dans le tracé du secteur blanc de la partie proximale du glacier pourrait correspondre à un cordon médian supraglaciaire émergent ou à la présence de cônes nivo-glaciaires volumineux (fig. 3a, 4a).
- Sur la carte levée en 1902-1904 (1 : 20 000) par les services géographiques de l'Armée (feuille Tignes, 5), la couverture détritique s'étend sur le secteur distal du glacier, c'est-à-dire entre 2 440 m et son front (2 190 m). L'absence de débris supraglaciaires plus à l'amont semble toutefois être imputable à une erreur de relevés (fig. 4b).
- Un cliché de P. HELBRONNER réalisé en septembre 1911 montre le glacier dans un état entièrement noir hormis les cônes nivo-glaciaires et une bande blanche discontinue très réduite, longue d'environ 400 m (fig. 3b). Celle-ci, localisée dans un des sillons encadrant un large cordon médian, se forme à partir de la langue occidentale du glacier de la Grande Motte, encore rattachée au glacier de Pramort, et ne semble pouvoir être assimilée, dans sa partie distale, à un névé étant donné l'absence de neige fraîche ou résiduelle en d'autres points de la photographie (fig. 3b, 4b). Deux bédrières incisent profondément le secteur frontal du glacier, à l'aval de la barre rocheuse qui affleure légèrement, et découpent le front à environ 2 200 m (fig. 3b, 4b). Le flanc gauche du glacier n'a pu être déterminé qu'avec imprécision.
- En 1965, un lambeau de glace haut d'environ 40 m, partiellement rattaché au glacier, s'étend à l'aval de la barre rocheuse (fig. 3c). Ce lambeau peut résulter de l'abaissement de la surface et du retrait du glacier qui en dégageant la barre rocheuse, ont entraîné la séparation progressive du secteur frontal de l'appareil (fig. 3c, 4c). La fusion différentielle ultérieure de ce lambeau de glace morte a vraisemblablement engendré la formation d'accumulations de tills disposées sans organisation apparente. Le glacier de la Grande Motte s'est retiré à l'amont d'un gradin rocheux de plus de 100 m de commandement et n'alimente qu'indirectement (chutes de séracs) le glacier de Pramort. La nature de la très étroite bande blanche sur la marge droite n'a pu être déterminée.
- Le glacier s'est ensuite retiré à l'amont de la barre rocheuse (fig. 3d, 4d). Plusieurs photographies aériennes ou terrestres (1990-2004) attestent les évolutions mineures connues par le glacier et sa couverture détritique durant les quinze dernières années : recul du front supérieur à 10 m en moyenne, abaissement de la surface du glacier. Les deux ou trois cordons morainiques frontaux, de moins d'un mètre de commandement, sur ou à l'amont de la barre rocheuse, résultent vraisemblablement des fluctuations du début des années 1980 (fig. 3d).

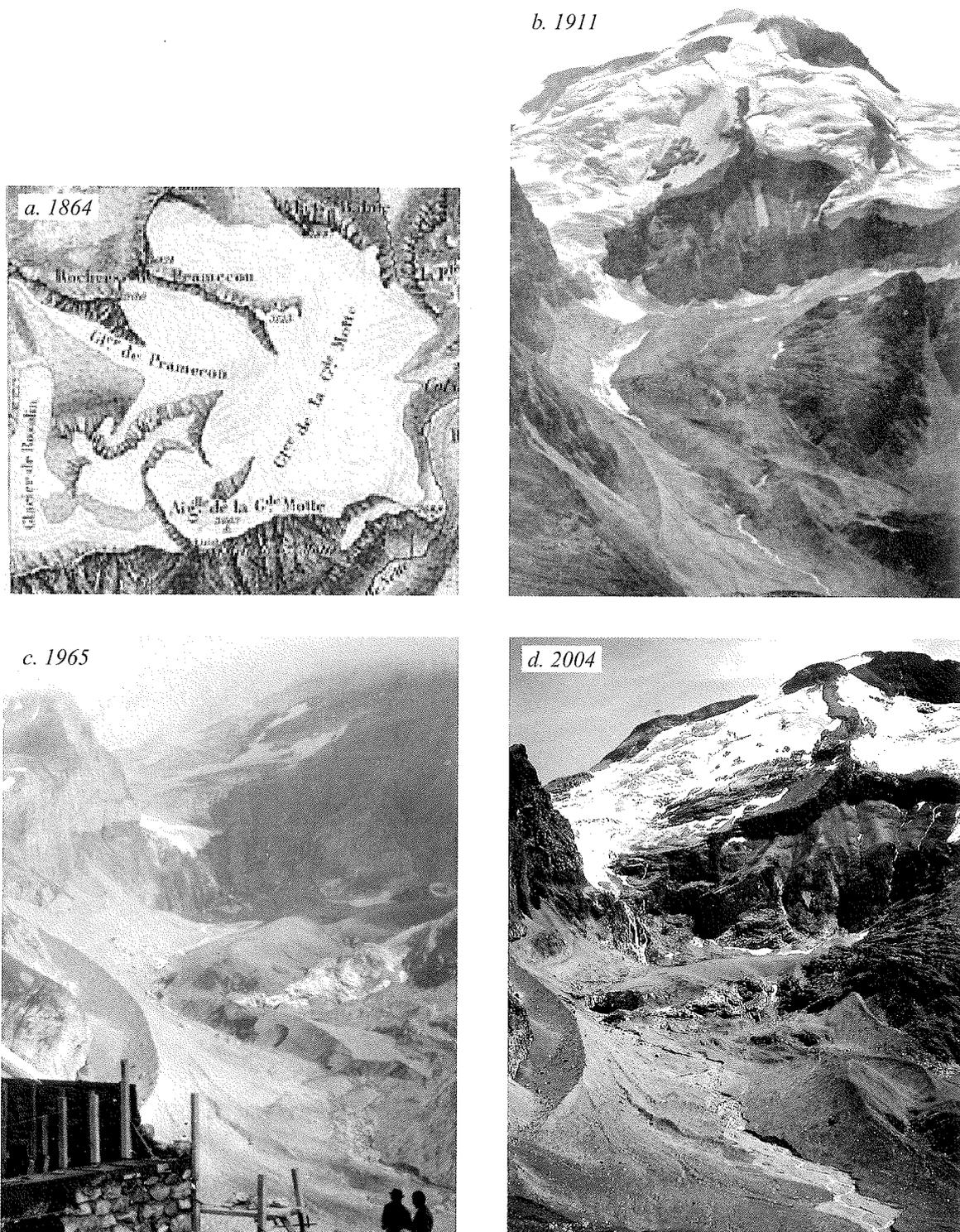


Figure 3. Évolution récente du glacier de Pramort

a- Détail carte de l'État Major français (1864), 1 : 80 000, feuille Bonneval, n°179 bis.

La rive gauche du glacier de Pramort n'est pas représentée, ce qui suppose une couverture détritique largement étendue et une étroite veine blanche issue de la langue occidentale du glacier de la Grande Motte (notée ici glacier de Pramecou).

b- Détail cliché HELBRONNER (09/1911), depuis le Tuf de la Grassa, (HELBRONNER, 1932).

c- Cliché ANCHIERI (08/1965), depuis le chalet du Grand Plan [RTM Savoie].

d- Cliché Marion GUISSSET (2004), depuis le chalet du Grand Plan.

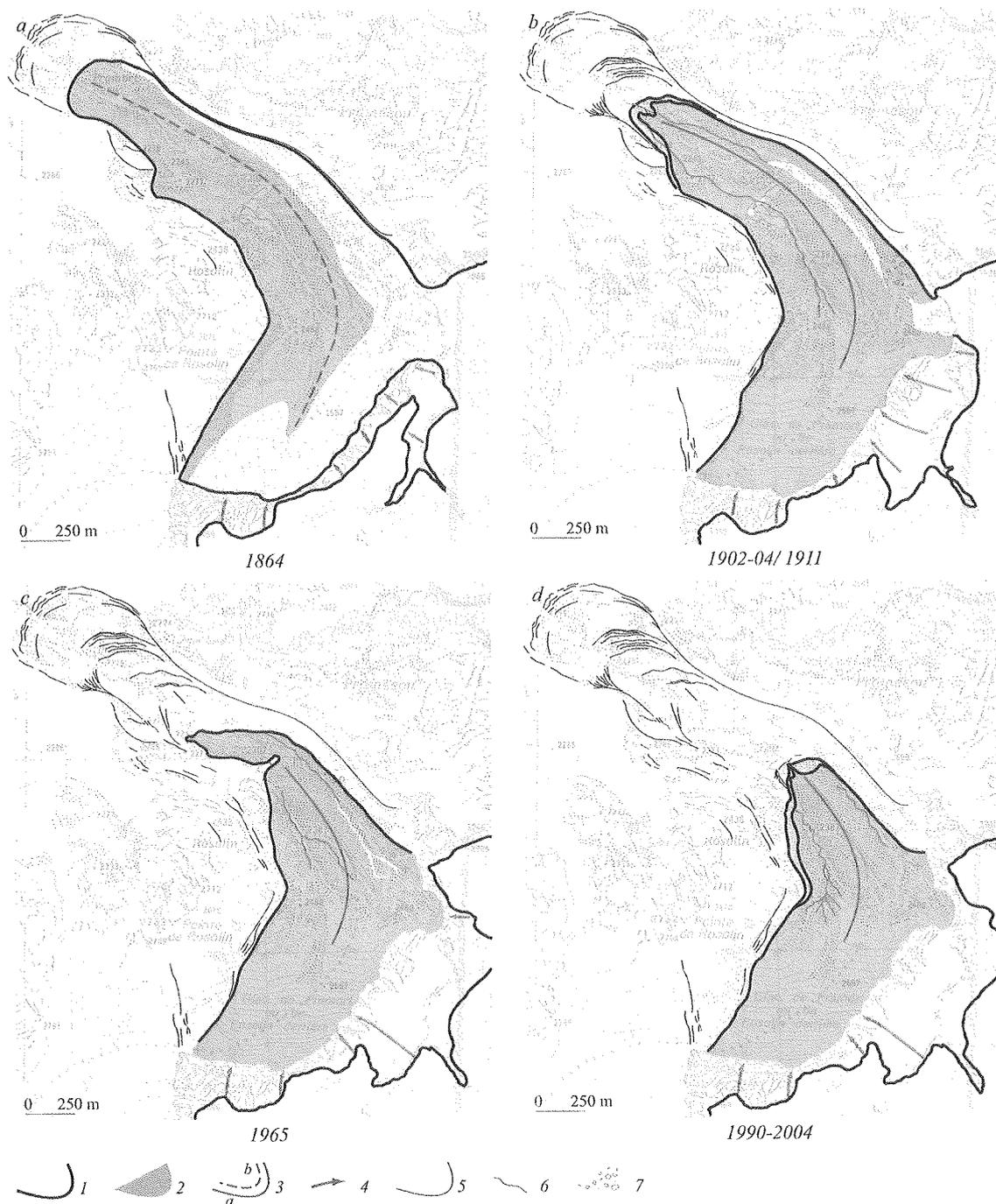


Figure 4. Reconstitution récente des fluctuations glaciaires et des variations de la couverture détritique du glacier de Pramort
Fond topo IGN, 1 : 25 000, 3633 ET, équidistance des courbes de niveau : 10 m.

1 : extension glaciaire ; 2 : couverture détritique supraglaciaire ; 3 : (a) moraine médiane reconnue, (b) supposée ;
4 : chutes de séracs ; 5 : crête morainique ; 6 : bédrières ; 7 : dépôt d'éboulement.

a- D'après carte de l'État Major français (1864), 1 : 80 000, feuille Bonneval, n°179 bis.

b-(a) d'après carte des services géographiques de l'Armée (1902-1904), 1 : 20 000, feuille Tignes, n°5.

(b) d'après cliché HELBRONNER (09/1911), depuis le Tuf de la Grassa, (Helbronner, 1932).

c- D'après cliché ANCHIERI (08/1965), depuis le chalet du Grand Plan [RTM Savoie].

d- D'après aérophotographie IGN 1990-495 ; 2004.

Le recul du glacier de Pramort, d'environ 1 550 m depuis le maximum du PAG, a été ponctué de petites réavancées ou de phases de stabilité relative et s'est accompagné d'un fort abaissement de sa surface. La réduction de l'alimentation en chutes de séracs et la séparation progressive du glacier de la Grande Motte semblent avoir largement influencé le retrait du glacier de Pramort et l'évolution de sa couverture détritique. L'étude des documents iconographiques suggère une légère extension de la couverture détritique en concomitance avec la fin du PAG et le début de l'interstade actuel. Déjà présente sur un secteur du glacier relativement large et étendu en 1864, la couverture détritique a rapidement acquis un aspect proche de l'actuel. Or, selon DELINE (2002, 2005), les décennies qui suivent le PAG sont fréquemment caractérisées par une extension de la couverture détritique des glaciers noirs. Cette extension résulterait (1) d'un bilan détritique du glacier positif (Ibid), contrôlé principalement par la dégradation du pergélisol de paroi entraînant une fréquence et une intensité plus élevées des processus morphodynamiques de versant et (2) d'une phase d'ablation dominante à bilan de masse glaciaire négatif et vitesse du glacier moindre (KIRKBRIDE, 2000). La couverture a alors pu s'étendre vers l'amont et la marge droite du glacier, du fait de l'émersion accélérée des débris. Cependant la disparition de la "veine" blanche, principalement visible en 1864, semble essentiellement résulter de la séparation du courant de glace de la langue occidentale du glacier de la Grande Motte. S'il est possible d'affirmer que cette couverture supraglaciaire a évolué en période charnière fini- et post-PAG, nous ne pouvons toutefois déterminer l'état de la couverture détritique antérieure ou contemporaine du PAG, dernier stade froid du Néoglaciare. L'exemple suivant permet d'étudier le rôle considérable joué par un écroulement rocheux dans l'évolution post-PAG de la couverture détritique du glacier Inférieur des Balmes.

2 Écroulements rocheux récents et couverture détritique du glacier Inférieur des Balmes

En Haute-Tarentaise (massif de la Haute Isère), au fond d'un court vallon subperpendiculaire à celui du Clou, les glaciers Supérieur (~ 180 ha) et Inférieur (< 88 ha) des Balmes, d'exposition NW retiennent l'attention (fig. 1). Les deux langues raides du glacier Supérieur, s'abaissant à 2 960 m (langue droite) et 2 740 m (langue gauche), dominant le glacier Inférieur et l'alimentent en glace par de fréquentes chutes de séracs. Les parois rocheuses subverticales du bassin glaciaire sont monolithologiques (schistes lustrés indifférenciés) et présentent un commandement compris entre 100 et 800 m (fig. 5). Le glacier Inférieur est un glacier de cirque régénéré d'environ 1 300 m de long (entre ~ 2 630 et 2 350 m), avec un angle de pente moyen de 11° ne tenant pas compte de la topographie de surface fortement chaotique. Ce glacier se caractérise surtout par sa remarquable couverture détritique à gros blocs qui suggère que l'écroulement rocheux est un processus participant pour une large part à son alimentation. Un vaste dépôt de blocs à la fois supra- et proglaciaire semble en effet résulter d'un important écroulement rocheux ayant affecté relativement récemment le bassin glaciaire, alors qu'un plus petit dépôt d'écroulement s'observe également sur la marge droite du glacier (dépôt supra- et juxtaglaciaire). La couverture détritique du glacier Inférieur des Balmes peut être divisée en deux grands secteurs nettement individualisés tant par leur allure que par la granulométrie du matériel en place : (a) le secteur proximal du glacier (~ 2 650/2 490-2 450 m) présentant de nombreux cônes nivo-glaciaires ainsi qu'une couverture continue de matériel relativement fin et (b) le secteur distal caractérisé par l'épaisseur et la très forte hétérométrie de la couverture. Le contact entre ces deux secteurs correspond grossièrement à la partie médiane du glacier (photo 1).

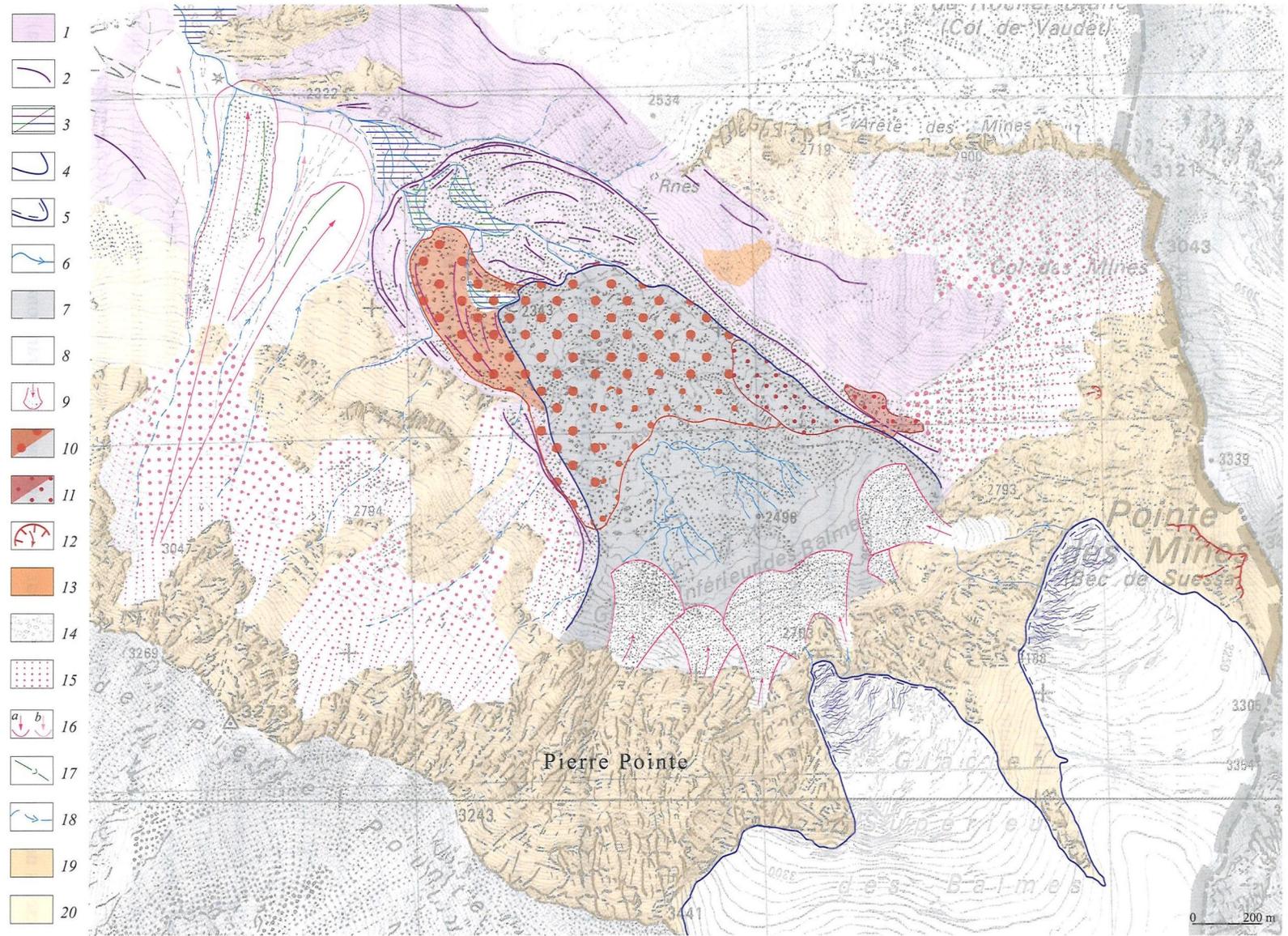


Figure 5. Carte géomorphologique du secteur des Balmes

NB : la grosseur des points indique des valeurs d'épaisseur et de granulométrie des dépôts d'éroulements

- 1 : till ; 2 : cordon morainique ; 3 : dépôts fluvio-glaciaires/glacio-lacustres ; 4 : front glaciaire ; 5 : front suspendu ; 6 : bédrière/émissaire ; 7 : couverture détritique continue ; 8 : voile détritique continu ; 9 : cône nivoglaciaire avec apport détritique ; 10 : dépôt d'éroulement majeur (proglaciaire ; supraglaciaire) ; 11 : dépôt d'éroulement secondaire (juxtaglaciaire ; supraglaciaire) ; 12 : niche d'arrachement ; 13 : dépôt d'éroulement mineur ; 14 : dépôt d'éboulement ; 15 : éboulis ; 16 : cône d'avalanche (a : actif ; b : végétalisé) ; 17 : lave torrentielle/lave d'ébouillis ; 18 : écoulement temporaire ; 19 : substratum ; 20 : formation superficielle non reconnue.

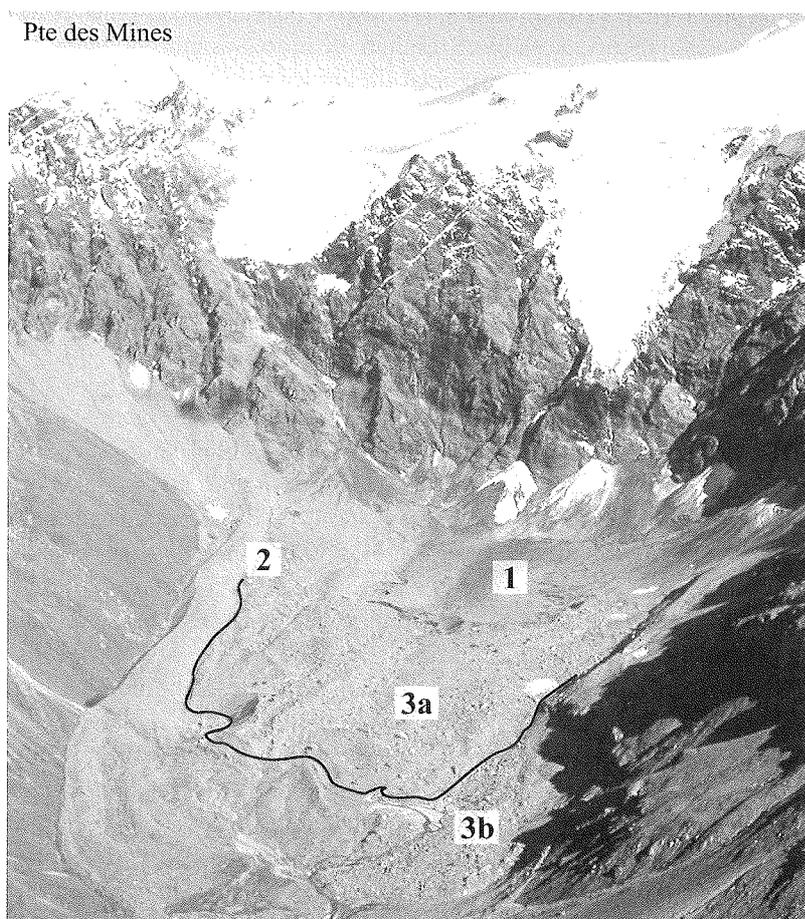


Photo 1. Vue aérienne oblique des glaciers des Balmes (CAPLAIN, 2002)
 en noir : limite du glacier Inférieur ; 1 : secteur proximal du glacier Inférieur ; 2 : dépôt d'écroulement secondaire ;
 3 : dépôt d'écroulement majeur (a : dépôt supraglaciaire, b : dépôt juxta/proglaciaire).

2.1 La couverture détritique du secteur proximal du glacier Inférieur des Balmes

- **Les cônes nivo-glaciaires**

Au pied de chaque couloir important de la paroi supraglaciaire s'est formé un cône nivo-glaciaire, avec un angle de pente moyen de 25°, dont les dimensions varient légèrement en fonction de leur distribution et exposition (fig. 5). Les cônes les plus développés sont ceux situés à l'aplomb des langues du glacier Supérieur qui délivrent très fréquemment, particulièrement la langue gauche, une importante quantité de glace. La présence de plusieurs crevasses sur l'ensemble des cônes indique qu'ils font partie intégrante du glacier en participant à son écoulement. Un voile détritique relativement homogène et continu, essentiellement constitué de matériel centimétrique à pluricentimétrique, apparaît également sur l'ensemble des cônes. Les avalanches de neige et les chutes de séracs, favorisées sur l'ensemble du bassin glaciaire par la forte énergie du relief, alimentent le glacier de manière additionnelle et participent également à la genèse de la couverture supraglaciaire en délivrant du matériel détritique (BENN et EVANS, 1998 ; DELINE, 2002).

- **La couverture détritique supraglaciaire continue à matériel fin (1)**

À l'aval des cônes nivo-glaciaires, le glacier Inférieur des Balmes présente une couverture supraglaciaire continue, d'épaisseur pluricentimétrique à décimétrique, constituée de débris relativement fins (~ 2 à 20 cm) bien qu'étant de dimensions généralement supérieures à celles observées sur les cônes. Quelques blocs pluridécimétriques dispersés apparaissent également. Plusieurs bédrières tortueuses, résultant de la concentration de nombreux écoulements /ruissellements supraglaciaires prenant naissance à proximité des cônes, incisent fortement le glacier (sur 5 à 10 m) et se regroupent en deux chenaux prononcés qui convergent vers le centre du glacier dans sa partie médiane (~ 2 460 m) pour disparaître dans des

moulins (fig. 5). La plus forte densité de blocs qui s'observe près des crêtes ou dans les bédrières les plus aval témoigne d'un matériel détritique en place résultant de processus morphodynamiques différents. En effet, alors que la couverture du secteur proximal du glacier paraît principalement alimentée par du matériel éboulé/éboulisé déposé directement ou mis en surface du fait de l'ablation, la couverture des marges et du secteur distal du glacier semble avoir été engendrée par deux écroulements rocheux d'ampleur différente.

- **Le dépôt d'écroulement rocheux secondaire (2)**

Le dépôt d'écroulement rocheux juxta- et supraglaciaire (marge droite) peut être qualifié de secondaire tant par son extension (> 6 ha) et son volume mineur (estimé prudemment à moins de $4 \times 10^4 \text{ m}^3$, avec 0,6 m d'épaisseur) que par son caractère vraisemblablement postérieur au dépôt d'écroulement majeur qui occupe le secteur distal du glacier et sa marge juxta/proglaciaire gauche (fig. 5 ; photo 1).

Une partie minime du dépôt secondaire s'observe à l'amont de la moraine latérale droite : des blocs sont plaqués sur son flanc externe et un amas de blocs hétérométriques plus dense est contraint entre ce flanc externe et le bas de versant végétalisé. Quelques mètres à l'amont, au niveau d'une brèche morainique, de petites laves de débris remanient partiellement le matériel du dépôt. La crête de la moraine latérale a été légèrement rabotée sur environ 80 m de long (vers 2 550 m) par le passage de l'essentiel de la masse rocheuse en mouvement qui s'est ensuite déposée en contrebas, à la surface du glacier. La niche d'arrachement correspond probablement à une dalle subverticale de teinte claire et de dimension restreinte (~ 40 x 40 m) qui s'observe à 2 950 m d'altitude sur le versant compris entre le col et la Pointe des Mines (fig. 5). Le dépôt supraglaciaire s'étend au pied du flanc externe de la moraine latérale droite entre 2 500 et 2 420 m d'altitude, sur un peu plus de 400 m de long pour une largeur moyenne d'environ 100 m (fig. 5). Le dépôt supraglaciaire forme une couverture détritique continue d'épaisseur pluridécimétrique constituée de matériel hétérométrique (du gravier au bloc métrique), à faciès hirsute typique des écroulements sur glacier. La topographie est accidentée car l'ablation différentielle et le mouvement du glacier remanient le matériel rocheux. On remarque l'absence de blocs supraglaciaires en contrebas de la brèche morainique ce qui suppose un déplacement du dépôt en tant que couverture supraglaciaire.

2.2 Caractéristiques du dépôt d'écroulement majeur (3)

Depuis l'aval du secteur proximal du glacier jusqu'au front à 2 350 m, la couverture supraglaciaire connaît plusieurs transformations : modifications morphologiques et topographiques très nettes, épaissement et densification de la concentration de blocs et mégablocs (blocs dont la longueur de grand axe est >10 m) avec un gradient croissant de l'amont vers l'aval. Cet écroulement rocheux d'une ampleur relativement importante a affecté le bassin des glaciers des Balmes probablement en période post-PAG, ce qui nous permettra de le qualifier de récent. Ce dépôt qui occupe environ un tiers de la surface glaciaire correspond sur son flanc droit aux limites du glacier alors que de nombreux blocs s'observent sur la crête et le flanc interne de la moraine latérale gauche. Il se poursuit, en outre, sur la marge gauche juxta/proglaciaire sous forme d'un lobe légèrement arqué (fig. 5 ; photo 1). Nous présenterons les caractéristiques du secteur juxta/proglaciaire puis supraglaciaire du dépôt avant de proposer différentes hypothèses concernant la niche d'arrachement et le parcours supposé de l'écroulement.

2.2.1 Le dépôt supraglaciaire : une couverture détritique remarquable (3a)

Le dépôt d'écroulement occupe principalement le secteur distal du glacier Inférieur des Balmes (fig. 5 ; photo 1). Il forme une couverture détritique continue d'épaisseur variable qui se caractérise par sa topographie très chaotique et par la forte hétérométrie du matériel à faciès hirsute. Le dépôt montre néanmoins une répartition quelque peu hétérogène à la surface du glacier, mettant en évidence différents gradients d'épaisseur et de granulométrie.

- *Gradients axe/marge et marge droite/marge gauche.* De 2 470 m jusqu'au front (2 350 m), la marge gauche du glacier semble présenter la couverture détritique la plus dense et la plus épaisse associée à une très forte concentration de blocs métriques et plurimétriques. Cette tendance qui perdure plus à l'amont que sur le reste du glacier peut en partie s'expliquer par un écoulement plus rapide du glacier dans son secteur central que sur ses marges (photo 1). Cependant, la couverture détritique de

la marge droite est constituée de matériel de plus petites dimensions et paraît moins épaisse. Le dépôt semble donc s'être concentré sur la marge gauche comme l'attestent le dépôt juxta/proglaciaire décrit supra, les nombreux blocs plaqués contre le flanc interne de la moraine latérale gauche ou sur sa crête ainsi que les variations d'épaisseur et de granulométrie apparentes.

- *Gradients amont/aval*. La nette augmentation de la charge détritique supraglaciaire de l'amont vers l'aval résulte des effets (1) d'une plus forte ablation combinés au transport glaciaire et surtout (2) de la distribution du matériel du dépôt d'écroulement. Entre 2 430 m et le front du glacier, particulièrement en rive gauche, la couverture supraglaciaire se caractérise par une très forte concentration de blocs et mégablocs : l'un d'entre eux, avec une longueur de grand axe de 19 m, présente un volume supérieur à 427 m³. Plusieurs *Salix breviserrata* et de fréquents groupements rupicoles colonisent ce secteur du dépôt d'écroulement. Une excavation pratiquée à 2 370 m, à environ 300 m du front, nous a permis d'établir une coupe locale d'environ 1,60 m de profondeur – sans tenir compte des blocs en surface de la couverture détritique – avant d'atteindre la glace probablement du glacier. La couverture supraglaciaire, essentiellement constituée par le matériel du dépôt, présente un granoclassement vertical inverse probablement engendré par la fusion postérieure de la composante glace/neige incorporée par l'écroulement et par le mode de déplacement de la masse rocheuse écroulée. La modélisation de Campbell (1989) met en évidence que le déplacement d'une masse écroulée sur une fine couche de débris très agités peut (1) abaisser le coefficient de friction et (2) entraîner un granoclassement vertical inverse par effet-tamis. En effet, tandis que le nombre et la grosseur des blocs diminuent avec la profondeur, la teneur en débris plus fins et en matrice augmente. La faible vitesse probable de déplacement du glacier a pu permettre au dépôt de conserver cette structure sédimentaire.

Selon les secteurs, l'épaisseur du dépôt peut être pluridécimétrique à métrique. Son volume calculé à partir d'une épaisseur moyenne estimée à 1,50 m et d'une superficie d'environ 38 ha serait de l'ordre de 0,6 à 1x10⁶ m³.

La topographie de surface de ce secteur est fortement chaotique du fait de l'allure du dépôt d'écroulement et, à plus petite échelle, de la création de larges cordons/sillons très marqués, que l'on peut parfois suivre sur plus de 200 m. Ces formes, plus fréquentes et étendues sur la marge droite du glacier, résultent probablement de l'ablation différentielle favorisée par l'épaisseur variable du dépôt et par le lent remaniement permanent du matériel supraglaciaire. La topographie ainsi engendrée semble par ailleurs canaliser les écoulements en sub-surface qui peuvent renforcer à leur tour les différences altitudinales. Dans le secteur médian du glacier, au contact entre la couverture détritique à matériel fin et le dépôt d'écroulement, plusieurs bourrelets "latéro-frontaux" sub-concentriques apparaissent (GUISSET, 2004). Ils peuvent résulter de l'écoulement de la glace accumulée dans le secteur proximal du glacier qui bute contre le secteur distal probablement beaucoup plus "stagnant" en raison d'une réduction considérable de l'ablation engendrée par le dépôt d'écroulement.

2.2.2 Un dépôt juxta/proglaciaire à gros blocs : le secteur distal du dépôt d'écroulement principal (3b)

La courte marge proglaciaire du glacier Inférieur des Balmes est, à partir de 2 320-2 330 m d'altitude, partagée en deux secteurs parfaitement distincts d'environ 450 m de long : marge droite à tills faiblement hétérométriques et marge gauche à gros blocs (fig. 5).

Le secteur juxta/proglaciaire du dépôt d'écroulement est constitué de matériel très hétérométrique (du débris centimétrique au bloc plurimétrique) avec une forte concentration de blocs anguleux à subanguleux sans organisation apparente. Quelques *Salix breviserrata* et *Larix decidua* d'environ 30 cm de hauteur se développent sur les matériaux plus fins accumulés et stabilisés contre les plus gros blocs. Des quantités de matériel relativement plus importantes semblent s'être accumulées sur et autour de plusieurs cordons morainiques latéraux subparallèles. Un cordon morainique latéro-frontal totalement dépourvu de blocs s'observe au contact de la partie droite du dépôt (fig. 5 ; photo 1). Le cordon est interrompu par le dépôt ce qui suggère que la masse écroulée en a, lors de son déplacement, recouvert et/ou partiellement raboté la partie gauche (*infra* 2.3). Une plus faible vitesse de la partie distale de la masse en déplacement, qui a débordé le glacier et plusieurs cordons morainiques, associée à la pente préexistante sur la marge gauche ont pu engendrer la forme de large lobe arqué du dépôt (photo 1).

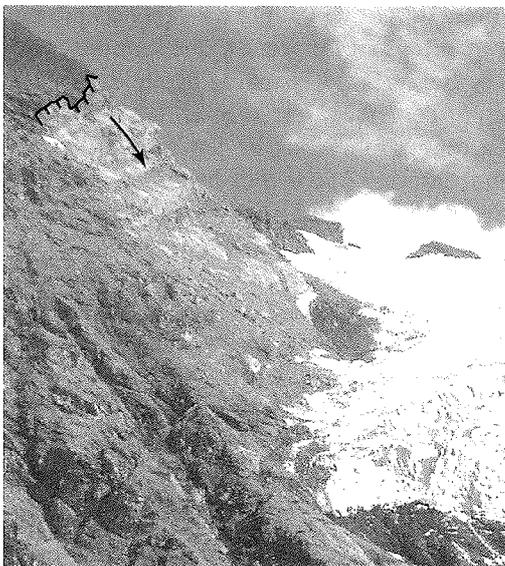
Plus que la continuité spatiale évidente entre les dépôts supraglaciaire et juxta/proglaciaire, c'est le faciès hirsute présent sur l'ensemble des blocs qui confirme le déplacement sur le glacier du matériel aujourd'hui juxta/proglaciaire (DELINE, 2002). On observe en effet un amas de débris hétérométriques emballés dans une matrice plus ou moins abondante qui repose sur des blocs plus volumineux. Le faciès hirsute résulte de la fusion postérieure et probablement différentielle de la glace et de la neige incorporées par la masse écroulée qui facilite l'empilement progressif des débris rocheux (Ibid).

2.2.3 Niche d'arrachement et parcours de l'écroulement majeur

L'étude géomorphologique du glacier Inférieur des Balmes, de ses marges et des parois supraglaciaires permet d'avancer plusieurs arguments concernant la reconnaissance de la niche d'arrachement du dépôt d'écroulement majeur, niche qui n'apparaît pas de manière évidente.

- La possibilité d'une niche d'arrachement sur le versant rocheux de la marge droite du bassin glaciaire (col des Mines) peut être immédiatement écartée bien qu'on y relève la niche de l'écroulement secondaire (fig. 5). La moraine latérale gauche n'a pas été démantelée par le passage de l'écroulement majeur et les seuls blocs visibles sur ou en amont de celle-ci appartiennent au second dépôt.

- Si le secteur amont du versant de Pierre Pointe, en rive gauche du bassin glaciaire, présente un commandement supérieur aux autres parois supraglaciaires, aucune niche d'envergure suffisante ne peut y être décelée. De plus, un éventuel départ de la masse écroulée depuis ce secteur de paroi expliquerait difficilement (1) le lobe proglaciaire, (2) la concentration du dépôt sur les marges gauches et (3) les blocs apparemment absents du flanc externe de la moraine latérale gauche et plaqués contre le flanc interne. Une niche correspondant à cette répartition du dépôt semblerait alors se situer dans un secteur plus central.



- Sur le versant SW de la Pointe des Mines, une niche d'arrachement d'aspect frais, marquée par un net décrochement culmine à 3 400 m (photo 2). Elle domine d'environ 200 m la langue glaciaire supérieure droite (fig. 5). Il serait ici plus approprié de parler de secteur d'arrachement car les limites latérales et inférieures sont imprécises ce qui suggère le décrochement et peut-être le glissement partiel d'un pan de paroi de 300 m de large. Le parcours supposé de la masse écroulée depuis ce secteur de paroi concorde parfaitement avec la répartition du dépôt, ce qui nous amène à estimer qu'il s'agit de la niche la plus probable.

Photo 2. Niche d'arrachement sur la Pointe des Mines (SOUHAIÉ, <1999)

La masse écroulée se serait tout d'abord déplacée sur la langue droite du glacier Supérieur, aurait été rapidement canalisée par l'entonnoir et le couloir formés par les parois supraglaciaires à son aplomb, pour poursuivre ensuite son mouvement à la surface du glacier Inférieur. Le lobe juxta/proglaciaire serait issu du dépassement du front du glacier par la partie frontale de la masse en mouvement. Notre interprétation appelle plusieurs remarques quant aux effets du glacier sur le parcours de la masse rocheuse écroulée. Le recouvrement par le dépôt de l'ensemble du secteur distal du glacier a pu être facilité par l'incorporation de glace et éventuellement de neige à la masse écroulée lors de son déplacement. Cette composante glace/neige peut engendrer la fluidification de la masse rocheuse, c'est-à-dire une mobilisation accrue, et justifier en partie l'allure chaotique du dépôt. Le coefficient apparent de friction interne μ (H/L) est estimé à 0,41, ce qui semble correspondre aux écroulements à parcours mixte puisqu'il est inférieur à 0,54 (DELINE, 2002). L'écroulement aurait parcouru depuis sa niche

d'arrachement sur la Pointe des Mines une distance horizontale de 2 500 m et une dénivellation de 1 030 m environ. La distance de parcours excessive L_e serait alors de 838 m. Cette distance L_e peut avoir été engendrée par la canalisation du flux dans le couloir et par la mobilité accrue provoquée par le glacier comme surface de déplacement. Cependant la présence d'une couverture détritique, même de matériel fin, antérieure à l'écroulement a pu modifier les conditions de déplacement et entraîner un léger accroissement du coefficient de frottement à l'interface glacier/matériel rocheux écroulé.

2.3 Dynamique glaciaire et développement d'une couverture détritique fini- et post-PAG

Notre recherche est d'ores et déjà fondée sur le postulat d'une évolution morphodynamique post-PAG. Les blocs plaqués contre le flanc interne de la moraine latérale gauche attestent en effet que la surface du glacier était déjà abaissée lorsque s'est produit l'écroulement. La présence d'une végétation pionnière (*Salix* nains et petits *Larix* proglaciaires) et la stabilité relative du matériel semblent également témoigner du caractère non frais mais peu ancien du dépôt. Le faciès hirsute extrêmement fréquent, encore en place malgré les précipitations, indique néanmoins que ce dépôt est relativement récent. Pour mieux dater cet écroulement rocheux et connaître les évolutions glaciaires et détritiques antérieures, nous nous orientons vers l'étude de différents documents historiques. Les arguments et hypothèses avancés sont toutefois dépendants de notre interprétation et ne fournissent pas de datation absolue.

- La carte de l'État Major français (1 : 80 000 ; feuille Tignes, 169 ter) levée en 1863-1864 représente le glacier Inférieur des Balmes, nommé glacier de Plan Champ, dans un état totalement blanc (fig. 6a). Le front à environ 2 300 m s'étire légèrement vers l'aval et bute contre les barres rocheuses. Le glacier n'aurait *a priori* pas été figuré si un dépôt d'écroulement supraglaciaire semblable à l'actuel le rendait quasi-invisible. L'absence de couverture détritique doit toutefois être considérée avec prudence bien que sur la même feuille les moraines médianes du glacier des Evettes soient parfaitement représentées.
- La carte levée entre 1886 et 1903, au 1 : 50 000, par les services géographiques de l'Armée (feuille Tignes XXXVI-33) ne montre pas de couverture détritique sur le glacier Inférieur (fig. 6b). Une erreur toponymique, relevée par VIVIAN et BRAVARD (1968), a fait évoluer le nom de Balmes en Balures et le front du glacier correspond grossièrement au cordon latéro-frontal continu situé à environ 2 320 m. Les points cotés et les courbes de niveaux concordent avec la topographie attendue mais traduisent une topographie supraglaciaire non chaotique suggérant ainsi l'absence du dépôt. Elle suggère cependant la formation de trois cordons médians à l'aplomb des langues supérieures, secteurs où une quantité de matériel plus importante peut être délivrée. Le glacier pouvait donc présenter un état partiellement noir engendré par les moraines médianes.
- Une photographie de P. HELBRONNER réalisée depuis la Pointe de l'Archeboc en 1911 révèle en effet un glacier entièrement couvert de matériel rocheux supraglaciaire relativement fin (fig. 6c). Le front dissymétrique du glacier se situerait en amont d'un cordon morainique frontal dont seule une partie est aujourd'hui visible. Ceci confirme le caractère noir du glacier antérieur à l'écroulement, car le secteur gauche de ce cordon a été par la suite démantelé/recouvert par une partie du dépôt. Le secteur proximal du glacier, où plusieurs cônes nivo-glaciaires à voile détritique s'observent, présente une allure semblable à l'actuelle.
- En 1946, le cliché d'E. EXCOFFIER dévoile un site dans un état similaire à l'actuel à quelques détails près (fig. 6d). Les deux dépôts d'écroulements ayant affecté le bassin glaciaire des Balmes sont en place et le secteur proximal du glacier Inférieur est occupé par des cônes nivo-glaciaires plus volumineux qu'aujourd'hui du fait d'une alimentation par chutes de séracs plus importante. La teinte claire de la niche d'arrachement de l'écroulement majeur lui procure un aspect très frais. Sur la marge proglaciaire gauche, le cordon latéro-frontal visible sur le cliché de 1911 a été démantelé/recouvert par le dépôt d'écroulement. La topographie et la répartition du matériel sont proches de celles observées en 2003-2004 excepté sur le secteur frontal droit du glacier où, probablement en raison de son déplacement, la couverture détritique constituée de matériel fin en 1946 présente actuellement de nombreux blocs métriques. Le glacier ne paraît avoir reculé que de quelques mètres en rive gauche et on note l'absence de cordons morainiques à gros blocs témoignant d'une avancée glaciaire post-écroulement (fig. 6e).

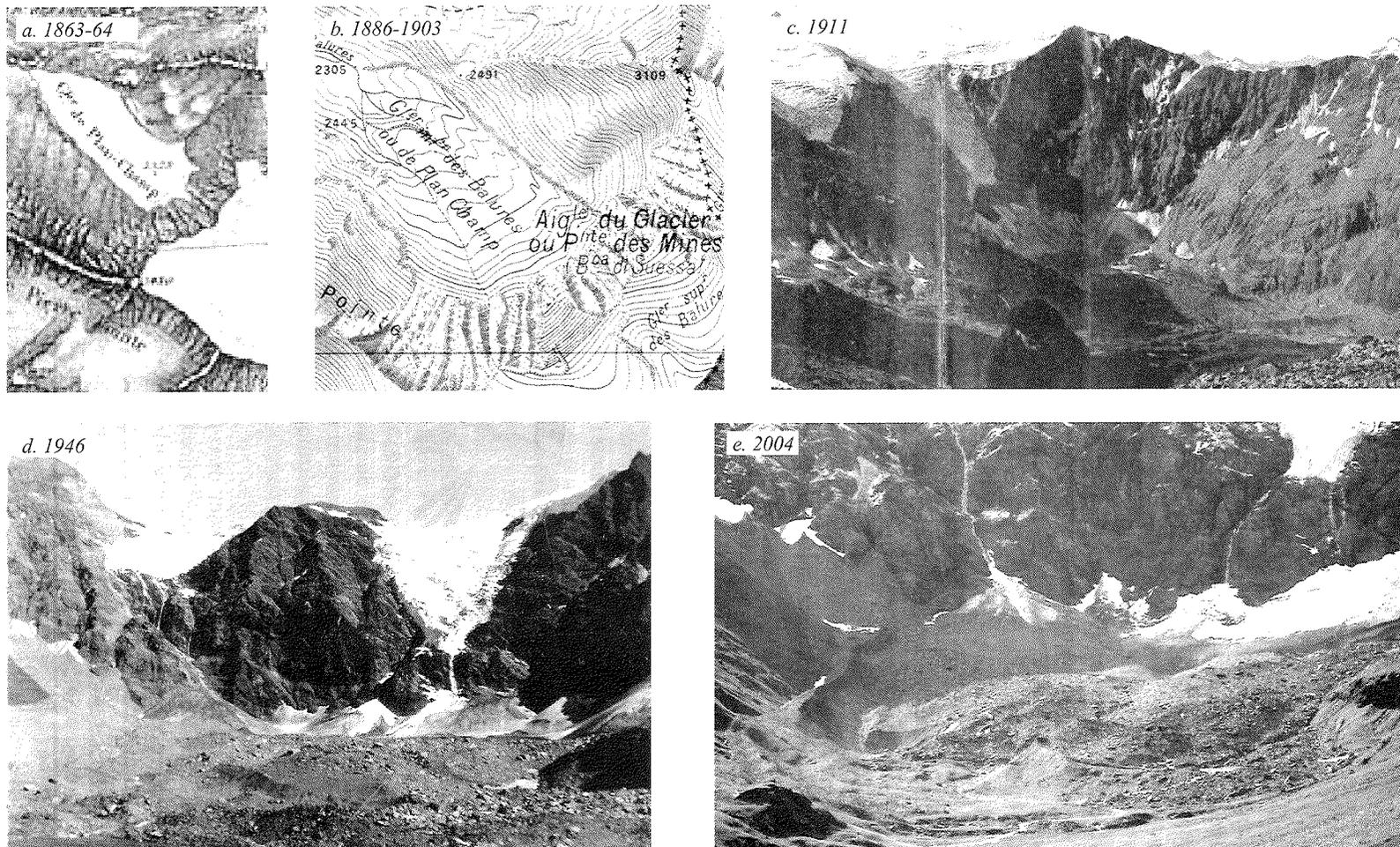


Figure 6. Évolution récente de la couverture détritique du glacier Inférieur des Balmes

- a- Détail carte de l'État Major français (1863-1864), 1 : 80 000, feuille Tignes, n°169 ter.
- b- Détail carte des services géographiques de l'Armée (1886-1903), 1 : 50 000, feuille Tignes, XXXVI-33.
- c- Détail cliché HELBRONNER (08/1911), depuis la Pointe de l'Archeboc, (HELBRONNER, 1932).
- d- Cliché EXCOFFIER (1946).
- e- Cliché Marion GUISSSET (2004).

L'étude des documents historiques révèle l'existence d'une couverture détritique supraglaciaire préexistante à l'écroulement. Le dépôt a donc renforcé et non engendré l'état noir du glacier ; cependant son envergure et son volume, considérables rapportés aux dimensions de l'appareil inférieur, en font l'élément essentiel de la couverture détritique. Bien qu'alimenté de manière additionnelle par les chutes de séracs, le glacier Inférieur des Balmes se maintient à une altitude relativement basse (2 350 m) et depuis au minimum 1946, le secteur distal du glacier n'a connu que des évolutions minimales suggérant une sorte de "fossilisation" du glacier par le dépôt. L'épais dépôt supraglaciaire joue probablement un très fort rôle isolant vis-à-vis de l'ablation produisant également un effet filtrant par rapport au signal climatique et engendre un très faible recul du front et des fluctuations estompées (SMIRAGLIA *et al.*, 2000 ; DELINE, 2002). Ce dépôt peut contrôler, partiellement mais fortement, la dynamique du glacier Inférieur des Balmes et engendrer le comportement très stable de ce glacier depuis au minimum la moitié du XXe siècle. Les bourrelets subconcentriques décrits supra témoigneraient de l'état relativement "stagnant" du secteur distal du glacier. Les éléments apportés par les cartes de 1863-1864 et 1886-1903 (période fini-PAG) et par le cliché de HELBRONNER en 1911 suggèrent un développement progressif de la couverture détritique probablement alimentée par de très fréquentes chutes de débris et par une émergence accélérée du matériel intraglaciaire due à une phase d'ablation dominante, à bilan de masse glaciaire négatif. Le glacier aurait acquis son allure actuelle entre 1911 et 1946, période durant laquelle s'est produit l'écroulement rocheux majeur. Le développement récent de la couverture détritique du glacier Inférieur, progressif et brutal lors de l'écroulement, résulterait de la concomitance entre la phase d'ablation dominante et le début de la période de réchauffement postérieure au PAG.

3 La couverture détritique actuelle du glacier de l'Invernet

Le glacier de l'Invernet (fig. 1), dont les complexes morainiques et le grand écroulement rocheux sont étudiés dans ce tome (GUISSET et DELINE, 2006), présente dans son secteur distal (2 530-2 700 m d'altitude) une couverture détritique continue d'épaisseur variable. L'originalité de cette couverture détritique tient à sa diversité lithologique qui s'exprime de manière immédiate par un très large spectre de couleurs.

3.1 Étude géomorphologique et approche lithologique des dépôts détritiques supraglaciaires

L'observation de la morphologie et du cortège pétrographique de la couverture, résultant de la diversité lithologique des parois rocheuses du bassin glaciaire, permet de distinguer neuf dépôts supraglaciaires qui se différencient également par la granulométrie et la distribution des débris (photo 3). L'identification pétrographique des dépôts constituant la couverture du glacier de l'Invernet se fonde sur la lithologie des parois supraglaciaires figurée par la carte du BRGM au 1 : 50 000 (feuille Sainte-Foy-Tarentaise, 728), associée aux différentes teintes du matériel détritique (fig. 7). Selon ces paramètres, deux types de dépôts ont été reconnus : matériel directement déposé à la surface du glacier et *septum* détritique émergent, ce qui suggère (1) une origine spatiale et génétique (processus morphodynamique participant à l'alimentation de la couverture) variable et (2) un mode de transport dans le système glaciaire différent (tableau I). On remarque également, à l'amont de la couverture continue, la présence d'un voile détritique relativement dense jusqu'à 2 770 m d'altitude, ainsi que de minces traînées de débris à la base des éperons rocheux en rive gauche du bassin glaciaire (fig. 7).

- **Dépôts détritiques directs (D)**

Ces dépôts occupent principalement les marges du glacier et se caractérisent par une relative stabilité du matériel et une faible hétérométrie des débris rapportées à celles observables en d'autres secteurs du glacier. Le faible remaniement que semblent avoir connu ces accumulations détritiques et leur localisation préférentielle sur les marges du glacier suggèrent leur dépôt à l'aval de la ligne d'équilibre et leur transport à la surface du glacier sans qu'ils aient transité par les niveaux sous-ou intraglaciaires.

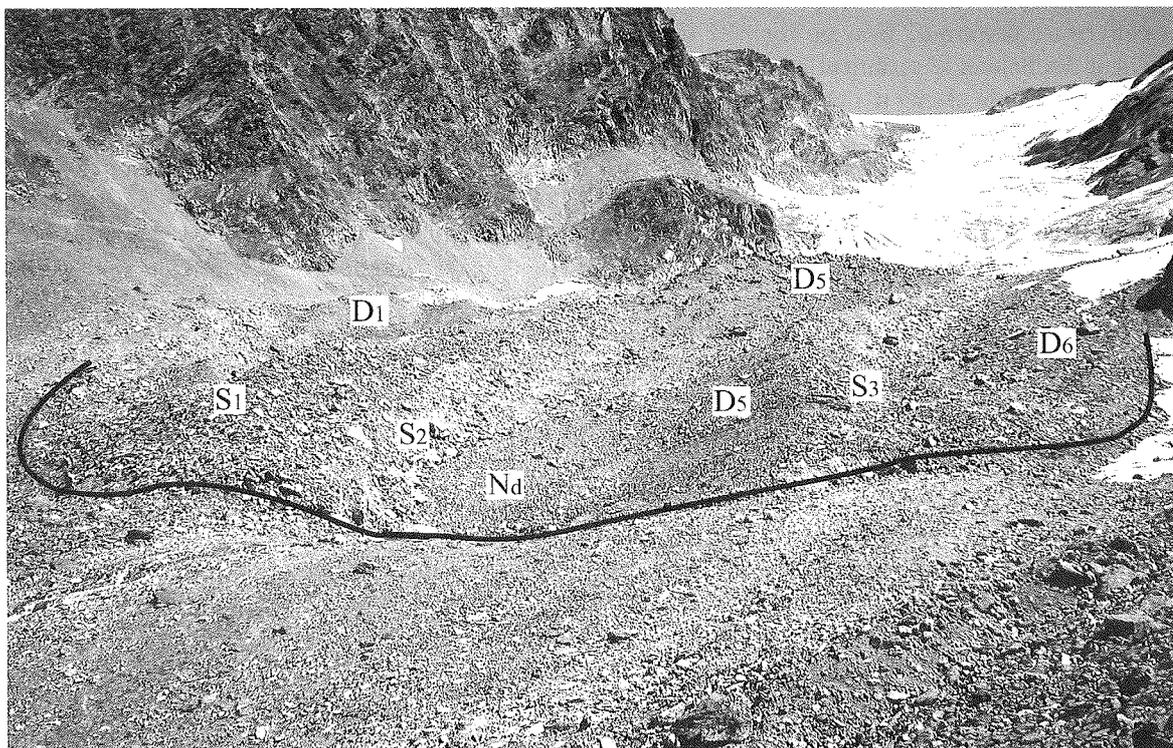


Photo. 3. Dépôts détritiques supraglaciaires du glacier de l'Invernet (cliché Marion GUISSSET, 07/2003)
 en noir : limite du glacier , S : *septum* détritique émergent ; D : dépôt détritique direct ;
 Nd : couverture détritique à lithologie indifférenciée.

<i>Symbole</i>	<i>Type de dépôt</i>	<i>Lithologie °</i>
S	<i>septum détritique émergent</i>	S ₁ <i>Mc teinte gris-bleu</i>
		S ₁ <i>Mc alumineux</i>
D	<i>dépôt détritique direct</i>	D ₁ D ₂ D ₃ <i>Mc patine rouille</i>
		D ₃ <i>Orthogneiss</i>
		D ₄ <i>Mc et till</i>
		D ₆ <i>Mc teinte gris-bleu</i>

Tableau I. Principales caractéristiques des dépôts supraglaciaires de l'Invernet
 Mc : micaschistes

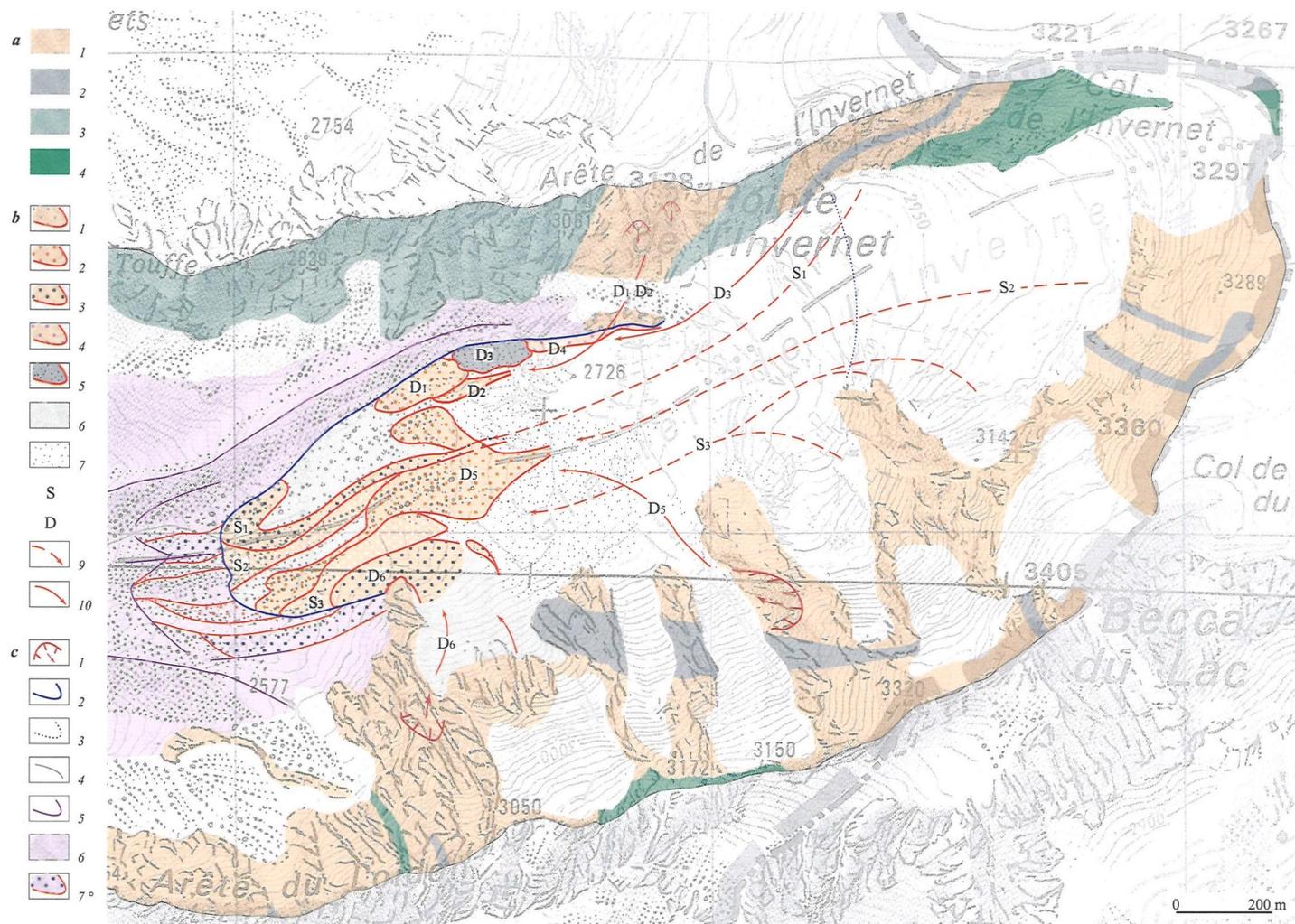


Figure 7 Carte lithologique du bassin glaciaire et des dépôts détritiques récents de l'Invernet
fond topo IGN, 3532 ET, équidistance des courbes de niveau : 10 m ; d'après carte géologique BRGM, 728.

a- Lithologie de versant (socle ancien du Ruitor) 1 : micaschistes alumineux à staurotide ; 2 : orthogneiss leucocrates ; 3 : paragneiss rubanés à biotite ; 4 : roches vertes rubanées.

b- Dépôts supraglaciaires de matériel rocheux 1 : micaschistes alumineux ; 2 : micaschistes à teinte rouille avec filons de quartz et chlorite à gros grains ; 3 : micaschistes à teinte gris-bleu ; 4 : micaschistes éboulisés et tills remaniés (moraine latérale droite) ; 5 : orthogneiss leucocrates ; 6 : couverture déritique indifférenciée ; 7 : voile déritique ; S : septum déritique émergent ; D : dépôt déritique direct ; 9 : hypothèse de parcours du dépôt au niveau intraglaciaire ; 10 : hypothèse de parcours du dépôt au niveau supraglaciaire.

c- Autres éléments 1 : niche d'arrachement ; 2 : front glaciaire 2003 ; 3 : LEG supposée ; 4 : limites du bassin glaciaire ; 5 : crête morainique ; 6 : tills indifférenciés ; 7 : dépôt proglaciaire (la couleur des points renvoie à la lithologie des dépôts supraglaciaires).

- **Septa détritiques émergents (S)**

On remarque trois bandes de débris subparallèles à la direction d'écoulement du glacier, dont l'allure suggère qu'elles résultent de l'émergence de *septa* détritiques intraglaciers. Ils sont constitués d'un matériel hétérométrique avec une forte proportion de matrice et de petits blocs pluridécimétriques anguleux à, parfois, subarrondis. Les *septa* s'élèvent progressivement vis-à-vis de la surface adjacente qui s'abaisse et forment des cordons dont les crêtes s'élargissent en éventail à proximité du front (photo 3). La pente des flancs des cordons s'accroît par ablation différentielle et provoque le glissement des blocs qui s'accumulent préférentiellement dans les sillons (DELINE, 2002). Les trois principaux sillons, d'autant plus prononcés qu'ils sont drainés par une bédrière "rectiligne" en rive droite et des conduits intraglaciers ou en subsurface en rive gauche, présentent souvent une couverture à la lithologie indifférenciée.

Les caractéristiques des différents dépôts et *septa* détritiques peuvent permettre de reconnaître le point d'entrée des débris dans le glacier, voire d'identifier les processus morphogéniques dont ils résultent.

3.2 Processus d'alimentation et mise en place de la couverture détritique

Afin de localiser au mieux les éventuelles niches d'arrachement ou secteurs d'alimentation des dépôts détritiques constituant cette couverture, nous avons croisé leurs caractéristiques (type direct ou émergent, teinte, localisation) avec la lithologie des parois supraglacières figurées par la carte BRGM (fig. 7 ; tableau I). Cependant, seules des hypothèses peuvent être émises du fait (1) de la détermination imprécise de la lithologie des dépôts et de la paroi (patine des roches, filons non signalés) et (2) de la présence de nombreuses formes assimilables à des secteurs d'arrachement sur les parois récemment désenglacées de la rive gauche du bassin glaciaire.

Comme l'attestent la comminution et la granulométrie des débris, les dépôts détritiques déposés dans la zone d'ablation (transport supraglaciaire) semblent engendrés/alimentés par éboulisation et/ou éboulements, excepté D₅ résultant probablement d'un écroulement de volume modeste. L'alimentation depuis les parois rocheuses par processus de faible intensité et le transport au niveau supraglaciaire de ces dépôts peuvent expliquer leur plus grand nombre sur les marges du glacier.

Les *septa* détritiques présentent une forte proportion de blocs pluridécimétriques à métriques suggérant qu'ils résultent de petits écroulements rocheux ayant affecté les parois de l'amont du bassin glaciaire. Se mettant en place dans la zone d'accumulation les *septa* connaissent un transport sous-/intraglaciaire avant d'émerger progressivement au niveau supraglaciaire sous l'effet de la fusion de la glace et de la position des lignes de flux (fig. 7). Si le caractère actif des *septa* dans la partie distale du glacier paraît établi, nous n'avons toutefois pu observer (été 2003) l'émergence ou la présence de matériel rocheux dans le secteur plus amont de la zone d'ablation (supposée), mis à part les traînées de voile détritique au pied des éperons rocheux.

3.3 Présence d'une couverture détritique supraglaciaire pendant l'Holocène

La couverture continue de l'Invernet, aujourd'hui probablement partiellement constituée de dépôts d'écroulement de volume restreint, a pu être présente durant certaines périodes de l'Holocène. On relève en outre, du front glaciaire jusqu'à un cordon morainique latéro-frontal situé 170 m à l'aval, des tills composés de débris fins et de blocs pluridécimétriques distribués en bandes de couleurs différentes (photo 3). Le cordon frontal (à environ 2 430 m d'altitude), inférieur à un mètre de commandement, est également constitué de petits blocs et pourrait résulter de l'avancée glaciaire du début des années 1980 étant donné l'absence de cordons morainiques à l'amont. Il sépare en effet nettement le secteur de tills polychromes de la marge proglaciaire à matériel plus fin végétalisé qui se poursuit à l'aval (fig. 7). La distribution lithologique des débris proglaciaires semble correspondre à celle décrite à la surface du glacier, excepté au pied de la moraine latérale droite où les tills montrent une hétérogénéité pétrographique. Cette similitude suggère l'émergence des *septa* (S₁, S₂, S₃) et la présence de certains dépôts directs (D₅, D₆) depuis, au minimum, une vingtaine d'années (fig. 7). Il est possible que les écroulements dont les dépôts émergent aient affecté un plus large secteur du bassin glaciaire lorsque la ligne d'équilibre du glacier était à plus basse altitude. Cette couverture détritique supraglaciaire, largement différente de la couverture à gros blocs probablement fini-Tardiglaciaire

engendrée par un grand dépôt d'écroulement (GUISSET et DELINE, 2006), semble s'être mise en place au moins à l'Actuel (GUISSET, 2004). Les imposantes moraines latérales suggèrent la présence d'une couverture détritique qui les aurait régulièrement alimentées durant l'Holocène.

CONCLUSION

La période de changement climatique postérieure au PAG, qui a engendré un retrait glaciaire généralisé et une plus forte alimentation en débris rocheux, est fréquemment caractérisée par une expansion des couvertures détritiques supraglaciaires. Si la couverture détritique du glacier de Pramort était déjà largement étendue à la fin du PAG et ne semble avoir connu que de légères évolutions, l'étude du glacier Inférieur des Balmes suggère au contraire la genèse progressive d'une couverture à matériel fin considérablement renforcée, entre 1911 et 1946, par un écroulement rocheux. L'épaisseur métrique du dépôt supraglaciaire réduit fortement l'ablation de la glace sous-jacente et perturbe la dynamique glaciaire en "fossilisant" le secteur distal du glacier. L'observation de la couverture détritique et des moraines de l'Invernet suppose des alternances de l'état noir ou blanc du glacier au cours de l'Holocène. Les glaciers noirs en enregistrant dans leurs couvertures détritiques et complexes morainiques les modifications actuelles ou passées du pergélisol de paroi et de la dynamique glaciaire constituent d'excellents indicateurs de la morphodynamique de la haute montagne alpine.

BIBLIOGRAPHIE

- BENN, D.I. et EVANS, D.J.A., 1998. *Glaciers & glaciation*. London : Arnold. 734 p.
- BENNETT, M.R. et GLASSER, N.F., 1997. *Glacial geology, ice sheets and landforms*. Chichester : Wiley. 364 p.
- CAMPBELL, C.S., 1989. Self-lubrication for long runout landslides. *Journal of Geology*, 97 : 653-665.
- DELINE, P., 2002. *Étude géomorphologique des interactions entre écroulements rocheux et glaciers dans la haute montagne alpine : le versant sud-est du massif du Mont Blanc (Vallée d'Aoste, Italie)*. Thèse de doctorat : Université de Savoie. 365 p.
- DELINE, P., 2005. Change in surface debris cover on Mont Blanc massif glaciers after the "Little Ice Age" termination. *The Holocene*, 15 (2) : 302-309.
- EYLES, N. et ROGERSON, R.J., 1978. A framework for the investigation of medial moraine formation : Austerdalsbreen, Norway, and Berendon Glacier, British Columbia, Canada. *Journal of Glaciology*, 20 (82) : 99-113.
- GUISSET, M., 2003. *Reconnaissance par photointerprétation de l'évolution de la couverture détritique des glaciers noirs et dépôts d'écroulements rocheux en milieu anciennement englacé (massif de la Vanoise et versant nord-ouest du massif du Mont Blanc)*. Mémoire de maîtrise : Université de Savoie. 180 p.
- GUISSET, M., 2004. *Étude géomorphologique de l'évolution des couvertures détritiques supraglaciaires et des interactions écroulements rocheux/glaciers*. Quatre secteurs dans le massif de la Vanoise. Mémoire de DEA : Université de Savoie. 90 p.
- GUISSET, M. et DELINE, P., 2006. Interactions entre grands écroulements rocheux et glaciers dans le massif de la Vanoise pendant le Tardiglaciaire et l'Holocène. L'exemple des secteurs de Rocafort et de l'Invernet. *Travaux scientifiques du Parc national de la Vanoise*, XXIII : 29 - 47.
- HELBRONNER, P., 1932. *Description géométrique détaillée des Alpes françaises*. Tome VI, massifs de Tarentaise. Paris : Gauthier-Villars. 740 p.
- KIRKBRIDE, M.P., 1995. Processes of transportation. In : *Modern glacial environments : Processes, dynamics and sediments* / ed. by J. MENZIES. Oxford : Butterworth-Heinemann. p. 261-292.
- KIRKBRIDE, M.P., 2000. Ice-marginal geomorphology and Holocene expansion of debris-covered Tasman Glacier, New Zealand. In : *Debris-Covered Glaciers* / ed. by M. NAKAWO, C.F. RAYMOND and A. FOUNTAIN. Wallingford : IAHS Press. Proceedings of an international workshop held at the University of Washington in Seattle, Washington, USA, 13-15 september 2000. (IAHS Publication ; 264). p. 211-217.
- SMIRAGLIA, C., DIOLAIUTI, G., CASATI, D. et KIRKBRIDE, M.P., 2000. Recent areal and altimetric variations of MIAGE Glacier (Monte Bianco massif, Italian Alps). In : *Debris-Covered Glaciers* / ed. by M. NAKAWO, C.F. RAYMOND and A. FOUNTAIN. Wallingford : IAHS Press. Proceedings of an international workshop held at the University of Washington in Seattle, Washington, USA, 13-15 september 2000. (IAHS Publication ; 264). p. 227-233.
- VIVIAN, R. et BRAVARD, Y., 1968. Le glacier des Balmes. *Revue de Géographie Alpine*, 56 : 417-420.

INTERACTIONS ENTRE GRANDS ÉCROULEMENTS ROCHEUX ET GLACIERS DANS LE MASSIF DE LA VANOISE PENDANT LE TARDIGLACIAIRE ET L'HOLOCÈNE : L'EXEMPLE DES SECTEURS DE ROCAFORT ET DE L'INVERNET

par Marion GUISET¹ et Philip DELINE²

Sommaire

Introduction

1 Les dépôts d'éroulements rocheux de Rocafort : mémoires géomorphologiques de la morphodynamique d'un bassin glaciaire

1.1 Complexes et bastions morainiques du secteur de Rocafort

1.2 Trois dépôts d'éroulements rocheux majeurs

1.3 Hypothèses chronologiques de mise en place des dépôts d'éroulements en relation avec les fluctuations glaciaires

2 Interactions entre un grand éroulement rocheux et la dynamique glaciaire de l'Invernet

2.1 La marge proglaciaire de l'Invernet

2.2 Le dépôt d'éroulement rocheux de l'Invernet

2.3 Effets du glacier sur le parcours de la masse rocheuse éroulée et la physionomie du dépôt

2.4 Conséquences de l'éroulement sur la dynamique glaciaire

Conclusion

Bibliographie

Résumé. Les dépôts de grands éroulements rocheux ($V > 1 \times 10^6 \text{ m}^3$), processus majeur de la morphodynamique des versants de la haute montagne alpine, constituent des mémoires géomorphologiques de qualité. Le secteur de Rocafort (vallée d'Avérole, Haute-Maurienne) a été affecté au minimum à trois reprises par d'importants éroulements rocheux au cours du Tardiglaciaire et de l'Holocène. Les dépôts, particulièrement le Clapier de Rocafort ($V \sim 4 \times 10^6 \text{ m}^3$), attestent le déplacement des masses éroulées à la surface du glacier de l'Albaron et leurs interactions avec les formes glaciaires préexistantes. Le complexe morainique et les accumulations de blocs du secteur de l'Invernet, en Haute-Tarentaise, témoignent d'un éroulement rocheux ($V \sim 2 \times 10^6 \text{ m}^3$) probablement finitardiglaciaire ayant modifié la dynamique du glacier. En effet, le dépôt supraglaciaire d'une partie du matériel a transformé le glacier de l'Invernet en glacier noir (glacier dont la zone d'ablation présente une couverture détritique continue), ce qui aurait amplifié et prolongé une crue glaciaire contemporaine. Ces deux exemples illustrent les interactions éroulements rocheux/glaciers ; les résultats de leur étude peuvent s'appliquer à d'autres dépôts de nature jusqu'alors mal comprise.

Mots-clés : éroulement rocheux, dynamique glaciaire, complexe morainique, Tardiglaciaire, Holocène, massif de la Vanoise, Rocafort, Invernet.

Interactions between large rock avalanches and glaciers in the Vanoise range during the Late Glacial and the Holocene, French Alps. Exemples of Rocafort and Invernet areas.

Abstract. Large accumulations of rock avalanches ($V > 1 \times 10^6 \text{ m}^3$), major process of alpine morphodynamics, constitute high quality geomorphological memories. The area of Rocafort (Vallée d'Avérole, Haute-Maurienne) was affected at least three times by important rock avalanches during the Late Glacial and the Holocene. The accumulations, particularly on the Clapier de Rocafort ($V \sim 4 \times 10^6 \text{ m}^3$), prove the movement of the fallen debris on the surface of the Albaron glacier and its interactions with pre-existing glacial landforms. The morainic complex and the rock accumulations of the Invernet, Haute-Tarentaise, witness a probably Late Glacial rock avalanche ($V \sim 2 \times 10^6 \text{ m}^3$) which modified the glacier dynamics. Indeed, the supraglacial deposit of some parts of the material transformed the Invernet glacier into a debris covered glacier (glacier whose ablation zone shows a continuous debris coverage), which possibly would have amplified and lengthen a local contemporary glacial advance. These two examples contribute to the study of the interactions between rock avalanches and glaciers and to the recognition of the nature of deposits, poorly known to this day.

Key words : Rock avalanche, glacial dynamics, morainic complex, Late Glacial, Holocene, Vanoise range, Rocafort, Invernet.

1- marion.guisset@unito.it - EDYTEM, Université de Savoie - 73376 Le Bourget du Lac Cedex

2- philip.deline@uni-savoie.fr - EDYTEM, Université de Savoie - 73376 Le Bourget du Lac Cedex

Interazioni tra grandi crolli rocciosi e ghiacciai nel massiccio della Vanoise durante il Tardiglaciale e l'Olocene. Gli esempi dei settori di Rocafort e dell'Invenet.

Riassunto. I depositi di grandi crolli rocciosi ($V > 1 \times 10^6 \text{ m}^3$), importanti processi della morfodinamica dell'alta montagna alpina, costituiscono testimonianze geomorfologiche di grande qualità. Il settore di Rocafort (vallée d'Avérole, Haute-Maurienne) è stato interessato al meno da tre fasi di importanti crolli rocciosi durante il Tardiglaciale e l'Olocene. I depositi, particolarmente il Clapier de Rocafort ($V \sim 4 \times 10^6 \text{ m}^3$), attestano lo spostamento delle masse crollate alla superficie del glacier de l'Albaron e le loro interazioni con le forme glaciali. Il complesso morenico e gli accumuli di blocchi del settore dell'Invenet, Haute-Tarentaise, testimoniano un crollo roccioso ($V \sim 2 \times 10^6 \text{ m}^3$) di età probabilmente tardiglaciale che ha modificato la dinamica del ghiacciaio. In effetti, il deposito d'una parte del materiale sopra la massa di ghiaccio ha trasformato il glacier de l'Invenet in un ghiacciaio nero (ghiacciaio nel quale la zona di ablazione presenta una copertura detritica continua), e probabilmente ne ha anche amplificato e prolungato l'avanzata glaciale contemporanea. Questi due esempi contribuiscono allo studio delle interazioni crolli rocciosi/ghiacciai e al riconoscimento della natura d'altri depositi fin allora sconosciuta.

Parole chiave : crollo roccioso, dinamica glaciale, complesso morenico, Tardiglaciale, Olocene, massiccio della Vanoise, Rocafort, Invenet.

INTRODUCTION

L'altitude généralement élevée, la forte énergie du relief et l'englacement souvent important des milieux de haute montagne expliquent qu'ils sont caractérisés par une morphodynamique intense voire exacerbée. Parmi les processus morphogéniques actifs en montagne, les grands écroulements rocheux ou sturzstroms retiennent l'attention car ils altèrent de manière perceptible le modelé du relief. D'occurrence relativement faible, ils mobilisent des volumes de matériel généralement supérieurs à $1 \times 10^6 \text{ m}^3$ sur de grandes distances à des vitesses pouvant dépasser 100 km.h^{-1} (HSÜ, 1975). Les écroulements affectent fréquemment les parois rocheuses des bassins glaciaires et peuvent se déplacer et/ou se déposer à la surface des glaciers. En engendrant de manière instantanée ou progressive la formation d'une couverture détritico-supraglaciale, qui jouera un rôle protecteur vis-à-vis de l'ablation de la glace sous-jacente, les dépôts d'écroulements peuvent perturber la dynamique glaciale.

En Vanoise, plusieurs dépôts d'écroulement suggèrent l'occurrence passée de ce processus. Les secteurs de Rocafort et de l'Invenet (fig.1) permettent d'aborder un aspect particulier des interactions entre écroulements et glaciers et participent à la compréhension de la morphodynamique de la haute montagne alpine. Les trois dépôts d'écroulement du secteur de Rocafort permettent d'aborder les interactions entre écroulement, glacier et formes glaciaires (1) ; les accumulations de blocs et le complexe morainique du glacier de l'Invenet témoignent quant à eux des interactions entre la masse écroulée et le glacier ainsi que des conséquences de son dépôt sur la dynamique glaciale (2).

1. LES DÉPÔTS D'ÉCROULEMENTS ROCHEUX DE ROCAFORT : MÉMOIRES GÉOMORFOLOGIQUES DE LA MORPHODYNAMIQUE D'UN BASSIN GLACIAIRE

En Haute-Maurienne, sur le versant ubac de la vallée d'Avérole, le bassin glaciale de l'Albaron (ligne de crête comprise entre 2 900 et 3 637 m d'altitude) est aujourd'hui relativement peu englacé. Les langues ouest et est formées par le glacier de l'Albaron (langue méridionale du glacier du Grand Fond situé sur la dorsale franco-italienne) s'abaissent respectivement à 3 190 et 3 230 m (fig. 2). À l'aval, les formes et formations présentes attestent de l'englacement antérieur et d'une morphodynamique de versant active : (a) plusieurs bastions et cordons morainiques de générations différentes se répartissent sur une longueur de plus de 3 000 m entre 2 050 et 3 190 m d'altitude, (b) de nombreux dépôts de mouvements de masse apparaissent sur les versants droit (glissement en deux phases) et gauche (éboulements, petits écroulements). Trois grands dépôts d'écroulements rocheux, observés dans un secteur plus central, fréquemment associés à des cordons morainiques, constituent nos principaux objets d'étude (fig. 2). Nous nous attacherons dans un premier temps à décrire le secteur de Rocafort en distinguant les formes morainiques des formes engendrées par ces écroulements afin de déterminer les processus à l'origine de leur mise en place pour proposer ensuite un scénario de l'évolution morphodynamique.

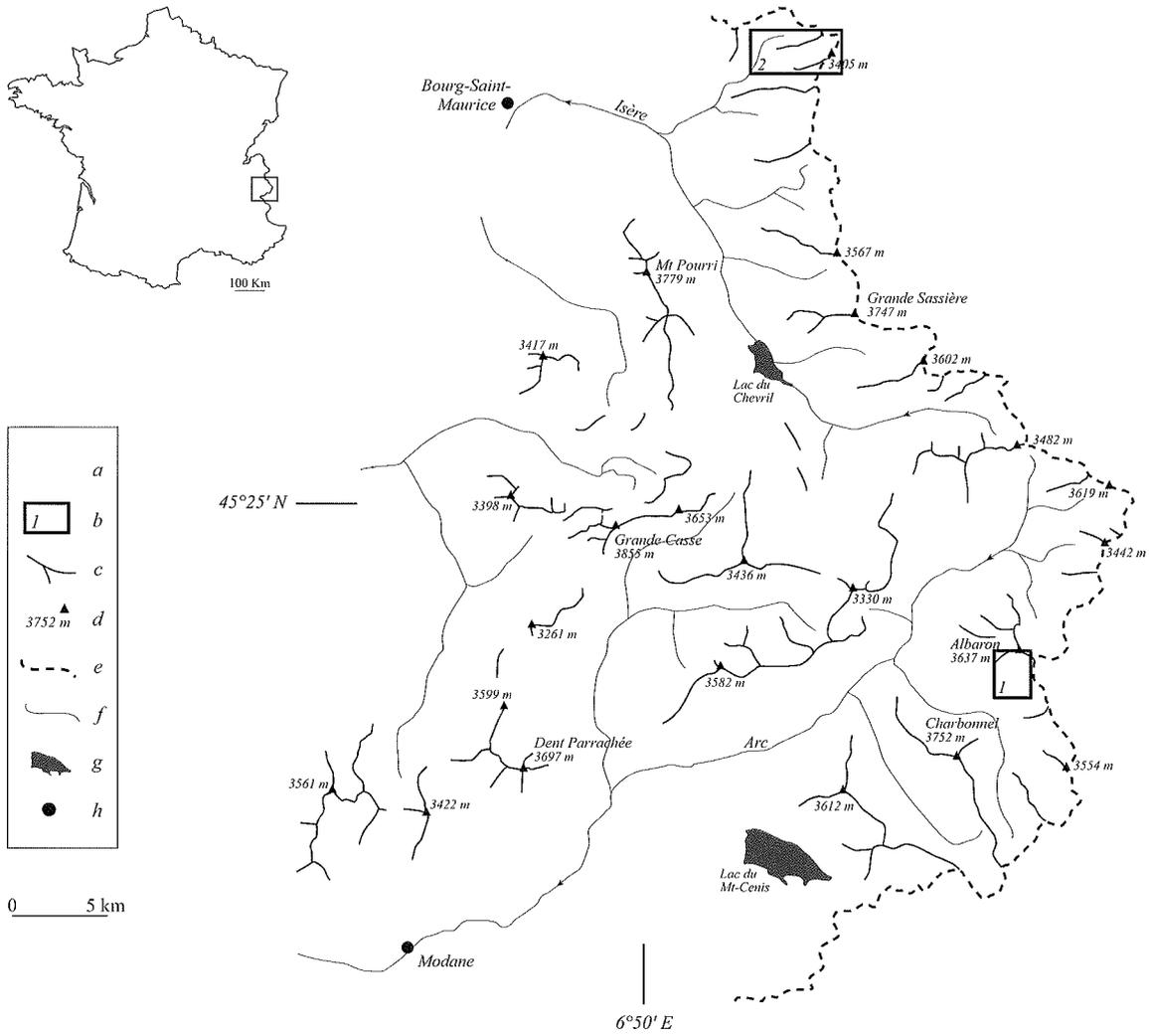


Figure 1. Carte du massif de la Vanoise (secteur nord et est)

a : glaciers ; b : terrains d'études (1 : secteur de Rocafort ; 2 : glacier de l'Invernet) ; c : lignes de crêtes ;
 d : sommet, altitude en mètres ; e : dorsales et frontières franco-italienne ; f : réseau hydrographique ; g : lac ; h : localité.

1.1 COMPLEXES ET BASTIONS MORAINIQUES DU SECTEUR DE ROCAFORT

Deux grands complexes morainiques d'organisation et de morphologie différentes, caractérisés par d'importants bastions morainiques, occupent la marge proglaciaire de l'Albaron (photo 1).

- Dans le secteur aval de la marge proglaciaire, au-dessous de 2 800 m, le premier complexe s'organise en trois sous-ensembles (fig. 2) :
 - (i) Entre 2 050 et 2 520 m, une vingtaine de moraines latérales ou latéro-frontales végétalisées, d'un commandement compris entre 2 et 30 m, s'observent sur une pente d'environ 30°.
 - (ii) Entre 2 520 et 2 710 m, en partie recouverts par deux dépôts d'écroulements rocheux, un bastion morainique et deux cordons latéro-frontaux discontinus se discernent respectivement à ~ 2 550, 2 620 et 2 700 m d'altitude. Répartis de manière relativement régulière, sur une pente moyenne de 15°, ces cordons, s'étendent sur environ 600 m de large (photo 1).
 - (iii) Une dizaine de cordons morainiques, dont l'orientation et la disposition diffèrent de celles décrites *supra*, apparaissent sur le bas du versant des Audras. Ils ont probablement été construits par le paléo-glacier des Audras.
- Le secteur amont de la marge proglaciaire présente deux bastions morainiques distincts, constitués d'une importante quantité de matériel subanguleux à arrondi. Les moraines latérales de type libre et l'ensemble de ce complexe morainique se démarquent également du complexe aval par leur caractère très peu végétalisé (photo1).
 - (i) Le bastion morainique sur la marge droite du bassin glaciaire (à l'aplomb de la face est des Pointes de l'Ouillarse) développe des flancs au commandement compris entre 50 et 250 m (fig. 2). La crête de sa moraine latérale gauche est nette alors que les autres sont plus larges et/ou recouvertes par un dépôt d'écroulement rocheux.
 - (ii) Un second bastion morainique apparaît sur la marge gauche du bassin glaciaire (fig. 2). Son secteur frontal est formé de 7 ou 8 cordons successifs qui ont été, en rive gauche du torrent, incisés par les écoulements temporaires. À l'amont du bastion, plusieurs cordons morainiques plus internes et moins développés, mis à part un cordon "latéro-central" à environ 3 050 m d'altitude, s'observent également (fig. 2).

La chronologie des fluctuations glaciaires ayant engendré ces différents complexes morainiques sera étudiée *infra* (1.3), après avoir présenté les principales caractéristiques des dépôts d'écroulements rocheux qui les recouvrent largement. Toutefois nous pouvons d'ores et déjà proposer une datation grossière de ces complexes morainiques. Les fluctuations holocènes (depuis 11 000 BP) ont souvent été caractérisées par des avancées glaciaires d'ampleur voisine (GROVE, 1988), permettant fréquemment la construction d'importantes moraines latérales. RÖTHLISBERGER (1986) propose par exemple une demi-douzaine d'avancées proches du maximum du PAG (Petit Âge Glaciaire) pour les glaciers des Alpes pendant l'Holocène. Les bastions morainiques de l'amont de la marge proglaciaire auraient donc été formés durant tout l'Holocène. Le complexe plus à l'aval, aux crêtes aujourd'hui relativement émoussées, serait tardiglaciaire, antérieur à l'Holocène et postérieur aux avancées du LGM (*Last Glacial Maximum*) où le glacier de l'Albaron rejoignait celui de l'Isère.

1.2 TROIS DÉPÔTS D'ÉCROULEMENTS ROCHEUX MAJEURS

1.2.1 Le Clapier de Rocafort : dépôt d'un sturzstrom (dépôt A)

- *Allure et répartition du dépôt*

Situé entre 2 350 et 2 710 m le Clapier de Rocafort (A) est le plus important dépôt d'écroulement du site (38 ha). Il s'étend sur 1 100 m de long et peut par endroit atteindre 500 m de large (fig. 2). C'est un chaos de blocs pluridécimétriques à plurimétriques empilés, parfois sur plusieurs mètres de haut (photo 1). Le dépôt très dense peut être dans son secteur médian à structure open-work (nombreux vides décimétriques à métriques entre les blocs anguleux à subanguleux) et on remarque sur le sommet des plus volumineux un faciès hirsute légèrement végétalisé. La structure open-work résulte probablement (1) du mode de déplacement de la masse rocheuse écroulée sous forme d'un écoulement granulaire sans cohésion (HSÜ, 1975) ou d'une nappe souple (CAMPBELL, 1989) et surtout (2) de l'incorporation de glace et/ou de neige à cette

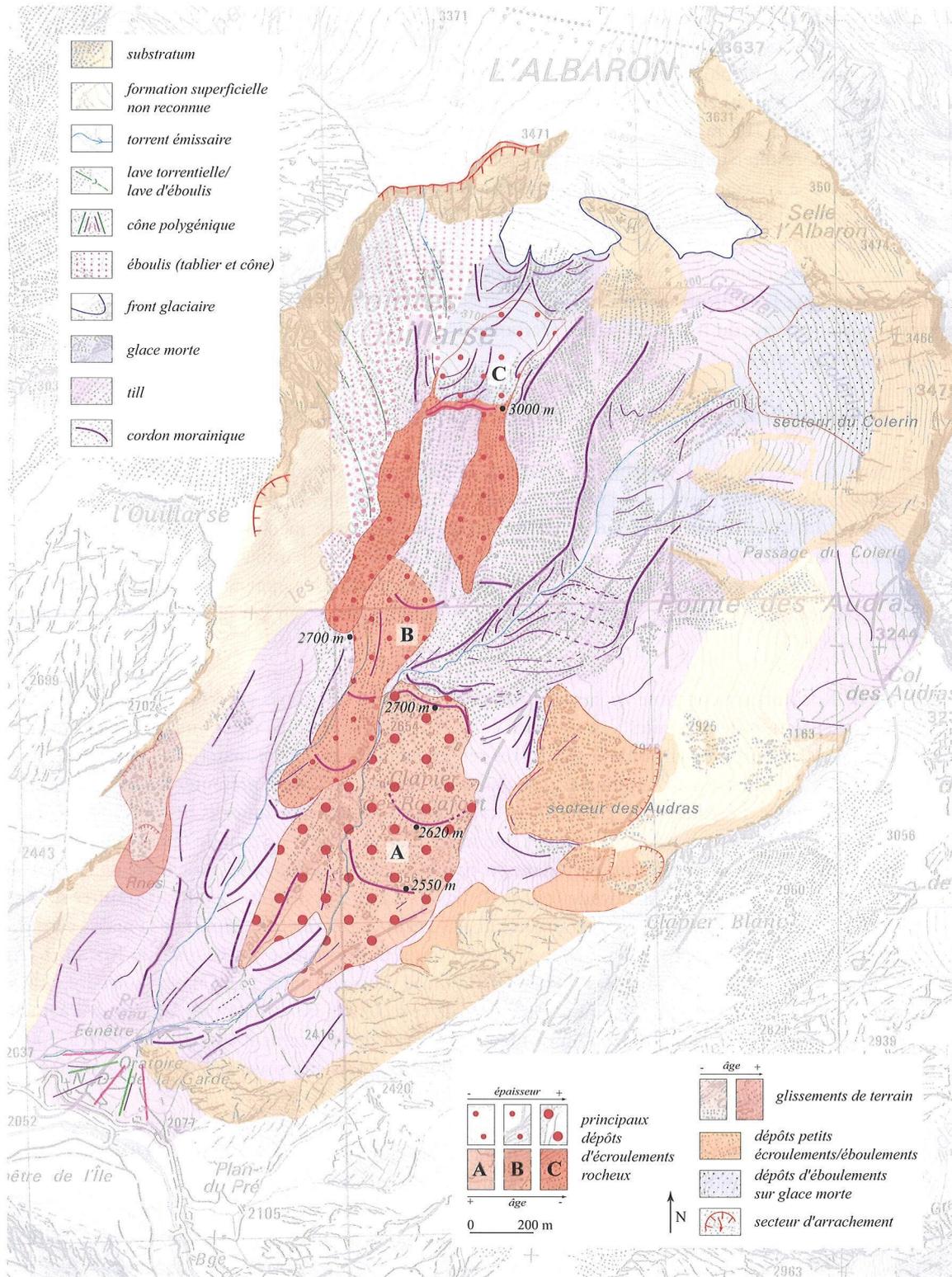


Figure 2. Carte géomorphologique du secteur de Rocafort fond topo IGN, 3633 ET, équidistance des courbes de niveau : 10 m

masse (DELINE, 2002). La fusion de ce dépôt mixte peut engendrer ces grands vides interstitiels et la topographie chaotique du dépôt final (*Ibid*). Il est également possible de supposer la présence d'un grano-classement vertical inverse (concentration des gros blocs en surface), observé par BENN et EVANS (1998) sur différents dépôts *open-work*.

La surface du dépôt, très chaotique à différentes échelles, s'étage en trois vastes paliers délimités par d'importants bourrelets transversaux, généralement arqués vers l'aval (photo 1). Ils ont probablement été engendrés par l'entassement de blocs lors du déplacement de la masse écroulée à l'amont et sur les crêtes du bastion morainique (2 550 m) et des cordons latéro-frontaux à 2 620 et 2 700 m. Les cordons de blocs longitudinaux, inférieurs à 100 m de long, observables à la surface du dépôt entre 2 550 et 2 670-80 m paraissent quant à eux résulter de l'accumulation de blocs à l'amont de blocs plus volumineux. L'essentiel du matériel rocheux se concentre à l'amont du large bastion morainique à environ 2 550 m, c'est-à-dire dans les secteurs proximal et médian du dépôt. À l'aval de ce bastion le dépôt est moins dense, moins épais et les blocs plurimétriques se raréfient (photo 1). Il forme deux lobes allongés, d'environ 400 m de long, qui recouvrent très partiellement les cordons morainiques situés entre 2 350 et 2 500 m (fig. 2). La présence du bastion morainique (2 550 m) suggère un dépassement de celui-ci, probablement aux endroits les plus déprimés, par une partie du front de la masse écroulée dont l'étirement vers l'aval aurait été favorisé par le raidissement de la pente.

- *Volume rocheux écroulé, lithologie variable du dépôt et niche d'arrachement*

Compte tenu de la répartition variable du matériel, nous avons distingué trois secteurs pour estimer le volume du Clapier de Rocafort : (1) la partie distale du dépôt serait d'épaisseur métrique, (2) celle du secteur proximal oscillerait entre 2 et 5-6 m alors que (3) dans le secteur médian, d'épaisseur généralement plurimétrique, les blocs sont fréquemment empilés sur plus de 10 m de hauteur. Cependant, cette estimation comprend les vides interstitiels créés par la structure *open-work*. Une épaisseur moyenne du dépôt de 5-10 m semble compatible avec ces observations. Le volume du dépôt serait par conséquent compris entre $2 \times 10^6 \text{ m}^3$ et $4 \times 10^6 \text{ m}^3$.

Le Clapier de Rocafort est constitué de calcschistes et de prasinites distribués en proportion variable. Une plus forte concentration de prasinites s'observe sur le secteur distal alors que de l'amont du dépôt au bastion morainique, à 2 550 m environ, les calcschistes représentent 70-80 % du matériel en surface. La face est des Pointes de l'Ouillarse est l'unique paroi rocheuse du bassin glaciaire à présenter les caractéristiques lithologiques du dépôt d'écroulement : paroi de calcschistes à filons de prasinites (Carte BRGM-776). La topographie actuelle ne permet pas de distinguer une niche d'arrachement de grande taille, mais une nette discontinuité longue de plus de 450 m, dominant en partie la langue occidentale du glacier de l'Albaron, s'observe entre 3 430 et 3 470 m d'altitude (photo 1, fig. 2). Cette physionomie pourrait résulter de l'arrachement d'un large secteur de la paroi entraînant l'abaissement de sa crête. Un départ de la masse écroulée depuis ce secteur s'accorderait également avec l'orientation et la disposition du Clapier de Rocafort (A). Afin d'estimer le volume de l'écroulement à partir de la niche d'arrachement pour étayer notre hypothèse et l'estimation du dépôt, la topographie pré-écroulement de ce secteur a été reconstituée à partir de l'actuelle en extrapolant les courbes de niveau. Le volume manquant serait de l'ordre de $4 \times 10^6 \text{ m}^3$ (GUISSET, 2004). Cette coïncidence de volume pour la "niche" et le dépôt doit toutefois être prise avec prudence, du fait des méthodes grossières appliquées.

Depuis cette niche, l'écroulement aurait parcouru une distance horizontale de 2 700 m sur environ 1 150 m de dénivelée. Ces distances et le volume estimé permettent de caractériser cet écroulement de sturzstrom. Selon ces paramètres, la distance excessive de parcours L_e , c'est-à-dire la distance horizontale de déplacement du front du sturzstrom au-delà de la distance attendue pour un glissement frictionnel avec μ ($H/L = 0,62$ (HSÜ, 1975), aurait été de 845 m. Bien que n'étant pas très élevée rapportée aux distances parcourues par certains sturzstroms (*Ibid*), elle pourrait néanmoins résulter du déplacement, même partiel, de la masse rocheuse à la surface du glacier de l'Albaron. Ce passage sur glacier aurait entraîné un accroissement de la mobilité de la masse écroulée en engendrant un frottement moindre et en permettant la fluidification de la masse par incorporation de glace/neige (DELINE, 2002).

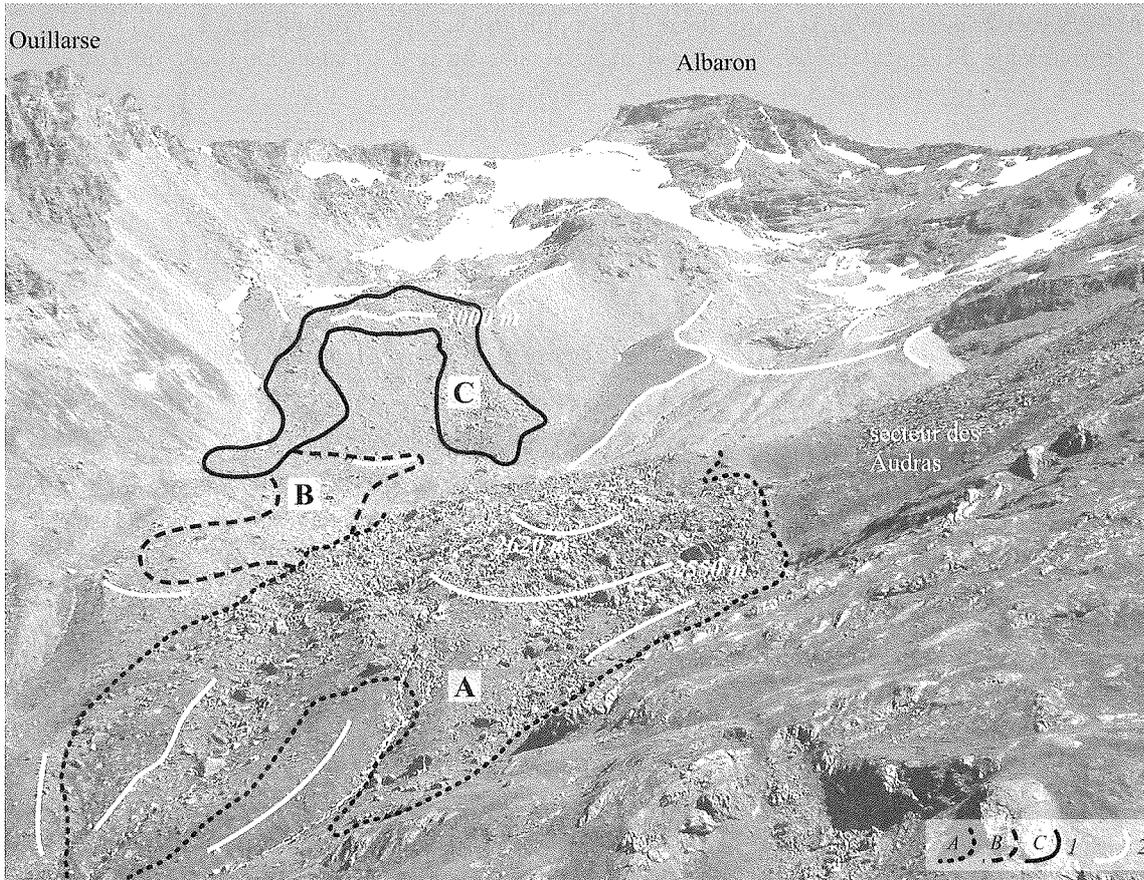


Photo 1. Vue du secteur de Rocafort (juillet 2003 ; cliché Marion GUISET)

1 : dépôts d'écroulements rocheux

A : Clapier de Rocafort

B : dépôt de gneiss albitiques

C : dépôt de la marge droite du bassin glaciaire

2 : cordons morainiques majeurs. En arrière plan, glacier et face sud de l'Albaron, 3 637 m

Par ailleurs, la répartition du matériel déposé en deux secteurs lithologiques résulte vraisemblablement de la conservation lors du déplacement de la masse écroulée, de la structure des affleurements qui composent la niche (McSAVENEY, 1993). Or cette préservation des secteurs lithologiques, qui semble avoir été souvent observée pour des dépôts sur glacier, résulte probablement de la fluidification de la masse en mouvement par incorporation de glace/neige (*Ibid*). Cette hypothèse de parcours sur glacier est également renforcée par la structure *open-work* du dépôt.

1.2.2 Le dépôt d'écroulement de gneiss albitiques (dépôt B)

Sur la marge droite du Clapier de Rocafort un second dépôt d'écroulement (B), moins étendu, mesure 850 m de long pour une largeur comprise entre 50 et 250 m (fig. 2). Il est constitué de blocs de gneiss albitiques pluridécimétriques à métriques qui forment une couverture quasi-continue entre 2 550-60 et 2 750 m (photo 1). La dénivellation faiblement prononcée entre ce dépôt et celui du Clapier de Rocafort (A) pourrait résulter du comblement de la marge droite du dépôt A par le dépôt d'écroulement B.

La morphologie du dépôt allongée vers l'aval suggérerait une niche d'arrachement située sur l'amont du bassin glaciaire ; cependant seul le versant est de l'Ouillarse, dominant le dépôt, comporte un secteur de gneiss albitiques. Le dépôt B, estimé à $\sim 0,1 \times 10^6 \text{ m}^3$, s'étendrait donc selon une orientation subperpendiculaire à celle de la niche supposée (2 950-3 050 m), pouvant résulter de la topographie préexistante (dépression entre les cordons morainiques latéraux et le Clapier de Rocafort) et probablement de la présence d'un glacier ou névé engendrant la fluidification de la masse écroulée. Cette hypothèse semble confirmée par la distance de parcours excessive L_e , calculée pour valeur indicative bien que HSÜ (1975) ne l'applique qu'à des sturzstroms, qui serait de 450 m.

1.2.3 Dépôt d'écroulement de la marge droite du bassin glaciaire (dépôt C)

Sur la marge droite du bassin glaciaire, entre 2 700 et 3 120 m, un troisième dépôt d'écroulement rocheux apparaît (photo 1). Il est constitué de blocs hétérométriques, anguleux à subanguleux, dont les plus gros éléments n'excèdent pas 3 m de grand axe. Les blocs de calcschistes ($\sim 80 \%$) et de prasinites sont distribués de manière relativement indifférenciée. Cette bilithologie et l'orientation NNE-SSW du dépôt C suggèrent une niche d'arrachement située dans un secteur de la face est des Pointes de l'Ouillarse, similaire à celui du Clapier de Rocafort (fig. 2).

Au sein du dépôt, estimé à $\sim 0,1 \times 10^6 \text{ m}^3$, deux secteurs de morphologie et de distribution du matériel écroulé différentes se distinguent :

- (i) Sur le flanc externe du front du bastion morainique droit, le secteur distal du dépôt d'écroulement (C) forme deux lobes de 800 (ouest) et 600 m (est) de long. Ils prennent naissance à l'aval de deux brèches, d'environ 50 m de large, qui incisent la crête frontale du bastion morainique située à $\sim 3\,000$ m d'altitude. Sur le flanc raide du bastion (30°), les lobes sont peu épais et parfois discontinus, alors qu'une quantité de matériel plus importante semble s'être concentrée dans leurs secteurs frontaux. Le secteur frontal du lobe ouest recouvre une partie restreinte du secteur proximal du dépôt B (photo 1).

- (ii) L'essentiel de la masse écroulée semble s'être accumulé à l'amont de la crête du bastion morainique. Le matériel du dépôt C s'observe entre 3 000 et 3 120 m, il est cependant fréquemment associé à des tills subanguleux voire subarrondis ainsi qu'à des débris mobilisés par la gélifraction qui perturbent sa délimitation. Le dépôt recouvre une couche de glace morte stratifiée, peut-être discontinue, qui s'étend du front de la langue occidentale du glacier de l'Albaron à 3 190 m, dont elle est nettement distincte, jusqu'à $\sim 3\,020$ m (fig. 2).

La masse de matériel écroulé accumulée contre le flanc interne de la moraine frontale du bastion témoigne de la position reculée du glacier, par rapport à cette moraine, lorsque s'est produit l'écroulement. Les brèches de la moraine frontale indiquent probablement l'absence d'avancée glaciaire postérieure à l'écroulement, avancée qui aurait constitué une crête morainique continue. L'hypothèse d'une genèse post-écroulement des brèches par les écoulements peut être écartée, car aucune trace majeure d'un tel phénomène n'est actuellement observable sur le flanc du bastion. Néanmoins, la grande dimension des brèches et les sillons visibles à l'amont supposent leur formation par des écoulements antérieurs à l'écroulement. Il semblerait en effet que la masse écroulée se soit déplacée brièvement à la surface du glacier avant de s'accumuler à l'amont du bastion morainique ou de le déborder légèrement, tandis qu'une partie de la masse en mouvement a emprunté les brèches morainiques préexistantes et poursuivi son parcours en formant les deux lobes.

1.3 HYPOTHÈSES CHRONOLOGIQUES DE MISE EN PLACE DES DÉPÔTS D'ÉCROULEMENTS EN RELATION AVEC LES FLUCTUATIONS GLACIAIRES

Les positions successives des fronts glaciaires ont été reconstituées en regroupant les moraines d'extension, d'orientation et de morphologie analogues. Les cordons rapprochés et/ou présentant des moraines latérales communes reconnues ou supposées ont permis de dégager plusieurs stades glaciaires. La chronologie induite par ces regroupements morphologiques doit toutefois être considérée avec prudence car, certaines fluctuations temporellement proches ont pu être dissociées du fait de l'espacement des cordons morainiques ou, *a contrario*, des moraines résultant de stades glaciaires différents ont pu être associées. Les principales phases sont les suivantes :

- Les moraines probablement tardiglaciaires/fini-tardiglaciaires qui s'étagent en deux sous-ensembles (*supra* 1.1) n'ont pas nécessairement été engendrées par des stades glaciaires distincts séparés par un net recul du glacier, mais peuvent résulter d'un retrait continu ponctué de réavancées ou de phases de stagnation. Le glacier de l'Albaron-Colerin-Audras aurait tout d'abord formé un front unique ensuite bilobé du fait de deux grands courants de glace (fig. 3a). Les glaciers des Audras et de l'Albaron-Colerin se seraient ensuite progressivement séparés (fig. 3b) et des phases successives de stagnation auraient engendré les bastions morainiques constitués d'une quantité de matériel relativement importante.
- L'écroulement du Clapier de Rocafort (A), dont le dépôt recouvre les cordons morainiques entre 2 350 et 2 710 m, est postérieur aux fluctuations décrites *supra*. La structure *open-work* du dépôt, la répartition lithologique du matériel et la localisation de la niche d'arrachement (*supra* 1.2.1) suggèrent un déplacement, même partiel, de la masse écroulée à la surface du glacier (fig. 3c). Il est envisageable que l'écroulement se soit produit lors de la période charnière fini-Tardiglaciaire/début Holocène, lorsque le glacier de l'Albaron-Colerin formait encore un large front. Cependant, l'extension exacte du glacier, le parcours de l'écroulement et les effets d'un éventuel dépôt supraglaciaire sur la dynamique glaciaire n'ont pu être déterminés.

Durant l'Holocène, du fait de plusieurs avancées glaciaires d'extensions proches, les langues occidentale de l'Albaron et orientale de l'Albaron-Colerin ont construit deux importants bastions morainiques ; différents événements se sont néanmoins succédés.

- La langue occidentale a peut-être débordé son bastion morainique pour construire un cordon frontal à 2 750 m. L'écroulement de gneiss albitiques (B) aurait alors pu se déplacer très partiellement à la surface de cette langue (fig. 3d). Ce cordon frontal pourrait toutefois correspondre à une avancée tardiglaciaire et la fluidification de la masse écroulée, pourrait résulter de son déplacement sur un névé. En rive gauche du bassin glaciaire, l'allure et la distribution des cordons témoignent du débordement du bastion morainique, dans son secteur frontal, par la langue glaciaire orientale (fig. 3d). Le front du glacier semble avoir remanié le secteur proximal du dépôt A avant de construire, sur le flanc externe du bastion, au minimum six cordons latéro-frontaux plus internes, espacés d'une cinquantaine de mètres.
- Les langues semblent par la suite s'être maintenues à l'intérieur des bastions malgré plusieurs fluctuations engendrant par exemple la multiplication et l'épaississement de la crête frontale droite. L'importante quantité de matériel accumulée dans les bastions a éventuellement pu contenir certaines pulsations glaciaires. La carte de l'État Major français, au 1 : 80 000, représente en 1864 la langue orientale à environ 2 950 m, c'est-à-dire plus de 250 m à l'amont du bastion (fig. 3e). Le maximum du PAG correspondrait aux crêtes des bastions morainiques situées à 3 000 m (rive droite) et 2 880-90 m (rive gauche), et les cordons discontinus plus internes, aux avancées fini- et post-PAG (fig. 3e, 3f). On remarque cependant que les fronts représentés sur la figure 3d (rive gauche) pourraient résulter d'une avancée holocène non déterminée ou du maximum du PAG en 1820.

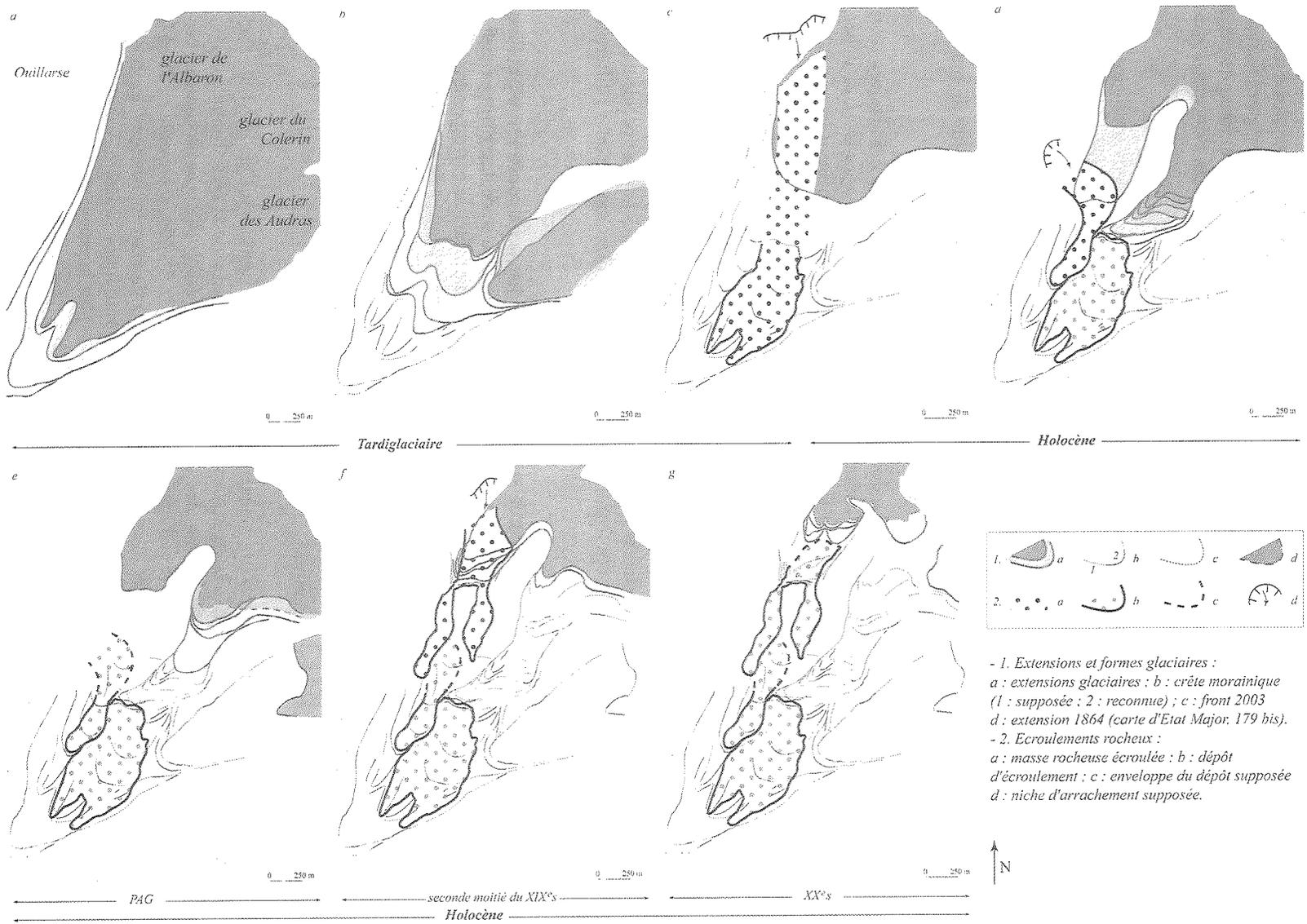


Figure 3. Reconstitution des fluctuations glaciaires et des écoulements rocheux du secteur de Recafort au Tardiglaciaires et à l'Holocène.
 fond topo IGN, 3633 ET, équidistance des courbes de niveau : 10 m

- En rive droite du bassin glaciaire, le troisième écroulement (C) a débordé le bastion et s'est accumulé à l'amont de sa crête frontale en recouvrant un secteur du glacier qui semble avoir évolué en glace morte (fig. 3f ; *supra* 1.2.3). Le retrait des langues glaciaires s'est poursuivi au XXe siècle et accompagne la disparition progressive du glacier du Colerin (fig. 3g), laissant place à un secteur de glace morte recouverte par du matériel rocheux éboulé et éboulisé.

Le bassin glaciaire de l'Albaron semble donc avoir été affecté au minimum par trois grands écroulements rocheux. Le Clapier de Rocafort (dépôt A), au volume prudemment estimé à $4 \times 10^6 \text{ m}^3$, se serait mis en place en période fini-Tardiglaciaire tandis que l'écroulement de gneiss albitiques (dépôt B) aurait eu lieu durant l'Holocène. Le troisième dépôt (C) qui s'observe sur la marge droite du bassin glaciaire résulte d'un événement postérieur au PAG. La répartition et la structure de ces trois dépôts attestent (1) le déplacement des masses écroulées à la surface du glacier et (2) témoignent des interactions de cette masse avec les formes morainiques. L'étude des dépôts d'écroulement en milieu anciennement englacé nous informe également sur les conditions d'apparition et de développement d'une couverture détritique, ainsi que sur les modifications postérieures de la dynamique glaciaire. Le dépôt d'écroulement rocheux de l'Invernet en offre un remarquable exemple.

2- INTERACTIONS ENTRE UN GRAND ÉCROULEMENT ROCHEUX ET LA DYNAMIQUE GLACIAIRE DE L'INVERNET

En Haute-Tarentaise, le bassin et la marge proglaciaire de l'Invernet (comprenant les vallons de l'Invernet et de la Sassièr) présentent des traits géomorphologiques originaux. Le modelé des vallons atteste un englacement relativement important durant le Tardiglaciaire et l'Holocène et un grand écroulement rocheux relativement ancien dont le dépôt présente des physionomies variables. L'étude détaillée de différents secteurs géomorphologiques permet d'émettre des hypothèses concernant le scénario de mise en place du dépôt d'écroulement, qui semble s'expliquer, en partie, par le passage de la masse écroulée sur le glacier, puis par les conséquences de ce dépôt sur la dynamique glaciaire.

2.1 LA MARGE PROGLACIAIRE DE L'INVERNET

Au sein de la marge proglaciaire de l'Invernet, plusieurs secteurs se distinguent parfaitement tant sur le plan spatial que morphologique :

- (i) Du front du glacier actuel au débouché sur le Plan de la Sassièr où le vallon de l'Invernet forme un coude (vers 2 050 m), la marge proglaciaire d'orientation E-W, d'une longueur de 2 000 m, présente de nombreux cordons morainiques dominés en rive gauche par les Arêtes du Loidon et des barres rocheuses à l'aval, par la paroi de la Pointe des Piagnes en rive droite (fig. 4). Se différenciant par leur géométrie, leur morphologie, le matériel rocheux en place et leur degré de végétalisation, deux complexes morainiques relativement bien individualisés apparaissent, suggérant des conditions de mise en place différentes (*infra* 2.2.2).

- (ii) Le Plan de la Sassièr (altitude moyenne 2 030 m), d'orientation NE-SW, long de 1 200 m présente une déclivité de $2,2^\circ$. Il est nettement délimité à l'amont par la Barre des Colombettes, par les cordons décrits *supra* et à l'aval par l'imposant verrou de la Tête du Plane (fig. 4). Le caractère subhorizontal de ce plan et les accumulations de blocs qu'il semble fossiliser (*infra* 2.2.1) suggèrent qu'il s'agit d'un secteur de remblaiement d'un vaste paléolac, probablement par des sédiments glacio-lacustres.

2.2 LE DÉPÔT D'ÉCROULEMENT ROCHEUX DE L'INVERNET

Après avoir souligné les particularités géomorphologiques des accumulations de blocs du Vallon de la Sassièr, nous présenterons les complexes morainiques tardiglaciaire et holocène du vallon de l'Invernet, qui par leurs spécificités et différences corroborent l'hypothèse d'un grand dépôt d'écroulement.

2.2.1 Les accumulations de blocs du secteur de la Sassièrè : un dépôt discontinu

- *Le dépôt de la Sassièrè (A)*

Cet amas de blocs subaériens de dimensions variables, long d'une centaine de mètres sur 80 de large au maximum, forme un monticule qui émerge du plan de remblaiement (photo 2). Les marges de cette accumulation de blocs subanguleux empilés sans ordre apparent sont enchâssées dans le plan de remblaiement ; seul le secteur sommital d'un dépôt plus vaste semble alors apparaître en surface.

Un petit tas de blocs doit également être relevé sur l'amont du plan (marge gauche). Ce dépôt étiré sur quelques mètres de long est à la fois fossilisé dans les sédiments et recouvert, sur le haut, par le flanc externe de la moraine terminale du complexe morainique qui ferme le vallon de la Sassièrè (fig. 4).

- *Le dépôt du Fréderet (B)*

Long de 950 m, sur 50 à 200 m de large, ce dépôt occupe la quasi-totalité de la marge droite du secteur Sassièrè et forme un voile continu ou une couverture à blocs de micaschistes alumineux (pluridécimétriques à métriques) relativement continue avec par endroits des accumulations plus denses où une structure *open-work* réduite est observable (photo 2). Le matériel généralement végétalisé est très hétérométrique et s'étend de manière continue malgré trois secteurs d'organisation légèrement différente (GUISSET, 2004). Le matériel sur le flanc gauche du dépôt du Fréderet disparaît sous les sédiments fins du Plan de la Sassièrè, y compris dans le secteur proximal où le torrent de la Sassièrè jouxte l'accumulation de blocs (fig. 4).

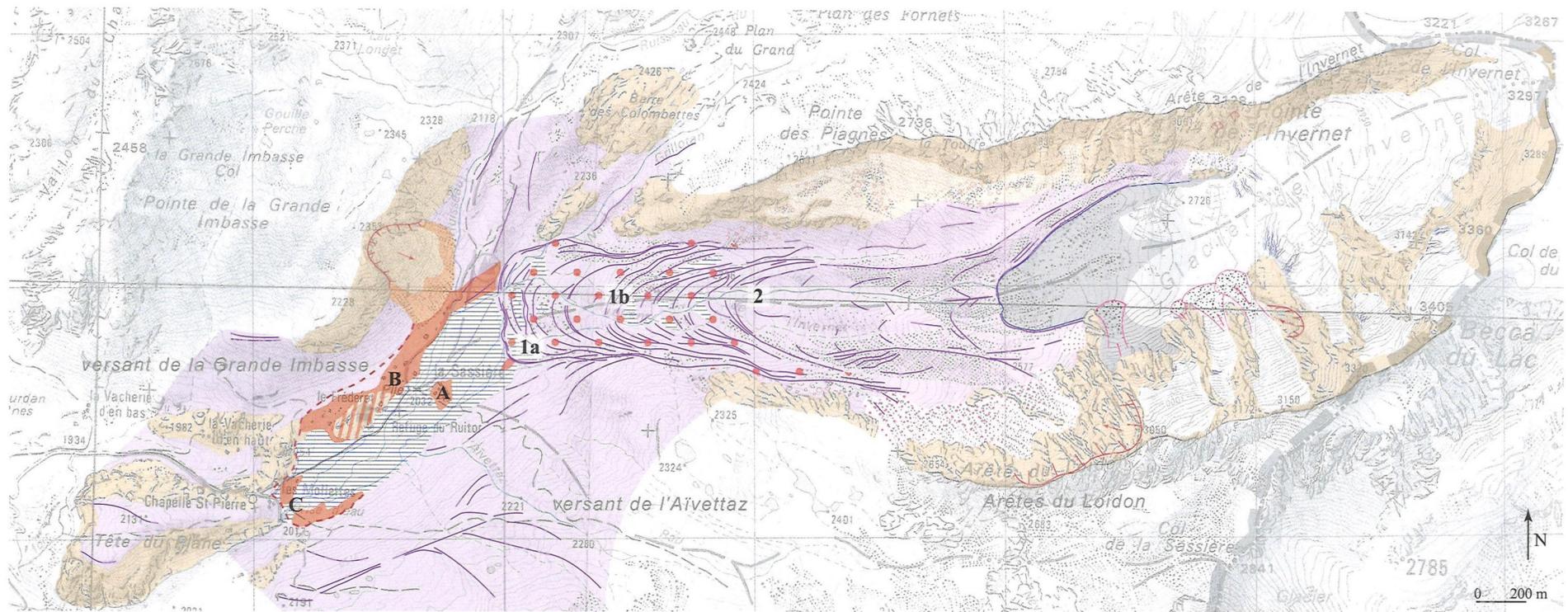
- *Le dépôt des Mollettes (C)*

Situé sur la partie distale du plan de remblaiement, ce troisième dépôt se divise en deux ensembles (fig. 4). Depuis la berge droite du torrent de la Sassièrè jusqu'aux abords de la piste, quelques blocs isolés dont la partie aérienne peut atteindre quelques mètres de hauteur ou des groupes de blocs enchâssés, probablement, dans les sédiments glacio-lacustres apparaissent (photo 2). Au pied du versant de l'Aivettaz, rive gauche, un étroit dépôt de blocs de 300 m de long est visible. Sa morphologie est proche de celle décrite pour le dépôt de Fréderet bien que l'on note l'absence de blocs de grandes dimensions.

Les amas de blocs hétérométriques, l'absence de formes organisées des dépôts du vallon de la Sassièrè et la continuité de la nappe de blocs du secteur du Fréderet sont autant d'éléments qui donnent à ces accumulations l'allure d'un dépôt d'écroulement. Ces accumulations de blocs sont par ailleurs constituées exclusivement par des micaschistes alumineux, ce qui corrobore leurs caractéristiques de dépôt d'écroulement et étaye également l'hypothèse d'un unique dépôt plus largement étendu. En effet, le caractère ponctuel de la source de débris confère généralement aux dépôts d'écroulements un matériel monolithologique alors qu'au contraire les tills tendent d'ordinaire vers l'hétérogénéité pétrographique (DELINE, 2002). La discontinuité topographique prononcée entre les accumulations de blocs peut s'expliquer par le remblaiement d'un paléolac, postérieur à l'écroulement, qui en aurait comblé les parties déprimées. L'apparition d'amas de blocs ou de blocs isolés partiellement préservés du remblaiement n'induit pas nécessairement une épaisseur localement supérieure du dépôt mais peut sans doute résulter d'irrégularités topographiques préexistantes : secteurs déprimés ou proéminents, dépôts antérieurs, affleurements de substratum, cordons morainiques, ... Le raccordement probable des différentes accumulations suggère la possibilité d'un seul dépôt occupant un vaste secteur du vallon.

2.2.2 Un remarquable complexe morainique à gros blocs

Un complexe morainique à gros blocs généralement pluridécimétriques à métriques, formé de nombreux cordons latéro-frontaux particulièrement bien conservés, occupe le secteur distal du vallon de l'Invernet (1a et 1b ; photo 3). Ce complexe s'étend sur une longueur d'environ 850 m dans son secteur central et atteint plus de 1 500 m de long sur sa marge gauche pour une largeur moyenne de 450 m. Les cordons morainiques, incisés dans leur partie médiane par le torrent de l'Invernet, sont (1) disposés selon l'axe longitudinal du vallon et (2) subparallèles et concentriques (fig. 4). Ils sont constitués par des blocs de micaschistes alumineux généralement subanguleux, subaériens/aériens et hétérométriques, bien que l'on relève la rareté de ceux de très grandes dimensions : un seul bloc d'une hauteur de grand axe supérieure à 5 m s'ob-



	<i>substratum</i>		<i>front glaciaire</i>		<i>couverture détritique continue</i>		<i>complexe morainique à gros blocs (matériel du dépôt)</i>
	<i>formation superficielle non reconnue</i>		<i>front suspendu</i>		<i>voile déritique</i>		<i>dépôt d'éroulement rocheux</i>
	<i>torrent émissaire</i>		<i>séracs/crevasses</i>		<i>dépôts fluvio-glaciaires</i>		<i>blocs du dépôt sur substratum</i>
	<i>chenaux tressés</i>		<i>till</i>		<i>dépôts glacio-lacustres</i>		<i>enveloppe supposée du dépôt d'éroulement</i>
	<i>éboulis (tablier et cône)</i>		<i>cordons morainiques</i>		<i>dépôt d'éboulement</i>		<i>dépôt d'éroulement secondaire/de glissement</i>
			<i>roches moutonnées</i>		<i>dépôt non reconnu</i>		<i>niche d'arrachement</i>

1a : sous-ensemble externe du complexe morainique à gros blocs
1b : sous-ensemble interne du complexe morainique à gros blocs
2 : complexe morainique à matériel fin

A : accumulation de blocs de la Sassièrre
B : accumulation de blocs du Frédéret
C : accumulation de blocs des Mollettes

Figure 4. Carte géomorphologique du secteur de l'Invernet
fond topo IGN, 3532 ET, équidistance des courbes de niveau : 10 m.

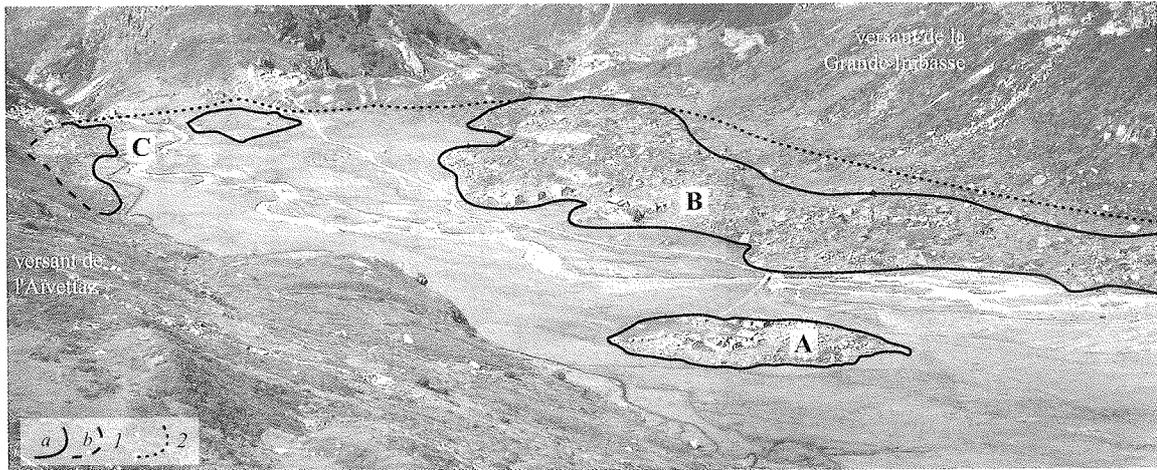


Photo 2. Accumulation de blocs et plan de remblaiement du Vallon de la Sassièrre (août 2003 ; cliché Marion GUISET)

1 : limite des accumulations de blocs

(a : reconnue ; b : supposée). A : accumulation de la Sassièrre ; B : du Fréderet ; C : des Mollettes

2 : limite supposée du dépôt d'éroulement.

Au centre, accumulations de la Sassièrre qui émerge des sédiments glacio-lacustres. Au second plan, secteur du Fréderet. En arrière plan, secteur des Mollettes avec à droite un ensemble de blocs isolés et à gauche, une couverture de blocs ; puis verrou de la Tête du Plane.

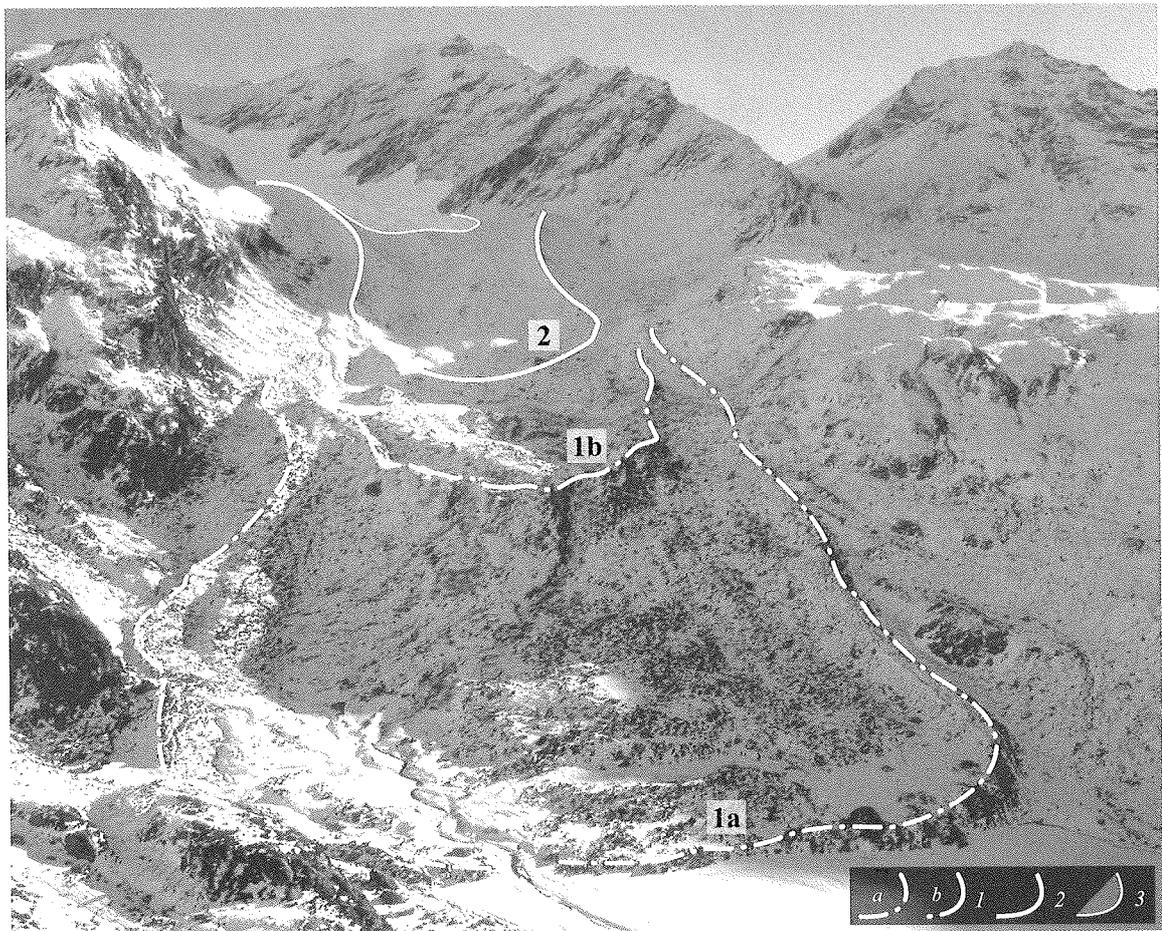


Photo 3. Complexes morainiques du glacier de l'Invernet (cliché M.-G. BOURGEOIS, Parc national de la Vanoise, 1995)

1 : complexe morainique à gros blocs (a : sous-ensemble externe ; b : sous-ensemble interne) ;

2 : complexe morainique à matériel fin ; 3 : glacier

serve sur le cordon externe frontal. Les blocs sont le plus souvent emballés et intégrés aux moraines même s'ils sont fréquemment amassés sur les crêtes ou au pied des cordons. À l'amont de certains cordons s'étendent de petits plans de remblaiement subhorizontaux qui accentuent l'allure "étagée" du complexe. La distribution des cordons, bien qu'étant relativement régulière, met en évidence deux sous-ensembles morainiques qui semblent attester deux dynamiques de construction morainique originales du glacier (photo 3).

- Le premier sous-ensemble (1a) regroupe les cordons les plus externes, qui dans leur partie aval se répartissent entre 2 050 et 2 150 m d'altitude (fig. 4). Une dizaine de cordons frontaux et leurs prolongements latéraux ont été reconnus, bien que ces derniers soient souvent faiblement individualisés ou parfois démantelés.

- À l'amont, un bastion morainique plus interne (1b) forme un important gradin et délimite le second sous-ensemble du complexe morainique à gros blocs (2 150-2 230 m). Ce bastion, d'environ 40 m de commandement, est constitué de 3 ou 4 cordons très rapprochés (fig. 4). L'accumulation de matériel ici supérieure à celle des autres cordons du complexe et les brèches qui incisent la crête du bastion résultent probablement d'un état de quasi-stagnation du glacier (photo 3).

2.2.3 Un complexe morainique à matériel plus fin

Situé entre 2 230 et 2 530/2 750 m, le second complexe morainique (2) du glacier de l'Invernet, parfaitement distinct du complexe à gros blocs, se démarque de ce dernier du fait (1) du matériel plus fin (centimétrique à décimétrique) qui constitue l'ensemble des moraines, (2) de l'hétérogénéité pétrographique des tills, (3) de l'organisation et de l'allure médiocre de certains cordons rapportée à celles du complexe à gros blocs (photo 3). Avec un commandement moyen de 50 m, les moraines latérales droite et gauche, faiblement végétalisées et respectivement longues de 1 300 et 700 m, apparaissent comme étant les cordons majeurs de ce complexe (fig. 4). Bien que de nombreux cordons latero-frontaux soient visibles dans les secteurs médian et distal du complexe, leur reconnaissance est perturbée par leur caractère discontinu et l'éroussé des formes. Ces cordons, encadrés par les moraines latérales, se répartissent de part et d'autre d'une accumulation, longue de 400 m, formée en surface de matériel fin. L'emplacement, l'allure et le fort éroussé de celle-ci nous orientent vers un dépôt de tills couvrant une forme préexistante non reconnue (substratum, dépôt détritique antérieur, ...).

Le complexe morainique amont se différencie essentiellement du complexe plus à l'aval du fait de son matériel plus fin présentant une certaine diversité lithologique. Il apparaît ainsi que les complexes morainiques du glacier de l'Invernet, d'allure, d'organisation et d'âge distincts, résultent d'une charge détritique supraglacière et d'une dynamique de construction morainique différentes. À l'inverse du complexe à matériel fin, la forte concentration de blocs et la monolithologie du complexe aval peuvent vraisemblablement s'expliquer par le remaniement d'un dépôt d'écroulement rocheux par le glacier. Outre le complexe à gros blocs, l'étude géomorphologique a mis en évidence à travers l'observation des accumulations de blocs, la présence probable d'un dépôt d'écroulement occupant le vallon de la Sassièrre. Continuité spatiale relative et monolithologie des dépôts (micaschistes alumineux) sont deux arguments en faveur d'un même écroulement dont l'interaction avec le glacier aurait engendré un dépôt aux morphologies différentes (dépôts d'écroulements et cordons morainiques à gros blocs).

2.3 EFFETS DU GLACIER SUR LE PARCOURS DE LA MASSE ROCHEUSE ÉCROULÉE ET LA PHYSIONOMIE DU DÉPÔT

Le front du dépôt (secteur des Mollettes) est situé à une distance horizontale de 3 600 m de la niche d'arrachement supposée qui aurait affecté sur une longueur d'environ 500 m le versant des Arêtes du Loidon en rive gauche du bassin glaciaire (fig. 4). Les distances horizontale (3 600 m) et verticale (1 100 m) parcourues par l'écroulement et le volume du dépôt estimé prudemment à 2×10^6 m³, à partir d'une épaisseur de 2 m appliquée à l'ensemble du Plan de la Sassièrre et du complexe morainique à gros blocs (100 ha), permettent d'évaluer un coefficient de friction μ de 0,30. Ce coefficient est nettement inférieur à la valeur attendue pour un sturzstrom à l'interface matériel rocheux écroulé/substratum. Selon ces paramètres, la distance de parcours excessive L_c serait de 1 800 m ; or elle ne dépasse généralement 1 000 m que lorsque le volu-

me est supérieur $10 \times 10^6 \text{ m}^3$ (HSŮ, 1975). Ceci peut s'expliquer par le déplacement, même partiel, de la masse rocheuse sur le glacier.

Cet écroulement semble en effet être caractérisé par un parcours mixte : la masse écroulée se serait déplacée sur le glacier puis sur une surface non englacée ce qui aurait engendré des dépôts aux allures variables. Ces hypothèses peuvent être avancées car les glaciers constituent une surface particulière pour le déplacement d'une masse rocheuse écroulée. La présence du glacier va modifier le comportement et accroître la mobilité de la masse écroulée du fait (1) de la faible rugosité de sa surface qui réduit le frottement à l'interface matériel rocheux écroulé/glacier et (2) de la fluidification de cette masse par l'incorporation de glace et éventuellement de neige (DELINE, 2002). Une reconstitution hypothétique de la mise en place de ce dépôt d'écroulement à physionomie variable peut alors être proposée. La masse écroulée depuis la paroi supraglaciaire se serait déplacée sur le glacier de l'Invernet : du fait de la mobilité accrue acquise, une partie de la masse aurait poursuivi son mouvement à l'aval du glacier sur une distance considérable. Lors de sa mise en place, le dépôt aurait donc été à la fois supra- et proglaciaire. Lorsque la masse en mouvement dépasse le glacier l'augmentation de la rugosité et donc du coefficient de friction modifie les conditions de déplacement. L'effet de frein produit peut néanmoins être largement pondéré par l'incorporation de glace et peut-être de neige à la masse rocheuse, ce qui lui permet de conserver une vitesse élevée en milieu non englacé (*Ibid*). Par ailleurs, l'hypermobilité permise par la surface topographique du glacier peut entraîner, immédiatement après l'impact, la diminution rapide de l'épaisseur de la masse écroulée (*Ibid*). Or les sturzstroms minces connaissent des valeurs de frottements internes réduites leur permettant de maintenir leur énergie (CAMPBELL, 1989).

La masse écroulée, pouvant s'être déplacée sur un plus vaste secteur du vallon de la Sassièrre, se serait alors stabilisée en un dépôt continu ou discontinu dont seules les parties hautes paraissent aujourd'hui émerger. Comme en témoigne le complexe morainique à gros blocs, le glacier semble avoir à la fois remanié le dépôt proglaciaire et évacué le dépôt supraglaciaire à l'occasion de deux phases de construction morainique post-écroulement. Il convient alors de se pencher sur le comportement du glacier de l'Invernet afin de tenter de déterminer la part des effets de l'écroulement rocheux sur sa dynamique glaciaire.

2.4 CONSÉQUENCES DE L'ÉCROULEMENT SUR LA DYNAMIQUE GLACIAIRE

- L'écroulement rocheux de l'Invernet a pu avoir un volume, une extension et une mobilité suffisants pour constituer une couverture détritique continue sur le secteur distal du glacier (fig. 5a). Le passage brutal du glacier de l'état blanc à l'état noir, dont le processus d'écroulement est *a priori* à l'origine, aurait alors provoqué d'importants changements dans la dynamique glaciaire. L'épaisseur probablement métrique du dépôt supraglaciaire va considérablement réduire l'ablation de la glace sous-jacente en diminuant l'effet de la radiation solaire et en limitant le transfert de chaleur vers la glace (KIRKBRIDE, 2000). La réduction de l'ablation entraîne un exhaussement de la surface affectée par le dépôt et la surcharge pondérale provoquée par ce surépaississement engendre une accélération de l'écoulement du glacier (DELINE, 2002).
- Immédiatement après l'écroulement le glacier semble avoir connu une avancée très importante due à l'exacerbation, par les effets du dépôt, de la dynamique du glacier (fig. 5b). Le glacier qui n'a pénétré que de quelques mètres dans le vallon de la Sassièrre semble s'y être partiellement affranchi des données topographiques (secteur au pied de la Barre des Colombettes). Le cordon le plus externe dessine nettement un glacier au front très large à 2 050 m d'altitude occupant le vallon de l'Invernet sur une largeur quasi-maximale. Une dizaine de cordons plus internes et fortement chargés en blocs indiquent un comportement du glacier quasi-similaire (fig. 5c). Ce premier sous-ensemble (1a) du complexe morainique à gros blocs met en évidence la réaction impulsive du glacier immédiatement postérieure à l'écroulement pouvant soit (1) avoir été provoquée par le dépôt d'écroulement supraglaciaire indépendamment du signal climatique, soit (2) résulter de la conjonction du dépôt d'écroulement et d'une période de crue glaciaire, crue amplifiée par la couverture détritique très protectrice (fig. 5b, 5c).
- Le bastion morainique et les cordons formant le second sous-ensemble (1b) du complexe évoquent un contrôle de la dynamique glaciaire par l'écroulement différent. Le front du glacier est plus étroit et étiré qu'à l'occasion de la première phase d'avancée (fig. 5d). L'importante accumulation de

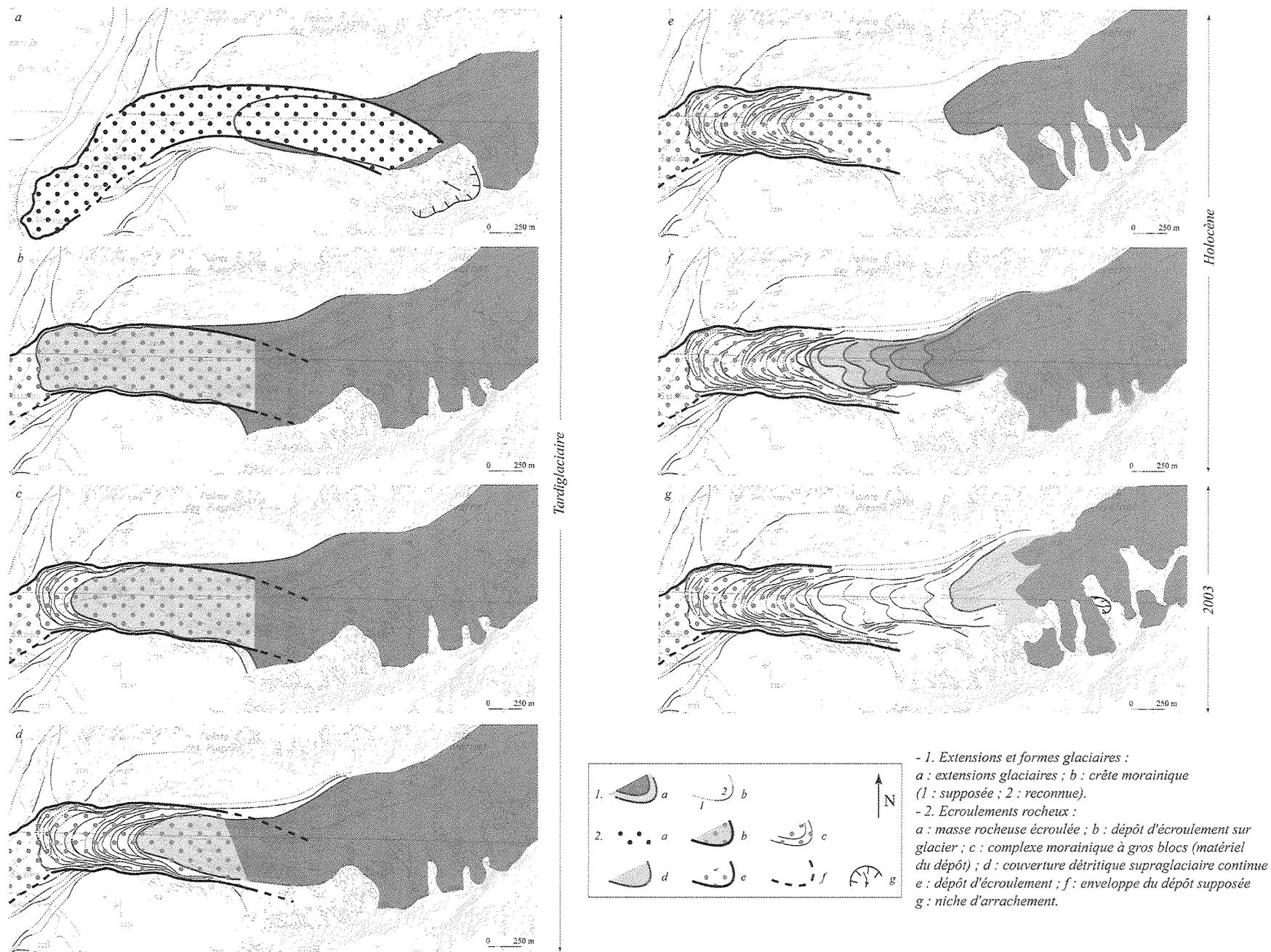


Figure 5. Reconstitution des fluctuations glaciaires et des écoulements rocheux du secteur de l'Invernet au Tardiglaciaire et à l'Holocène
 fond topo IGN, 3532 ET, équidistance des courbes de niveau : 10 m

matériel du bastion morainique et le démantèlement relatif de sa crête semblent traduire un état quasi-stagnant du glacier. Le front correspondrait alors au signal climatique tout en étant contrôlé, en partie, par les effets protecteur et filtrant du dépôt d'écroulement. L'état noir du secteur distal du glacier permettrait en effet le maintien, sur une durée plus longue, d'un front à une altitude relativement basse (KIRKBRIDE et WARREN, 1999). Une éventuelle crue glaciaire a également pu être prolongée.

La dynamique glaciaire post-écroulement de l'Invernet a donc connu deux phases principales (avancée post-écroulement immédiate ; état de stagnation et retrait progressif), influencées par le rôle protecteur joué par le dépôt supraglaciaire et probablement contrôlées par le signal climatique. Ces événements peuvent avoir eu lieu en période fini-Tardiglaciaire alors que le second complexe morainique aurait été construit durant tout l'Holocène. Il est en effet largement démontré dans la littérature que les complexes tardiglaciaires se situent quelques centaines de mètres à l'aval des complexes holocènes ; ces derniers étant généralement caractérisés par d'importantes moraines latérales résultant de fluctuations glaciaires d'extensions similaires (fig. 5e, 5f). Le complexe morainique à gros blocs se serait probablement mis en place lors de l'Egesen (ou du Dryas récent).

- Les cordons du complexe à matériel fin (2) ne permettent pas de retracer avec précision les oscillations glaciaires mais attestent néanmoins plusieurs avancées holocènes "maximales". Plus étroit que lors des fluctuations tardiglaciaires, le glacier semble avoir connu un retrait caractérisé par une bilobation frontale minime (fig. 5f). Il a probablement recouvert un secteur indéterminé du dépôt d'écroulement tardiglaciaire, ce qui a éventuellement pu, selon le volume détritique en place, influencer la physionomie de son front. Le matériel plus fin de ce complexe morainique témoigne de l'absence de couverture détritique supraglaciaire à gros blocs et par conséquent de l'absence d'un grand écroulement rocheux ayant affecté le bassin glaciaire de l'Invernet durant l'Holocène. Le secteur distal du glacier présente toutefois à l'Actuel une couverture supraglaciaire continue constituée de différents dépôts détritiques résultant parfois d'écroulements de faible ampleur (fig. 5g). Les dépôts polychromes distincts qui occupent la marge proglaciaire sur 170 m à l'aval du front et les imposantes moraines latérales suggèrent également la présence d'une couverture supraglaciaire holocène, car les glaciers noirs se caractérisent généralement par un complexe morainique hypertrophié (DELINE, 2002).

CONCLUSION

Les dépôts d'écroulement de haute montagne constituent des mémoires géomorphologiques d'un grand intérêt car ils peuvent témoigner (1) de la morphodynamique des bassins glaciaires et (2) des interactions entre les masses rocheuses écroulées et les glaciers ou les formes glaciaires. Le glacier constitue une surface de glissement particulière pour le déplacement d'une masse rocheuse écroulée en réduisant la valeur du coefficient de frottement à l'interface matériel rocheux écroulé/glace (DELINE, 2002). La mobilité accrue résultante est également liée à l'incorporation de glace et de neige dans la masse en mouvement (*Ibid*). Cette incorporation, qui provoque la fluidification de la masse écroulée, engendre une morphologie souvent chaotique des dépôts, comme l'illustre le secteur de Rocafort. Les écroulements rocheux peuvent également modifier le comportement d'un glacier en formant une couverture détritique supraglaciaire. Le dépôt du grand écroulement du secteur de l'Invernet aurait en effet, au Dryas récent, amplifié et prolongé une avancée glaciaire contemporaine. L'observation de ces dépôts en milieu anciennement englacé atteste le caractère instable de l'état blanc ou noir des glaciers et nous informe de l'activité morphodynamique passée des versants. Outre cet apport paléoenvironnemental, notre étude contribue à la compréhension des relations pouvant s'établir entre de grands écroulements rocheux et les glaciers en haute montagne alpine. L'écroulement de 1997 sur le glacier de la Brenva, dans le massif du Mont Blanc, ($V \sim 2 \times 10^6 \text{ m}^3$) ou de Kolka-Karmadon en 2002 (Caucase, Ossétie du Nord, $V \sim 100 \times 10^6 \text{ m}^3$) montrent la nécessité d'approfondir les connaissances sur ce processus de versant de grande intensité, très actif jusqu'à aujourd'hui.

BIBLIOGRAPHIE

- BENN, D.I. et EVANS, D.J.A., 1998. *Glaciers & glaciation*. London : Arnold. 734 p.
- CAMPBELL, C.S., 1989. Self-lubrication for long runout landslides. *Journal of Geology*, 97 : 653-665.
- DELINÉ, P., 2002. *Étude géomorphologique des interactions écroulements rocheux/glaciers dans la haute montagne alpine (versant sud-est du massif du Mont Blanc)*. Thèse de doctorat : Université de Savoie. 365 p.
- GROVE, J.M., 1988. *The Little Ice Age*. London : Methuen. XXII-498 p.
- GUISSET, M., 2004. *Étude géomorphologique de l'évolution des couvertures détritiques supraglaciaires et des interactions écroulements rocheux/glaciers : Quatre secteurs dans le massif de la Vanoise*. Mémoire de DEA : Université de Savoie. 90 p.
- HSÜ, K.J., 1975. Catastrophic debris streams (sturzstroms) generated by rockfalls. *Geological Society of America Bulletin*, 86 (1) : 129-140.
- KIRKBRIDE, M.P., 2000. Ice-marginal geomorphology and Holocene expansion of debris-covered Tasman Glacier, New Zealand. In : *Debris-Covered Glaciers* / ed. by M. NAKAWO, C.F. RAYMOND and A. FOUNTAIN. Wallingford : IAHS Press. Proceedings of an international workshop held at the University of Washington in Seattle, Washington, USA, 13-15 september 2000. (IAHS Publication ; 264). p. 211-217.
- KIRKBRIDE, M.P. et WARREN, C.R., 1999. Tasman Glacier, New Zealand : 20th century thinning and predicted calving retreat. *Global and Planetary Change*, 22 : 11-28.
- Mc SAVENEY, M.J., 1993. Rock avalanches of 2 May and 16 September 1992, Mount Fletcher, New Zealand. *Landslides News*, 7 : 32-34.
- RÖTHLISBERGER, F., 1986. *10 000 Jahre Gletschergeschichte der Erde*. Verlag Sauerländer, Aarau, 416 p.

ÉVOLUTION DU GLACIER DE GÉBROULAZ (VANOISE) AU COURS DES 100 DERNIÈRES ANNÉES.

par Christian VINCENT¹ et Renaud BLANC¹

1. Introduction
2. Description du glacier et données glaciologiques.
3. Fluctuations de longueur.
4. Variations de volume et bilans de masse depuis 1906.
5. Comportement dynamique du glacier.
6. Conclusions.

Résumé. Cet article vise à faire la synthèse des travaux glaciologiques entrepris depuis le début du XXe siècle sur le glacier de Gébroulaz. Les nouvelles restitutions photogrammétriques ont permis de reconstituer avec détail les variations d'épaisseur et les bilans de masse cumulés du glacier depuis 1906. Le glacier de Gébroulaz a perdu l'équivalent d'une lame d'eau de 15.3 m depuis 1906. Au cours des 22 dernières années, le glacier a perdu 9.5 m d'eau, et cette perte de masse est clairement due à l'augmentation de la fonte estivale. Le glacier de Gébroulaz est l'un des glaciers les mieux documentés des Alpes ; il est intégré dans le service d'observation des glaciers de l'Institut national des sciences de l'Univers, géré par le LGGE (Laboratoire de glaciologie et de géophysique de l'environnement), dont l'objectif principal est l'étude des changements climatiques. En outre, les observations remarquables de la dynamique de Gébroulaz depuis 1907 fournissent des informations essentielles à l'étude des mécanismes d'écoulement des glaciers.

Mots-clés : glacier, bilans de masse, climat, photogrammétrie.

1. INTRODUCTION

Les fluctuations des glaciers apparaissent aujourd'hui comme des indicateurs climatiques essentiels, à la fois pour estimer la variabilité climatique et pour reconstruire les variations climatiques dans le passé (OERLEMANS, 1986 ; HAEBERLI, 1995 ; Intergovernmental Panel of Climate Change [IPCC], 2001). En effet, les bilans de masse glaciaires, ou variations de volume annuelles, dépendent directement des précipitations et des bilans d'énergie en surface. Une étude sur les fluctuations des glaciers des Alpes françaises (VINCENT, 2002), a montré que les bilans de masse hivernaux (accumulations) dépendent essentiellement des précipitations hivernales et que les bilans estivaux (fonte) sont étroitement liés aux températures estivales. Pour cette raison, il est primordial de mesurer les 2 termes de bilans de masse (hivernal et estival) afin de décrire et comprendre les fluctuations climatiques sur le long terme. Dans cet objectif, le glacier de Gébroulaz figure parmi les 4 glaciers sélectionnés dans le service d'observation POG (Programme d'observations des glaciers) soutenu par l'Observatoire des sciences de l'Univers de Grenoble depuis 2001. Ce service d'observation a été récemment reconnu par l'Institut national des sciences de l'Univers. Il comprend les observations des glaciers de Saint-Sorlin, Gébroulaz, Argentière et la Mer de Glace. Outre les observations de bilans de masse, le programme inclut des mesures sur les variations d'épaisseur, les vitesses d'écoulement et les fluctuations de longueur de ces glaciers. Ces mesures ont pour but de comprendre la dynamique des glaciers, c'est-à-dire les processus d'écoulement glaciaire.

Le glacier de Gébroulaz a été choisi d'une part parce qu'il possède une série d'observations centenaires de variations d'épaisseur et de vitesses sur 2 profils transversaux de la langue inférieure, d'autre part par sa situation géographique au coeur du massif de la Vanoise. En outre, il présente au début du XXe siècle des fluctuations de dynamique (accélération) tout à fait remarquables que l'on ne retrouve pas souvent sur les glaciers alpins et dont nous reparlerons plus loin.

¹ - Laboratoire de Glaciologie et de Géophysique de l'Environnement du CNRS (Observatoire des sciences de l'Univers de Grenoble), 54 rue Molière, BP 96, 38402 Saint-Martin d'Hères Cedex, France.

Cet article vise à faire une synthèse sur l'évolution de ce glacier depuis le début du XXe siècle. Nous examinerons dans un premier temps les données disponibles dans le passé et le programme d'observations actuel (paragraphe 2). Le paragraphe 3 décrit le comportement global du glacier à travers les fluctuations de longueur depuis la fin du Petit Âge de Glace. Les bilans de masse du glacier, directement liés aux variations climatiques, sont étudiés dans le paragraphe 4. Enfin, nous examinerons le comportement dynamique du glacier à travers les variations d'épaisseur et les vitesses d'écoulement mesurées en surface dans la zone d'ablation du glacier (paragraphe 5).

2- DESCRIPTION DU GLACIER ET DONNÉES GLACIOLOGIQUES

Situé dans le Parc national de la Vanoise, le glacier de Gébroulaz (45°17 N, 6°38 E) s'écoule en face Nord de l'Aiguille de Polset à 3 531 m jusqu'à son front vers 2 610 m en 2003 (Figure 1). Il couvre une surface d'environ 3 km² et s'étend sur près de 4 km de long. Nous disposons d'une carte au 1/20 000 du glacier exécutée par le Service géographique des Armées en 1906 à l'aide d'observations topographiques de terrain. Au début du XXe siècle, les Eaux et Forêts ont lancé un vaste programme d'observation sur les langues terminales des glaciers alpins en France. Le glacier de Gébroulaz en a bénéficié puisque de 1907 à 1966, les Eaux et Forêts ont mené des campagnes annuelles systématiques de terrain afin de déterminer la position du front, les variations d'épaisseur et les vitesses d'écoulement en surface sur 2 profils transversaux de la langue inférieure du glacier, à 2 600 et 2 700 m d'altitude. Entre 1950 et 1966, ces mesures n'ont pas été très régulières. En outre, la disparition du profil inférieur vers 1955, à la suite du recul du front, a entraîné les Eaux et Forêts à mesurer à partir de 1953 un nouveau profil à l'amont du profil supérieur, nommé « Profil suprême », situé vers 2 770 m d'altitude. Les observations des Eaux et Forêts sont reportées dans les études glaciologiques (MOUGIN, 1925, 1933) et sur les plans des profils transversaux (archives du Cemagref de Grenoble). En 1971, le Laboratoire de glaciologie et de géophysique de l'environnement (LGGE) du CNRS a réalisé une campagne d'observations d'envergure afin de déterminer les épaisseurs de glace dans la zone inférieure du glacier (FOURNO, 1974). Ces travaux ont mis en évidence une épaisse couche de matériaux meubles sous la glace. Il n'est pas impossible que cette couche déformable soit à l'origine des fortes accélérations observées au début du XXe siècle (*cf.* paragraphe 5). En octobre 1978, le LGGE établit un premier réseau d'observations de bilans de masse, à partir de 5 balises dans la zone d'ablation (REYNAUD, 1988 ; REYNAUD *et al.*, 1983 ; REYNAUD *et al.*, 1997). Ce réseau sera renouvelé en 1982 et en 1989. En 1983, Louis REYNAUD (LGGE, CNRS) reprend les mesures de variations d'épaisseur des 2 profils transversaux de la langue inférieure (profils supérieur et inférieur) ainsi que les mesures de vitesses réalisées sur ces 2 profils transversaux à partir du déplacement de pierres peintes. En 1993, les stations topographiques des Eaux et Forêts (marques rouges) du profil suprême sont retrouvées sur les rives du glacier et le LGGE décide de poursuivre des observations sur ce profil.

En 1994, face à l'intérêt croissant des observations de bilans de masse glaciaires au regard des changements climatiques, le LGGE établit un large réseau d'observation de bilans de masse hivernaux et estivaux sur l'ensemble de la surface de 4 glaciers des Alpes françaises, en zone d'accumulation comme en zone d'ablation. Le glacier de Gébroulaz fait partie des glaciers sélectionnés, car sa position géographique fait le lien entre les Alpes du Sud et le massif du Mont Blanc. Ce réseau d'observations de bilans de masse comprend 6 sites en zone d'accumulation entre 3 440 m (à proximité du Col de Gébroulaz) et 3 000 m, et 20 sites d'observations en zone d'ablation entre la ligne d'équilibre et le front. Les mesures sont au moins bi-annuelles : les observations de bilans hivernaux sont réalisées au printemps, vers le début du mois de mai, à partir de carottages manuels PICO (Polar Ice Core) à quelques mètres de profondeur ; les mesures de bilans de masse estivaux sont effectuées à la fin de la saison hydrologique (septembre). Ces observations, en zone d'ablation, sont faites à partir de balises dites d'ablation, implantées dans le glacier à l'aide d'un instrument de forage (sonde à vapeur LGGE). Ces balises sont généralement plantées à 10 ou 12 mètres de profondeur. De cette façon, elles peuvent persister quelques années. Vers le front du glacier, le bilan de masse est d'environ -2 à -3 mètres de glace (paragraphe 4) et il est nécessaire de remplacer les balises tous les 3 ou 4 ans.

D'autres documents s'avèrent indispensables à l'étude du glacier de Gébroulaz : il s'agit des clichés photogrammétriques aériens. Le glacier de Gébroulaz a fait l'objet de missions photographiques aériennes de l'IGN dès 1953 (ce sont les premiers clichés exploitables en photogrammétrie). Les clichés aériens suivants ont été réalisés par l'IGN en 1962, 1967, 1970 et 1973. Mais certains de ces clichés ne sont pas exploitables en photogrammétrie à cause de la présence de neige sur le glacier. À partir de 1977, le Cemagref fait exécuter, par la société Sintegra, des clichés aériens photogrammétriques tous les 3 ans à l'échelle du 1/15 000 environ (1977, 1980, 1983, 1986 et 1989). Cette mission sera abandonnée en 1995. En 1998 et en 2003, le LGGE fait réaliser des clichés photogrammétriques. Comme nous le verrons dans le paragraphe 4, les restitutions photogrammétriques s'avèrent indispensables pour valider les bilans de masse du glacier. Ces restitutions photogrammétriques nous ont conduit à refaire totalement le réseau géodésique autour du glacier de Gébroulaz. Un premier réseau de triangulation a été établi en 1989 afin de rattacher les observations topographiques au réseau de l'IGN (Lambert III). Cette triangulation a été effectuée à partir du point géodésique (IGN) du sommet de Pécelet, en visant d'autres repères géodésiques (Dent Parrachée, Chanrossa). Étant donné que les points géodésiques de référence n'ont pas été matérialisés avant les opérations topographiques, les angles de référence (gisements) ont été déterminés avec une incertitude de quelques milligrades. En outre, les observations de triangulation se sont déroulées sur plusieurs années et la précision du réseau a été altérée par l'instabilité de certaines stations topographiques : en particulier, en rive droite du glacier, nous avons pu relever (*a posteriori*) des déplacements de la moraine de plusieurs centimètres par an. Ces imprécisions du réseau de triangulation n'étaient pas très gênantes pour les mesures annuelles relatives (variations d'épaisseur, vitesses d'écoulement du glacier) mais elles étaient trop importantes pour des restitutions photogrammétriques de précision. En effet, ces restitutions nécessitent un réseau de points d'appui autour du glacier connus avec une précision centimétrique. En 2003, le réseau de triangulation a donc été totalement revu. Ces observations ont pu être réalisées grâce aux techniques de positionnement modernes, à l'aide de récepteurs GPS géodésique par méthode différentielle. Deux stations topographiques ont été rattachées au réseau REGAL (réseau permanent de stations GPS dans les Alpes, géré par l'Observatoire des sciences de l'Univers). La station permanente la plus proche est localisée à Modane. Ainsi, les coordonnées des stations topographiques autour du glacier ont été calculées avec une précision centimétrique. Néanmoins, nous avons voulu conserver un système altimétrique le plus proche du réseau antérieur afin de rendre comparable les travaux topographiques réalisés avant et après la nouvelle triangulation de 2003. Finalement, le réseau planimétrique est exprimé en projection Lambert III tandis que le réseau altimétrique est local (avec un écart d'environ 50 cm au réseau de nivellement NGF -IGN 69).

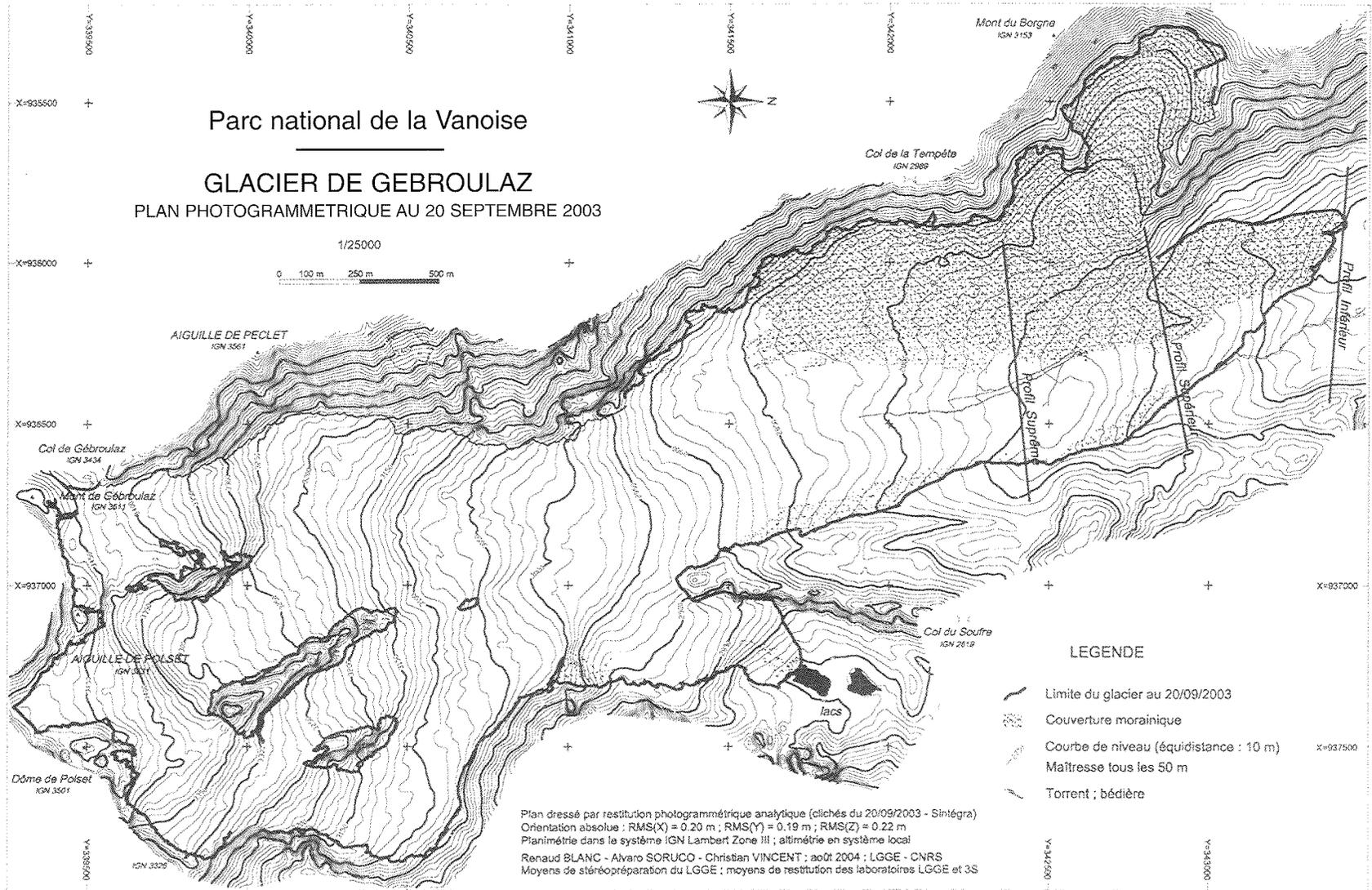


Figure 1. Carte du glacier de Géroulaz réalisée à partir de la restitution photogrammétrique analytique des clichés aériens de 2003.



Photo 1. Photographies du glacier de Gébroulaz prises en 1918 (en haut) (MOUGIN, 1925) et en 2003 (cliché C .VINCENT) (en bas).

3. FLUCTUATIONS DE LONGUEUR

Les fluctuations de longueur du glacier de Gébroulaz sont mesurées assez régulièrement depuis 1907. Auparavant, nous ne disposons que d'informations approchées (relations d'Archives). Les informations relatives à la position du front du glacier au cours du XVIIIe et du XIXe siècle ont été compilées par Mougin (1925 et 1933). La carte la plus ancienne qui représente le glacier de Gébroulaz est le cadastre sarde de 1730. Mais cette carte est destinée à servir de base à l'imposition des propriétaires et les limites du glacier ne sont pas représentées. Seules des parcelles sont qualifiées de « glaciers et rochers » (MOUGIN, 1925) et il n'est pas impossible que le cadastre désigne « glacier » les parcelles impropres aux pâturages. Si c'était le cas, les zones dites englacées auraient une extension beaucoup plus importante que la surface réelle. Mougin (1925) conclut que le front du glacier se situait à cette époque à 960 m à l'amont des chalets du Saut, à proximité de la confluence de deux torrents, à l'altitude de 2 200 m environ sur la carte IGN [Institut géographique national] actuelle. Entre 1730 et 1830, aucun document ne permet de fournir une estimation des fluctuations de longueur du glacier. En 1830, des conflits de propriétaires conduisent à la réalisation d'une carte du front glaciaire (MOUGIN, 1925). D'après ces renseignements, le front se situait à 320 m de distance en amont du confluent, donc vers 2 290 m d'altitude. En 1862, la carte de l'État Major français est établie et montre que le front du glacier est à 590 mètres à l'amont du confluent susdit, ou à 70 mètres à l'amont du piton gypseux, soit à 2 330 m d'altitude. Entre 1862 et 1879, il semble que le glacier ait fait un recul remarquable car le géomètre de Moutiers, A. Borrel (MOUGIN, 1925), relève la position du front glaciaire à 1422 mètres du confluent en 1879. Le recul du glacier s'élève donc à près de 49 mètres par an entre 1862 et 1879. En 1891 et en 1894, le front du glacier est levé par le prince R. Bonaparte. À partir de 1907, le front du glacier est relevé chaque année d'abord par le prince R. Bonaparte, puis par les Eaux et Forêts jusqu'en 1966. Les relevés des fronts seront repris par le LGGE à partir de 1971, à l'occasion des prospections sismiques (FOURNO, 1974).

Les moraines formées lors de la dernière extension du Petit Âge de Glace sont de bons indicateurs de l'avancée du glacier. Cette période du Petit Âge de Glace, considérée comme une période globalement plus froide que celle du XXe siècle, a duré au moins trois siècles et s'est terminée vers 1820-1840. Cette période, non homogène, a connu des fluctuations importantes des glaciers et la dernière extension concerne la période 1750-1830 environ. Au début du XIXe siècle, les glaciers alpins étaient donc beaucoup plus volumineux et ceux du Massif du Mont Blanc atteignaient la vallée de Chamonix (LEROY-LADURIE, 1983 ; GROVE, 1988). Les moraines de cette dernière extension du Petit Âge de Glace sont bien visibles à l'aval du glacier de Gébroulaz. Bien qu'elles ne soient pas datées, on peut, sans grand risque, les attribuer à la dernière avancée de 1830 (+/- 10 ans). Leur position correspond d'ailleurs assez bien au levé du front réalisé en 1830 lors d'un conflit de propriétaires. En réalité, à l'aval du glacier actuel, on peut distinguer plusieurs systèmes morainiques qui correspondent très probablement à des réavancées du glacier à la fin du XIXe siècle ou au début du XXe siècle.

Le calcul de fluctuations de longueur d'un glacier, qui semble résulter de mesures très simples *a priori*, peut être source d'ambiguïtés ; en effet, pour un front glaciaire aussi large que celui de Gébroulaz (200 à 300 mètres de large), on peut se demander ce qui traduit la fluctuation de longueur : faut-il seulement mesurer l'extrémité la plus basse du front glaciaire ou faut-il relever l'ensemble de l'enveloppe du front glaciaire ? Et si c'est cette dernière hypothèse qui est retenue, sur quelle distance (ou surface) faut-il effectuer le relevé et comment faut-il procéder pour effectuer le calcul de la variation de longueur ? Suivant la méthode employée, les résultats de variations de longueur peuvent être très différents. Le glacier de Gébroulaz est un cas particulièrement délicat de ce point de vue, car sa langue terminale est en partie couverte de rochers (en rive gauche). Aussi, la partie gauche du front réagit peu et très différemment de la rive droite.

Pour la période récente (depuis 1983), nous avons adopté la méthode suivante : les relevés topographiques sont effectués sur une vaste région du front glaciaire (300 mètres au moins) ; on calcule la surface entre le profil inférieur (ligne arbitraire) et le front ; cette surface est ensuite divisée par la base de la ligne inférieure (constante, égale à 230 m). Suivant ce calcul de moyenne, depuis 1985, le glacier a perdu 125 m de longueur. Cette méthode fournit des variations de longueurs qui sont assez représentatives des variations de surface de l'ensemble du front glaciaire, bien que la largeur du glacier ait fortement varié au profil inférieur. La langue terminale du glacier (à l'aval de la ligne supérieure) a perdu une surface de 107 000 m² entre 1986 et 2003. Cette perte de surface s'applique sur une largeur du profil supérieur (en ligne droite) de 850 m environ, ce qui correspond à une variation de longueur moyenne de 126 m, valeur très cohérente avec la précédente.

L'ensemble de ces informations collectées depuis 1830 est reporté sur la figure 2. Le front du glacier a donc reculé de 1 630 m depuis la dernière extension du Petit Âge de Glace, vers 1830. Il a connu une dernière ré-avancée entre 1970 et 1985. Cette ré-avancée du front est d'ailleurs bien visible sur le terrain puisque le glacier a laissé un cordon morainique de 1 à 2 mètres de hauteur, à environ une centaine de mètres à l'aval du front de 2003.

Toutefois, les fluctuations du front ne constituent pas une réponse directe et simple du climat. En effet, l'écoulement glaciaire atténue et diffère ce signal climatique et les variations de longueur en sont une représentation complexe : d'une part, la variation du front résulte des conditions de bilans de masse de nombreuses années antérieures et d'autre part, les conditions d'écoulement de la glace jouent un rôle essentiel sur les fluctuations glaciaires. En revanche, les bilans de masse glaciaires (variations de volume annuelles) représentent directement les conditions climatiques de l'année en cours et c'est la raison pour laquelle ces observations revêtent désormais une importance particulière.

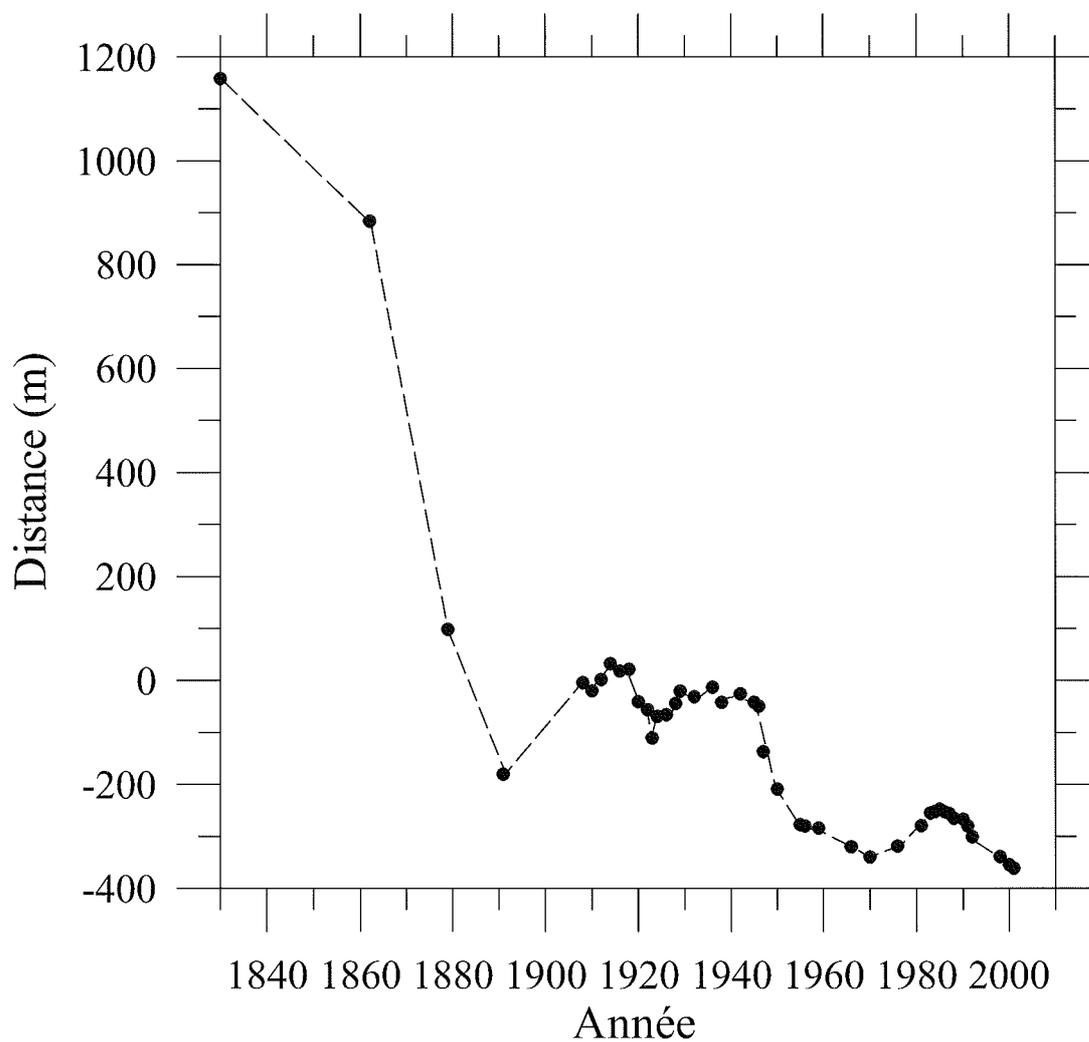


Figure 2. Fluctuations de longueur du glacier de Gébroulaz depuis 1830.
Les points représentent les mesures.

4. VARIATIONS DE VOLUME ET BILANS DE MASSE DEPUIS 1906

4.1 BILANS DE MASSE À PARTIR DES OBSERVATIONS DIRECTES

Les bilans de masse annuels représentent la variation de masse (ou de volume) annuelle du glacier. On utilise généralement la notion de bilan spécifique pour désigner la lame d'eau équivalente que le glacier a gagné ou perdu au cours de l'année, en moyenne sur toute sa superficie. Ce bilan spécifique est donc exprimé en mètre d'eau (m. eau). On utilise également le terme de bilan de masse pour désigner ce que le glacier a gagné ou perdu en un site donné. Ainsi, le bilan de masse spécifique du glacier est calculé en intégrant les mesures de bilans de masse ponctuelles (25 sites d'observations sur le glacier de Gébroulaz) sur l'ensemble du glacier.

Les observations directes de bilans de masse annuels proviennent des carottages réalisés en zone d'accumulation et des mesures d'émergence des balises implantées en zone d'ablation. En outre, des carottages sont effectués à la fin de la saison hivernale (début mai) et permettent de déterminer les valeurs de bilans hivernaux sur l'ensemble du glacier.

Les mesures directes de bilans de masse ont débuté sur le glacier de Gébroulaz en 1978 par l'implantation de balises en zone d'ablation. Ce réseau d'observation, limité à 5 balises, a perduré jusqu'en 1994, avec quelques interruptions dans les observations. Ce réseau ne permettait pas de calculer le bilan de masse de l'ensemble du glacier et ne donnait qu'une image partielle de l'évolution du glacier. En outre, les observations n'étaient faites qu'une fois dans l'année et pas toujours à la fin de la saison d'ablation. En 1994, un réseau d'observations détaillées a été mis en place sur l'ensemble de la surface glaciaire, du sommet de Polset jusqu'au front glaciaire ; depuis cette date, les observations sont effectuées systématiquement au moins 3 fois par an, au début du mois de mai, vers la fin du mois d'août et à la fin de la saison hydrologique (septembre ou octobre). Ces mesures réalisées à partir de 6 sites d'observations en zone d'accumulation et de 20 sites d'observations en zone d'ablation permettent d'obtenir à la fois le bilan hivernal, le bilan estival et le bilan annuel. Le réseau des balises d'ablation a été renouvelé en 1998, en 2001 et en 2004. Les observations directes des bilans de masse hivernaux, estivaux et annuels dans 2 régions du glacier (zone d'accumulation au dessus de 3 100 m et zone d'ablation à 2 800 m d'altitude) sont reportées sur la figure 3. Cette figure illustre la très forte variabilité inter-annuelle des bilans de masse. La variabilité des bilans de masse hivernaux est néanmoins beaucoup plus faible que celle des bilans de masse estivaux. Au cours des dix dernières années, deux années sont très fortement déficitaires : 1998 et 2003. Le bilan de masse très négatif obtenu en 2003 est clairement lié à la forte fusion estivale, égale à 4.3 m eau à 2 800 m. Cette valeur peut être mise en regard de la fusion estivale de l'année 2001, très favorable pour le glacier : 2.0 m eau à cette même altitude.

En intégrant les valeurs de bilans de masse annuels obtenues à partir des balises sur l'ensemble de la surface, il est possible de calculer la variation de volume annuelle du glacier, c'est-à-dire son bilan de masse global. Néanmoins, étant donnée la vaste étendue glaciaire, certaines zones sont très mal représentées (zones de crevasses, zones fortement pentues, ...) et les bilans de masse obtenus peuvent être biaisés. Il est donc indispensable de valider ces valeurs de bilans de masse par une méthode indépendante.

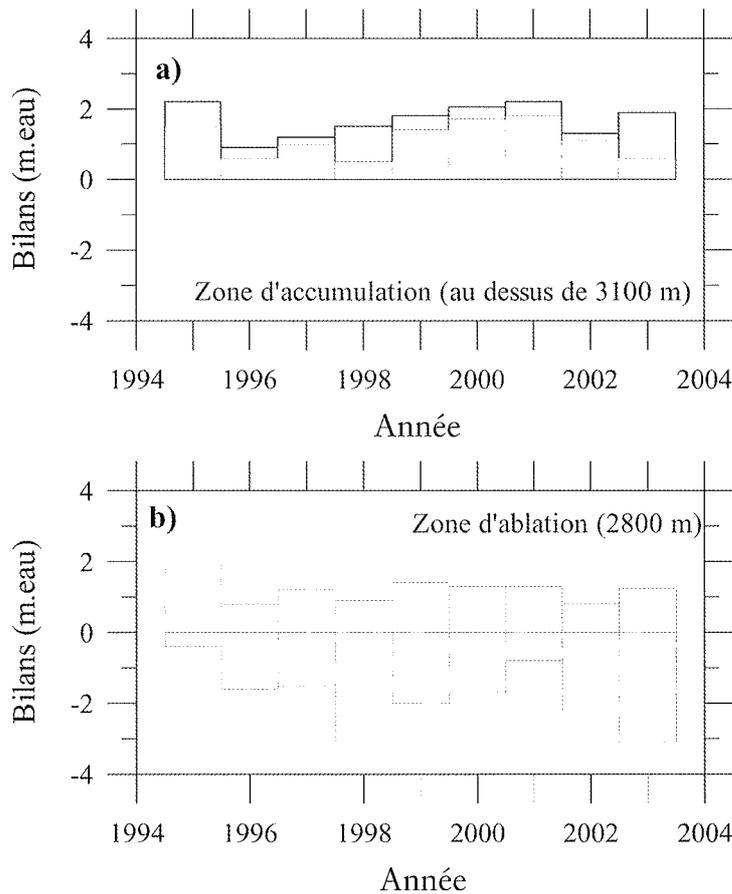


Figure 3. Bilans hivernaux, estivaux et annuels à 3 100 m et à 2 800 m d'altitude

Bilans hivernaux (en blanc) et annuels (en gris) observés sur le glacier de Gébroulaz depuis 1994/1995. En zone d'accumulation (graphe du haut), la référence de l'histogramme pour les bilans hivernaux est la même que celle des bilans annuels. La différence (partie blanche) représente ainsi la fusion estivale. Il en est de même pour la zone d'ablation (graphe du bas), mais cette fois, le bilan estival est la somme algébrique de la partie blanche (accumulation hivernale) et de la partie grisée (bilan annuel négatif). De cette façon, la partie grisée représente en zone d'accumulation la quantité de neige restante à la fin de la saison hydrologique et en zone d'ablation la quantité de glace disparue.

4.2 BILANS DE MASSE CALCULÉS PAR PHOTOGRAMMÉTRIE

Les restitutions photogrammétriques fournissent un excellent moyen de calculer les variations de volume sur l'ensemble de la surface glaciaire. Cette méthode permet d'atteindre une précision métrique ou décimétrique suivant les chambres de prises de vue utilisées, l'échelle des prises de vue et la qualité des points d'appui. En outre, les clichés photogrammétriques existants permettent de remonter dans le temps et de déterminer des variations de volume du glacier à des époques pour lesquelles nous ne disposons d'aucune observation directe de terrain. Dans le massif de la Vanoise, les premiers clichés de l'IGN qui permettent une restitution photogrammétrique du glacier datent de 1953. Bien que la chambre de prise de vue de l'époque soit de qualité médiocre (distorsions de 20 microns sur les bords de l'objectif), nous avons pu réaliser une restitution avec une précision d'environ 2 mètres en planimétrie et de 1.5 m en altimétrie. Les points d'appui de cette restitution sont des points naturels (rochers caractéristiques) et sont identiques à l'ensemble des restitutions. Seules les restitutions photogrammétriques récentes (1986, 1998, 2003) bénéficient de points d'appui spécialement installés dans ce but (bâches du Cemagref ou croix de peinture du LGGE). Pour ces restitutions, la précision est meilleure que le mètre. Les restitutions photogrammétriques permettent d'obtenir la topographie de la surface du glacier le 30 août 1953, le 11 septembre 1986, le 31 août 1998 et le 20 septembre 2003. En outre, les clichés de 2003 ont été utilisés pour cartographier la zone à l'aval entre les moraines du Petit Âge de Glace et le front glaciaire actuel. La densité des points restitués sur le glacier est de 16 points par hectare environ pour chacune des restitutions, sauf pour la restitution de 1986 (9 points par hectare). Les précisions sur les orientations absolues des restitutions sont reportées dans le tableau suivant :

Date	Écart type planimétrique en m (orientation absolue)	Écart type altimétrique en m (orientation absolue)
1953	2.0	1.2
1986	0.29	0.60
1998	0.24	0.21
2003	0.20	0.22

Il est à noter que les restitutions de 1953, 1998 et 2003 ont été faites sur une grille régulière (maille de 25 mètres sur le glacier et de 50 mètres à l'extérieur du glacier) afin d'améliorer la qualité de la comparaison des modèles numériques obtenus.

Outre ces restitutions photogrammétriques des 50 dernières années, nous disposons d'une carte réalisée par le Service géographique de l'Armée entre 1905 et 1906 à l'échelle du 1/20 000. Nous n'avons aucune information quant à la précision de cette carte. L'incertitude sur l'altimétrie est probablement de quelques mètres.

Les comparaisons des modèles numériques de terrain issus de ces différents documents permettent ainsi de calculer les variations de volume depuis 1906. Pour la comparaison des restitutions photogrammétriques entre 1953 et 2003, plusieurs méthodes de calcul ont été testées. Une première méthode consiste à utiliser une méthode d'interpolation (krigeage ou triangulation linéaire) afin d'obtenir des altitudes sur les points d'une grille planimétrique identique et d'intégrer les variations d'altitude en surface pour déterminer des variations de volume. Cette méthode a l'inconvénient de prendre en compte des zones glaciaires dont la restitution est entachée de fortes incertitudes liées à une mauvaise vision stéréoscopique (surface blanche et unie) ou à une topographie très chaotique (séracs). Une autre méthode consiste à sélectionner des zones représentatives du glacier pour lesquelles la restitution est particulièrement favorable ; dans ces zones, sont choisis des profils transversaux à partir desquels sont calculées des variations d'altitude moyenne (méthode des aires). Chacune de ces zones est alors affectée d'une surface de façon à pondérer les variations d'altitude et à obtenir la variation de volume globale. Dans le cas du glacier de Gébroulaz, 15 profils ont été sélectionnés. Cette méthode a bien sûr l'inconvénient d'être partielle. Ces deux méthodes donnent en fait des résultats très similaires reportés dans le tableau suivant :

Date	Bilans de masse (m. eau) cumulés Comparaison globale des MNT (Modèle numérique de terrain)	Bilans de masse (m. eau) cumulés Comparaison des profils transversaux
1953-1986	+2.1	+1.9
1986-1998	-8.4	-8.1
1998-2003	0.0	-0.2

Les résultats des bilans de masse cumulés depuis 1906 sont reportés sur la figure 4. Ces bilans de masse sont exprimés en mètres d'eau et représentent ainsi la lame d'eau équivalente perdue par le glacier en moyenne sur l'ensemble de la surface. Les petits triangles représentent les résultats des mesures directes de terrain des bilans de masse. Les triangles plus larges représentent les résultats obtenus à partir des restitutions photogrammétriques en 1953, 1986, 1998 et 2003, et à partir de la carte du Service géographique de l'Armée en 1906. La courbe continue résulte d'un modèle de calcul de bilans de masse réalisé à partir de données météorologiques journalières des stations de Besse-en-Oisans (pour les précipitations du 1^{er} octobre au 31 mai) et de Lyon (pour les températures du 1^{er} mai au 31 septembre) (VINCENT, 2002). Bien que les stations météorologiques soient éloignées du glacier de Gébroulaz, il semble que les précipitations

hivernales de Besse soient assez bien représentatives des bilans hivernaux et que les températures estivales de Lyon soient représentatives des bilans estivaux. Bien sûr, la relation entre température et ablation est empirique car il n'y a pas de relation physique directe entre ces deux paramètres. Néanmoins, dans les Alpes, on a pu montrer que la corrélation entre ces 2 paramètres est excellente (VINCENT, 2002). Il n'y a pas non plus de relation directe entre l'accumulation sur le glacier au cours de l'hiver et la précipitation hivernale, car l'accumulation à la surface du glacier est aussi fortement dépendante de la redistribution par le vent et des coulées éventuelles provenant des pentes environnantes. Néanmoins, la relation entre ces deux paramètres est également assez forte.

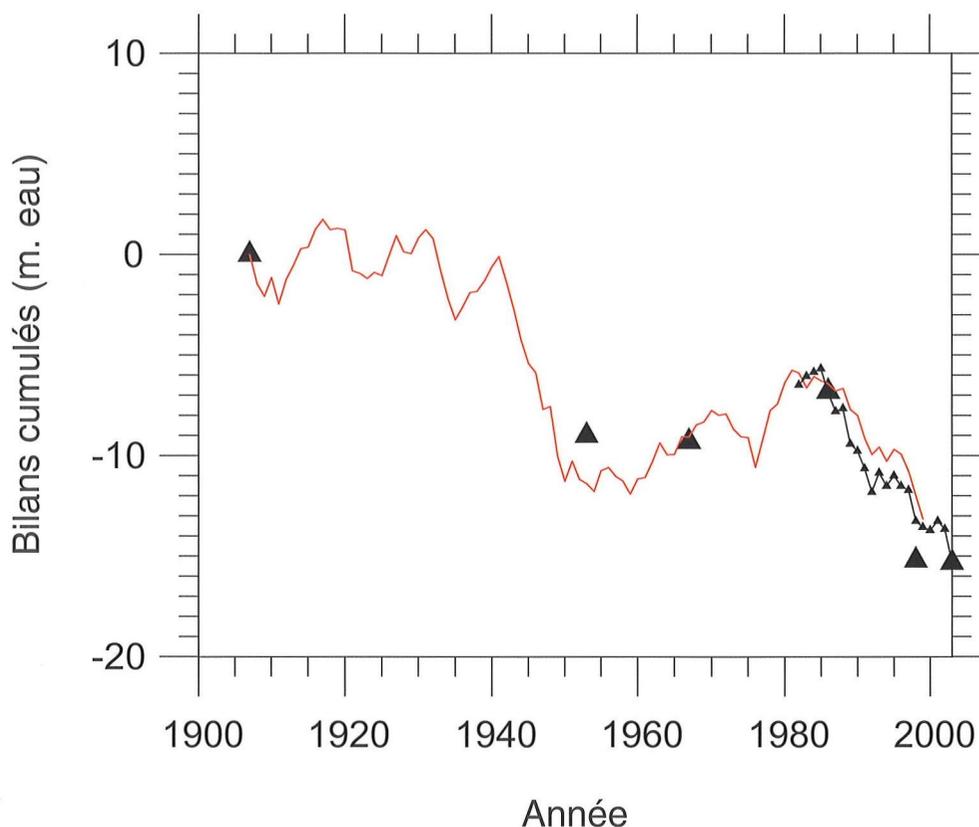


Figure 4. Bilans cumulés du glacier de Gébroulaz depuis 1906, exprimés en mètres d'eau.

Les petits triangles représentent les observations directes de terrain (carottages et balises d'ablation) ; les larges triangles sont issus des restituations photogrammétriques et de la carte topographique du Service géographique de l'Armée (1906). La courbe continue résulte d'un modèle de calcul effectué à partir des données météorologiques des stations de plaine ou vallée (précipitations de Besse en Oisans entre le 1er octobre et le 31 mai, et températures de Lyon entre le 1er mai et le 31 septembre).

Le glacier a perdu l'équivalent d'une lame d'eau de 15.3 m depuis 1906. Cette perte de masse est comparable à celle des glaciers d'Argentière et de la Mer de Glace dans le massif du Mont Blanc. La diminution de la masse glaciaire de Gébroulaz au cours du XXe siècle est particulièrement importante au cours de deux périodes : d'une part au cours de la décennie de 1940, d'autre part durant les 22 dernières années. La diminution de volume des années 1940 est liée à la fois aux chaleurs estivales mais aussi aux faibles précipitations hivernales. La baisse de l'accumulation hivernale qui en a résulté a eu un très fort impact sur l'albedo du glacier et a donc accru la fonte estivale. Ces deux dernières décennies sont marquées par des étés très chauds en moyenne qui sont responsables, eux seuls, de la forte récession des glaciers (VINCENT *et al.*, 2004).

L'augmentation de volume du glacier de Gébroulaz est très sensible entre 1954 et 1981, puisqu'il a regagné 5 m (+/- 1 m) d'eau au cours de cette période. Une étude globale sur les fluctuations glaciaires dans les Alpes en relation avec les changements climatiques (VINCENT *et al.*, 2004) a montré que ce gain de masse entre 1954 et 1981 est lié aux conditions estivales (plus froides), mais aussi, à partir de 1977, à une augmentation des précipitations hivernales.

Les observations directes de bilans de masse entre 1998 et 2003, intégrées sur l'ensemble du glacier, conduisent à une assez forte discordance avec l'évaluation photogrammétrique : les résultats photogrammétriques indiquent une perte de masse quasi nulle alors que les observations de terrain montrent une perte de masse de 2 m d'eau. Cette divergence montre que, probablement, le réseau d'observation de bilans n'est pas assez dense et n'est pas suffisamment représentatif de la variation de volume de l'ensemble du glacier. En effet, la densité du réseau d'observation est beaucoup plus importante dans la zone d'ablation (20 à 25 balises) que dans la zone d'accumulation (6 sites de carottages). Cela montre également que les variations de bilans dans la zone d'ablation ne sont pas représentatives de l'ensemble des variations du bilan total du glacier.

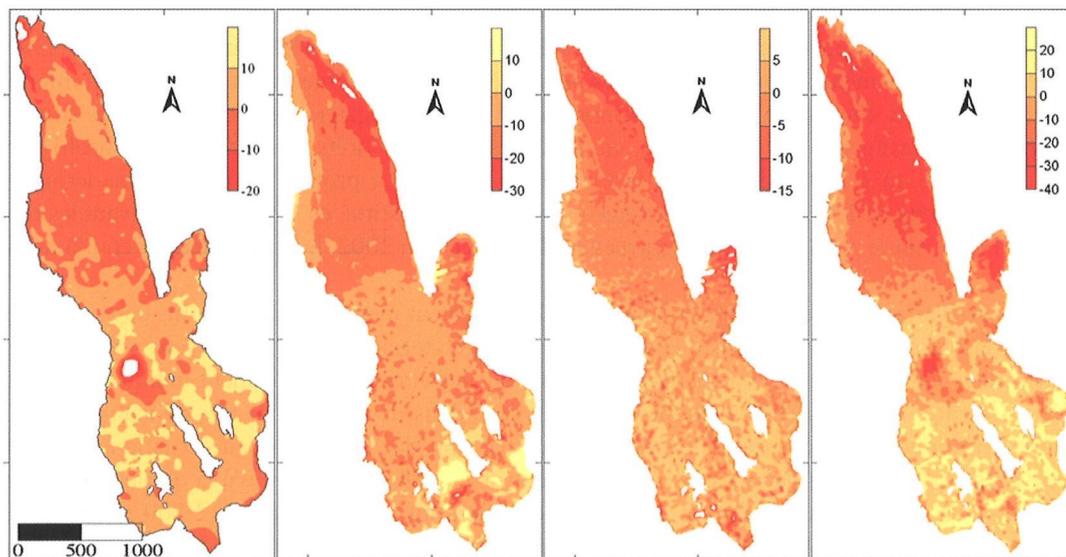
On peut remarquer que les fluctuations de longueur du glacier ne sont pas synchrones avec les fluctuations des bilans de masse : le front commence à reculer fortement en 1946 et ce recul se poursuit jusqu'en 1970 ; lors de la dernière récession, le front du glacier de Gébroulaz recule seulement à partir de 1986. Ceci illustre particulièrement la difficulté à tirer des informations climatiques de la seule courbe des fluctuations de longueur.

5. COMPORTEMENT DYNAMIQUE DU GLACIER.

Grâce aux mesures photogrammétriques, les variations d'épaisseur sont bien documentées sur l'ensemble du glacier depuis 1953. La figure 5 représente les variations d'épaisseur du glacier au cours de différentes périodes (1953-1986, 1986-1998, 1998-2003 et 1953-2003). Cette figure montre une structure étonnante : la partie haute du glacier s'est épaissie depuis 1953, jusqu'à 20 mètres d'épaisseur de glace. Les variations d'épaisseur les plus importantes se situent au-dessus de 3 100 m d'altitude. La variation d'épaisseur diminue assez régulièrement avec l'altitude et devient négative au dessous de 3 000 m d'altitude environ. Sur la langue terminale, la diminution d'altitude atteint 25 m. En outre, au cours des 50 dernières années, ces variations n'ont pas du tout été linéaires : entre 1953 et 1986, le glacier s'est épaissi sur presque l'ensemble de sa surface (entre 2 850 m et 2 750 m et sur l'extrémité basse du glacier, les variations sont faiblement négatives) ; entre 1986 et 1998, la diminution est générale sur l'ensemble du glacier, sauf pour quelques régions de la partie supérieure au-dessus de 3 200 m ; entre 1998 et 2003, le glacier a grossi dans l'ensemble de la zone d'accumulation (jusqu'à plus de 5 m d'épaisseur) et baissé de 5 à 10 m sur la langue terminale. Au cours des 5 dernières années (1998-2003), il est probable que la variation d'épaisseur en zone d'accumulation soit liée au comportement cinématique du glacier (compression longitudinale). En effet, cette variation est trop forte (supérieure à 5 mètres) pour être expliquée uniquement par une augmentation de l'accumulation.

Pour illustration, les résultats sur les variations d'altitude (d'épaisseur) de trois profils transversaux du glacier, à 2 750, 2 950 et 3 400 m d'altitude, sont reportés sur la figure 6. Cette figure montre bien que les variations d'altitude ne sont pas du tout équivalentes sur l'ensemble du glacier.

Pour la première moitié du XXe siècle, nous disposons uniquement des documents des Eaux et Forêts qui nous renseignent sur le comportement de la langue du glacier. En effet, depuis 1907, les Eaux et Forêts ont mesuré assez régulièrement les altitudes moyennes de deux profils transversaux nommés profils supérieur et inférieur (à 2 700 et à 2 600 m d'altitude respectivement) de la langue terminale du glacier à l'aide d'instruments topographiques traditionnels (tachéomètre). Sur ces mêmes profils, étaient mises en place des pierres peintes, également topographiées, qui permettaient de déterminer les vitesses d'écoulement du glacier en surface, d'un bord à l'autre du glacier (MOUGIN, 1925, 1933).



Différences d'épaisseur 1986 - 1953 **Différences d'épaisseur 1998 - 1986** **Différences d'épaisseur 2003 - 1998** **Différences d'épaisseur 2003 - 1953**

Figure 5. Variations d'épaisseur obtenues à partir des modèles numériques de terrain. (restitutions photogrammétriques pour les périodes 1953-1986, 1986-1998, 1998-2003 et 1953-2003)

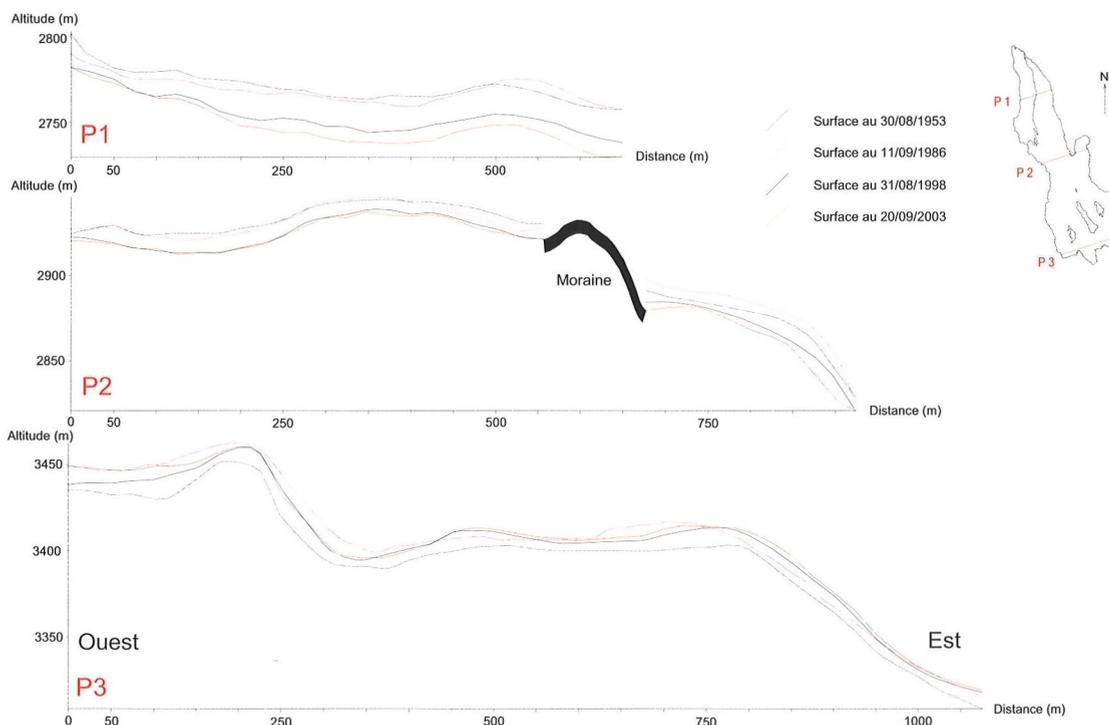


Figure 6. Variations d'épaisseur sur 3 profils transversaux à 2 750, 2 900 et 3 400 m d'altitude. Coupes Ouest-Est du glacier en 1953, 1986, 1998 et 2003. Par souci de lisibilité, les échelles planimétriques et altimétriques sont différentes.

Ces pierres étaient renouvelées chaque année afin de s'affranchir du gradient longitudinal de vitesse, assez faible dans cette région puisque nous l'avons estimé à 0.005 an^{-1} entre 1984 et 1993. Ces mesures des Eaux et Forêts ont été interrompues dans les années 1960 et ont été reprises en 1983 par le LGGE (REYNAUD *et al.* 1983) suivant les mêmes principes, avec des instruments plus modernes, bien sûr. Le profil inférieur a disparu totalement en 1965 suite au retrait important du glacier (le glacier retrouvera cette position vers 1975, lors de sa ré-avancée). Par précaution, en 1953, les Eaux et Forêts avaient établi un profil supplémentaire baptisé SS' (à 2 760 m d'altitude), face au col du Soufre. Ce profil a été mesuré une dernière fois par les Eaux et Forêts en 1966. C'est ce profil que nous avons reconstitué en 1993 (en retrouvant les repères des Eaux et Forêts sur le terrain, marques gravées sur le rocher). En 2002, le profil inférieur était à nouveau déglacé.

Les résultats des variations d'épaisseurs et de vitesses d'écoulement mesurés sur ces profils depuis 1907 sont reportés sur la figure 7. Les variations d'épaisseur de la langue terminale (figure 7a) sont assez conformes à la courbe des bilans de masse cumulés (figure 4) alors que les vitesses d'écoulement indiquent une évolution très différente. Au cours des 20 dernières années, les bilans de masse sont très déficitaires (-0.60 m d'eau/an en moyenne) et les baisses d'altitude de la surface sont de 1.3 à 1.5 m/an sur la langue glaciaire. La vitesse au profil inférieur a décru assez régulièrement entre 1984 et 1997 jusqu'à la disparition complète de ce profil, suite au recul du glacier. La vitesse d'écoulement au profil supérieur (2 700 m), après avoir diminué fortement entre 1984 et 1993 ($13 \text{ à } 5 \text{ m/an}$) est restée quasiment constante depuis 1994, malgré la forte diminution d'épaisseur dans cette région. Au profil Suprême, la courbe de vitesse indique même une légère accélération du glacier depuis 1994.

Les variations de vitesse du début du XXe siècle montrent une évolution très singulière : entre 1910 et 1925, la langue du glacier s'accélère de 5 à 35 m/an (et 30 m/an au profil inférieur). Dans le même temps, l'épaisseur de cette langue a peu évolué (5 à 10 m). Ce type de comportement a été quelquefois observé dans les Alpes d'une manière qualitative (par exemple le glacier de Findelen en Suisse en 1980 ou le glacier de Belvédère en Italie en 2001) mais très rarement mesuré ; seules quelques très longues séries d'observations comme celles du glacier de Hintereisferner en Autriche (1894-2004) montrent des événements similaires à celui de Gébroulaz : sur la langue de Hintereisferner, la vitesse est passée de 30 à 125 m/an entre 1919 et 1924 ! (SPAN *et al.*, 1997).

Il est probable que la forte accélération du glacier de Gébroulaz au début du XXe siècle soit liée à la structure (meuble) du lit du glacier et à la déformation des sédiments sous-glaciaires. Ces variations de vitesse restent énigmatiques et constituent des défis importants pour la recherche sur les mécanismes d'écoulement des glaciers.

6. CONCLUSIONS

Le glacier de Gébroulaz constitue un site d'observations privilégié ; il est inclus dans un réseau (service d'observation de l'Institut national des sciences de l'Univers) qui regroupe quatre glaciers des Alpes françaises. Dans le cadre de ce service, le LGGE s'est engagé à maintenir sur ce glacier des observations sur le long terme : elles concernent les bilans de masse hivernaux (accumulation hivernale), les bilans de masse estivaux (fonte estivale) sur l'ensemble de la surface du glacier, les variations d'épaisseur, les vitesses d'écoulement de la langue terminale et les fluctuations de longueur.

Comme la plupart des glaciers alpins, le glacier de Gébroulaz connaît une très forte décroissance au cours des 20 dernières années équivalente à une lame d'eau de plus de 9 m, en moyenne sur l'ensemble de la surface. Les mesures photogrammétriques et cartographiques ont permis de décrire précisément les fluctuations de volume depuis 1907. Ces fluctuations sont très similaires à celles des glaciers d'Argentière et de la Mer de Glace dans le massif du Mont Blanc.

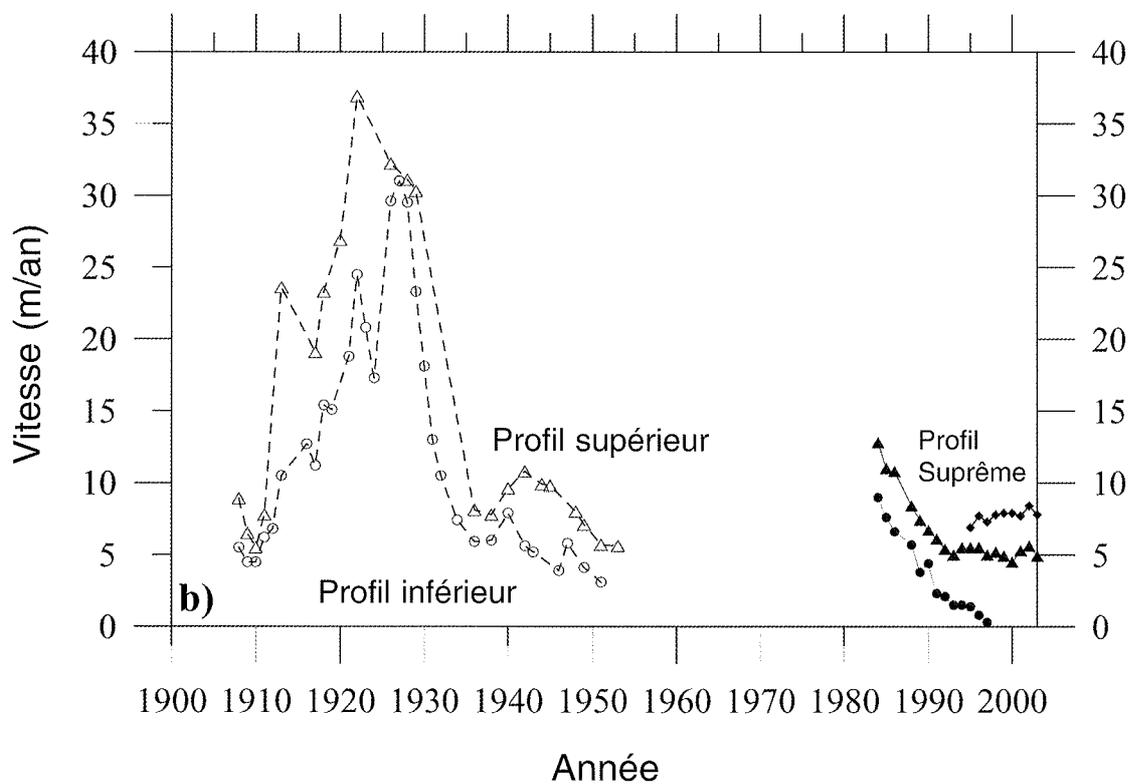
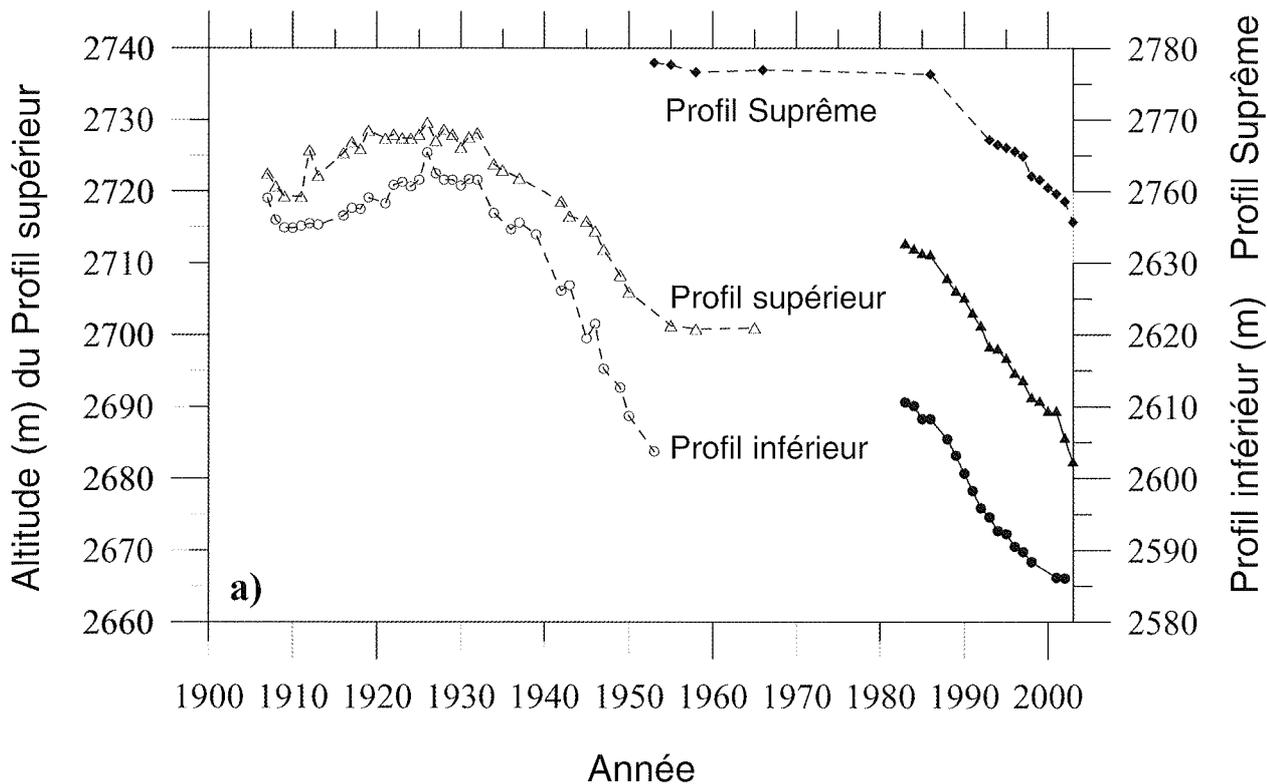


Figure 7. **a)** Variations d'épaisseur et **b)** vitesses d'écoulement observées sur les profils inférieur, supérieur et suprême du glacier de Gébroulaz (anciens profils des Eaux et Forêts).

Cette récession s'est accompagnée d'une diminution des épaisseurs de glace : les mesures photogrammétriques ont permis de mesurer en détail ces variations d'épaisseur du glacier dans chacune des régions du glacier depuis 1953. Elles ne sont pas uniformes ni dans le temps, ni dans l'espace.

Les observations des vitesses de la langue terminale du glacier du début du XXe siècle montrent des variations remarquables rarement observées dans les Alpes.

Les glaciers alpins apparaissent aujourd'hui comme des instruments essentiels à l'étude des changements climatiques. Les observations de bilans de masse (hivernaux et estivaux) du glacier de Gébroulaz sont d'autant plus précieuses que nous disposons désormais des bilans de masse cumulés sur l'ensemble du XXe siècle.

En outre, le comportement remarquable de ce glacier entre 1910 et 1935 justifie des observations en détail de la dynamique de ce glacier, qui apporteront des connaissances fondamentales sur les mécanismes d'écoulement des glaciers.

Remerciements.

Les travaux glaciologiques de terrain ont été réalisés grâce à l'aide de nombreux collaborateurs bénévoles. Pour ces travaux de terrain, nous bénéficions également de l'hébergement au chalet du Saut prêté par les gardes du Parc ; nous les en remercions. Ces travaux bénéficient du soutien financier du Parc national de la Vanoise et de l'Observatoire des sciences de l'Univers de Grenoble.

Références bibliographiques

- FOURNO (J.-P.), 1974. Détermination de l'épaisseur du glacier de Gébroulaz par prospection sismique. *Travaux scientifiques du Parc national de la Vanoise*, V : 9-40.
- GROVE (J.M.), 1988. *The Little Ice Age*. London : Methuen. 498 p.
- HAEBERLI (W.), 1995. Glacier fluctuations and climate change detection. *Geogr. fis. din. quat.*, 18 : 191-199.
- IPCC, 2001. *Climate Change 2001 : contribution of Working Group I to the third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change / ed. by J.T. Houghton [et al.]*. Cambridge University Press. 881 p.
- LEROY LADURIE (E.), 1983. *Histoire du Climat depuis l'an mil*. Paris : Flammarion. 2 vol. (287 p., 254 p.). (Collection Champs ; 108 et 122).
- MOUGIN (P.), 1925. *Études glaciologiques. Tome V [Annexe : état des surfaces des glaciers d'après la carte de l'État Major et le cadastre : glaciers de Savoie]* / Ministère de l'Agriculture. Direction générale des eaux et forêts. 2ème partie. Eaux et génie rural. Service des forces hydrauliques. Paris : Imprimerie nationale. VI-224 p.
- MOUGIN (P.), 1933. *Études glaciologiques. Tome VII* / Ministère de l'Agriculture. Service d'études des grandes forces hydrauliques (région des Alpes). Paris : Imprimerie Nationale. 306 p.
- OERLEMANS (J.), 1986. Glaciers as indicators of a carbon dioxide warming. *Nature*, 320 : 607-609.
- REYNAUD (L.), 1988. *Gébroulaz : un glacier de Vanoise*. Grenoble : Laboratoire de Glaciologie ; Chambéry : Parc national de la Vanoise. 20 p.
- REYNAUD (L.), VALLON (M.) ET CARLE (C.), 1983. Analyse et synthèse des mesures glaciologiques sur le glacier de Gébroulaz, Massif de la Vanoise, France. *Travaux scientifiques du Parc national de la Vanoise*, t. XIII : 9-29.
- REYNAUD (L.), VALLON (M.) ET LETREGUILLY (A.), 1987. Mass balance measurements : problems and two new methods of determining variations. *Journal of Glaciology*, vol. 32, n°112 : 446-454.
- REYNAUD (L.), VINCENT (C.) ET VALLON (M.), 1997. Mesures récentes effectuées sur le glacier de Gébroulaz depuis 1978, par le Laboratoire de glaciologie du CNRS, concernant les variations d'altitude, de vitesse, de bilans de masse et la mise en place d'un réseau de repères topographiques pour l'utilisation de la photogrammétrie aérienne. *Travaux scientifiques du Parc national de la Vanoise*, t. XX : 83-109.
- SPAN (N.), KUHN (M.) AND SCHNEIDER (H.), 1997. 100 year of ice dynamics of Hintereisferner, central Alps, Austria, 1894-1994. *Annals of glaciology*, 24 : 297-302.
- VINCENT (C.), 2002. Influence of climate change over the 20th Century on four French glacier mass balances. *J. geophys. res.*, 107 (D19), 4375, doi:10.1029/2001JD000832.
- VINCENT (C.), KAPPENBERGER (G.), VALLA (F.), BAUDER (A.), FUNK (M.) AND LE MEUR (E.), 2004. Ice ablation as evidence of climate change in the Alps over the 20th century. *J. geophys. res.*, Vol. 109, No. D10, D10104. 10.1029/2003JD003857.

APPORT DE LA FOUILLE ARCHÉOLOGIQUE DU ROCHER DU CHÂTEAU À LA COMPRÉHENSION DE LA DYNAMIQUE SÉDIMENTAIRE HOLOCÈNE DE LA PLAINE DE BESSANS (SAVOIE – FRANCE)

par Éric THIRAULT¹ et Céline PALLIER²

Sommaire

- 1 - Le site archéologique
- 2 - Le Rocher du Château : géomorphologie générale
- 3 - La série sédimentaire sur le site archéologique
- 4 - Synthèse des données de fouille
- 5 - Insertion dans l'évolution de la dynamique sédimentaire de la plaine de Bessans

Résumé. Une fouille archéologique a été menée en 1997, 2002 et 2003 sur le site néolithique du Château à Bessans. Elle a permis de documenter la chronologie du peuplement humain et de mettre en évidence une alternance de la présence humaine et de l'activité alluviale du torrent. Les couches d'occupation sont échelonnées du Vème au IIIème millénaire avant J.-C., et sont tronquées par le torrent. Des dépôts postérieurs indiquent l'existence d'une berge et l'incision du lit.

Mots-clés : Néolithique ; Haute-Maurienne ; Savoie ; Alpes ; géomorphologie ; sédimentation ; Holocène

Contributo dello scavo archeologico di Bessans / Le Château nella comprensione della dinamica sedimentaria holocenica della pianura di Bessans (Savoia - Francia)

Riassunto. Uno scavo archeologico è stato condotto negli anni 1997, 2002 e 2003 nel sito neolitico del Château a Bessans. Ha permesso di documentare la cronologia dello popolamento umano e di mettere in evidenza un' alternanza tra la presenza umana e l'attività alluvionale del torrente. I strati antropici si scaglionano dal V al III millennio avanti Cristo, e sono troncati dal torrente. I depositi posteriori indicano l'esistenza di una sponda prima dell' incisione del letto.

Contribution of the archaeological excavation of Bessans / Le Château to the understanding of the Holocene sedimentary dynamics of the plain of Bessans (Savoy - France)

Summary. An archaeological excavation has been loaded in 1997, 2002 and 2003 on the Neolithic site of Le Château at Bessans. It documents the chronology of the human settlement, and reveals the alternation between the human presence and the alluvial activity of the torrent. The occupations are spaced out from the fifth to the third Millenium BC, and are truncated by the torrent. Later deposits indicate the location of a river bank and the incision of the flood-plain.

Le peuplement holocène des vallées et des massifs intra-alpins, bien que reconnu de longue date, demeure largement méconnu. Les modalités de l'humanisation de la montagne alpine, depuis les premiers parcours jusqu'à l'installation de l'«économie alpine» historique, fondée sur les alpages, demeurent très largement hypothétiques. En Maurienne, les travaux se sont concentrés sur l'inventaire des sites, lequel montre le fort potentiel de cette région. Les enquêtes approfondies, fondées sur des fouilles archéologiques extensives, sont rares. Pour la Préhistoire, seul le site des Balmes à Sollières documente les étapes finales du Néolithique (BENAMOUR, 1984, 1988 et 1993).

1 - Membre Associé de l'Unité toulousaine d'archéologie et d'histoire - UMR 5608 du CNRS. Collaborateur du Centre d'archéologie préhistorique de Valence - ericthirault@hotmail.com

2 - Institut national pour les recherches en archéologie préventive - c.pallier@voila.fr

Notre propre recherche, depuis 1996, s'attache à combler ce déficit par une reprise des travaux de terrain en Haute-Maurienne, et plus particulièrement à Bessans (fig. 1), où des prospections archéologiques sont effectuées de manière régulière. À Bessans, la découverte d'un site néolithique au pied du Rocher du Château nous a conduit à effectuer une fouille archéologique dont les résultats renouvellent notre vision du Néolithique intra-alpin. Les données acquises documentent également l'évolution sédimentaire de la plaine de Bessans.

Cet article vise à replacer l'acquis des fouilles de Bessans / Le Château dans le contexte géomorphologique local. Il résulte d'une approche conjointe des informations archéologiques (Eric Thirault) et sédimentaires (Céline Pallier).

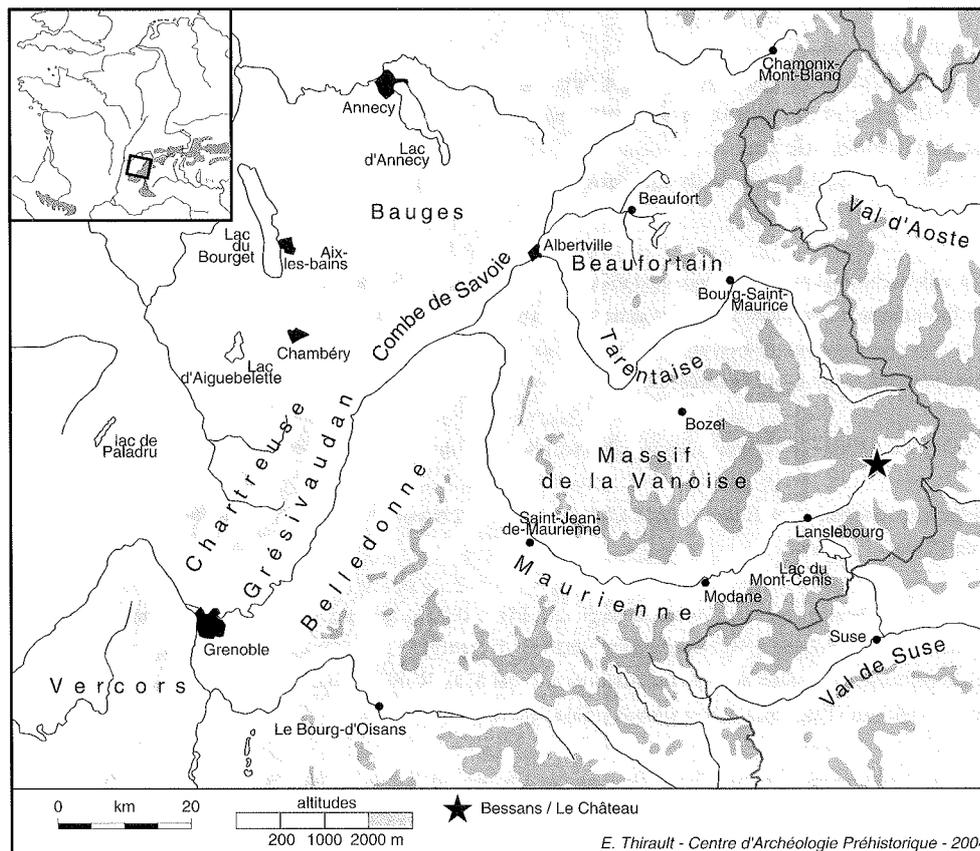


Figure 1. Bessans (Savoie, France), au cœur des Alpes occidentales.

1 - LE SITE ARCHÉOLOGIQUE

1.1 - LES FAITS

Rappelons brièvement les faits, à l'issue de trois campagnes de sondages réalisées en 1997, 2002 et 2003. L'étude des données étant loin d'être achevée, les résultats archéologiques sont encore préliminaires (THIRAUT, 2004, à paraître).

Le Rocher du Château est connu pour les peintures préservées au pied de la paroi (NEHL, 1976). Faute d'étude approfondie, elles sont difficiles à appréhender. Les compositions peintes en rouge sont réparties en quatre panneaux, le secteur Sud correspondant à l'extension du site néolithique. Toutes sont schématiques et abstraites à l'exception du panneau le plus connu qui représente au moins huit cerfs mâles. La datation de ces peintures demeure conjecturale, et nous nous en tiendrons, pour cette contribution, à la période néolithique (*cf.* THIRAUT, à paraître, pour le détail de la discussion).

Les cinq sondages réalisés dans le secteur abrité au pied du Rocher du Château, totalisant 19 m² de superficie, ont livré des informations complémentaires (fig. 2). Deux d'entre eux concernent une série sédimentaire naturelle (sondages 3 et 5). Au contraire, les sondages 1, 2 et 4 documentent deux principales phases d'occupation durant le Néolithique. Les sondages 2 et 4 ont livré une succession de niveaux limoneux de dominante noire, très riches en pierres brûlées, charbons de bois et restes osseux. Le mobilier lithique et céramique est plus rare, mais autorise un diagnostic chrono-culturel. Le sondage 1 est riche en mobilier lithique et osseux, mais les charbons de bois font défaut.

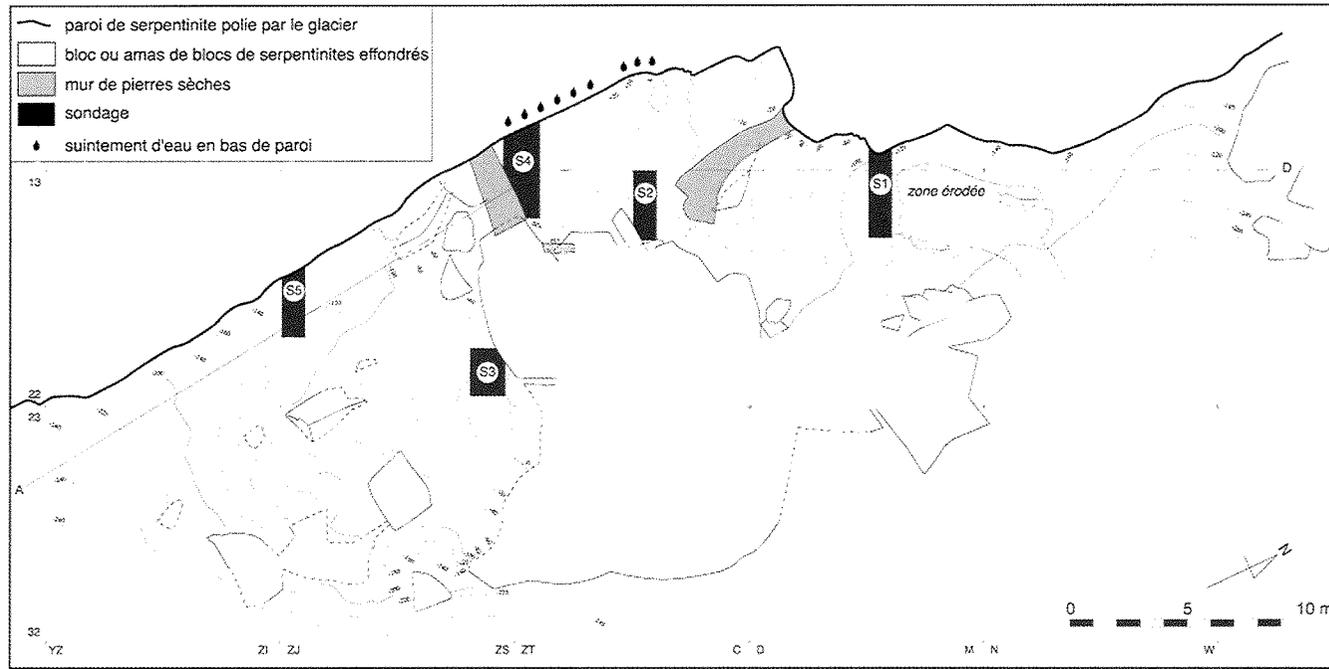
La phase ancienne des occupations est représentée dans les sondages 2 et 4. Sous réserve d'analyse intégrale des vestiges, une présence humaine réitérée est attestée durant le Vème millénaire avant J.-C. (en datations calibrées) : le mobilier lithique et céramique collecté renvoie à la culture des Vasi a Bocca Quadrata (VBQ ; vases à embouchure quadrangulaire), bien connue dans les plaines de l'Italie du Nord ainsi que dans les Apennins septentrionaux et dans les vallées alpines italiennes (BAGOLINI et PEDROTTI, 1998 ; VENTURINO GAMBARI, 1998). Une certaine continuité dans la fréquentation de l'abri est mise en évidence durant cette période. Il est possible que les fréquentations débutent avant le VBQ, durant le Néolithique ancien, mais la démonstration n'est pas encore établie (THIRAULT, à paraître).

La présence d'une implantation VBQ sur le versant français des Alpes constitue une nouveauté documentaire. Les influences de cette culture sont reconnues de manière discrète mais constante sur les sites du Néolithique moyen du bassin du Rhône, en particulier dans une phase ancienne (BAZZANELLA, 1997 ; BEECHING, 1999), voire au-delà, mais ne concernent, en l'état actuel des connaissances, que les formes et les techniques céramiques. À Bessans, il s'agit d'une occupation VBQ marquée dans l'industrie lithique et céramique, ce qui démontre que cette culture n'est pas limitée au versant italien des Alpes.

Les sondages 1 et 2 ont révélé des occupations de la fin du Néolithique, dont la durée est difficile à estimer (THIRAULT, 2004). Les occupations d'une phase très tardive, à rapprocher du Campaniforme, sont les mieux représentées dans les sondages 1 et 2. Le sondage 1 démontre l'existence d'occupations plus anciennes dans le Néolithique final, voire dans une phase tardive du Néolithique moyen, soit, environ, durant la seconde moitié du IVème millénaire et durant le IIIème millénaire avant J.-C.

1.2 - PISTES INTERPRÉTATIVES

Les motivations pour des installations humaines réitérées dans un contexte montagnard, sur un site naturel offrant un abri limité, sont encore difficiles à démêler. Pour les phases anciennes du Néolithique, l'abondance des armatures de flèche laisse penser à une activité cynégétique importante. En outre, la présence de nombreux déchets de débitage de quartz hyalin, ainsi que de produits de débitage et d'outils en quartzite, démontre la bonne connaissance des ressources minérales par les groupes humains résidant dans l'abri. Ceci constitue un indice de fréquentations plus soutenues que la simple traversée des reliefs. Plus généralement, l'influence du VBQ sur le bassin du Rhône durant le Vème millénaire avant J.-C. semble s'accompagner d'implantations dans les Alpes internes, comme en témoignent Bessans / Le Château et Les Moulins de Bozel / Chenet des Pierres en Tarentaise (Savoie ; fouille en cours P.-J. Rey). Nous avons relié ce fait au développement de productions de lames de hache en éclogite et en omphacite dans les Alpes occidentales et aux premières diffusions transalpines de ces matériaux dans le bassin du Rhône, qui connaissent une croissance nette durant le Vème millénaire avant J.-C. (THIRAULT, 2001a et b).



C. Pallier & E. Thirault - Centre d'Archéologie Préhistorique de Valence - UMR 5594 du CNRS - 2004

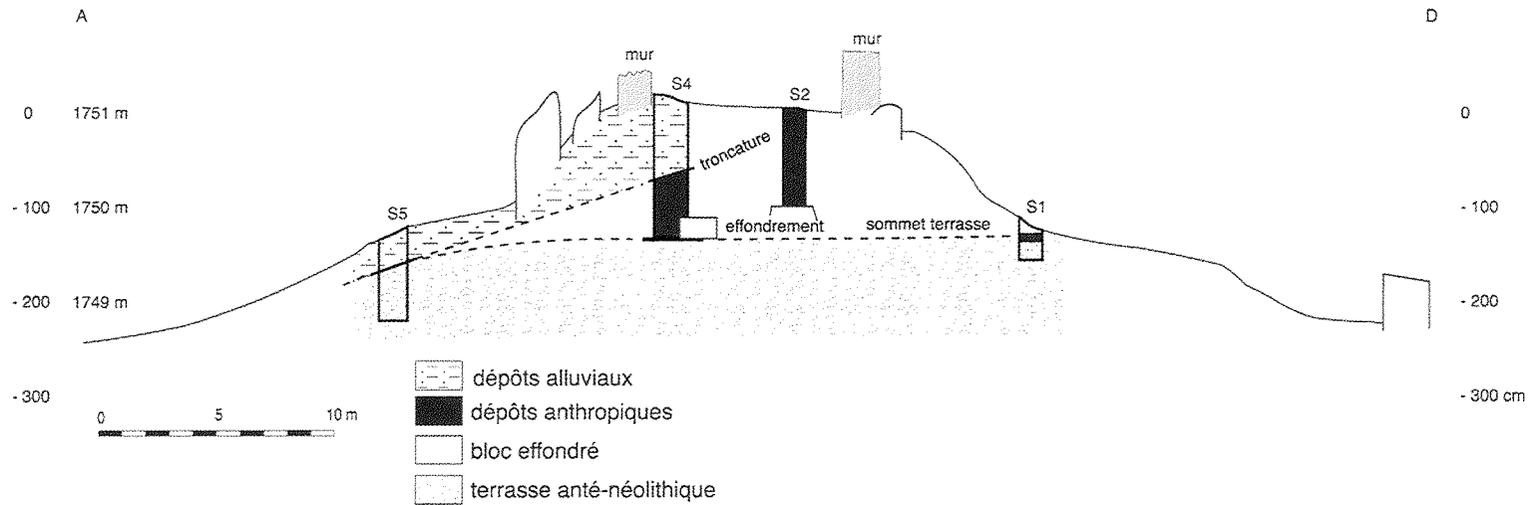


Figure 2. Bessans / Le Château.

En haut : topographie du site archéologique et localisation des sondages. En bas : coupe schématique longitudinale à la paroi du Rocher.

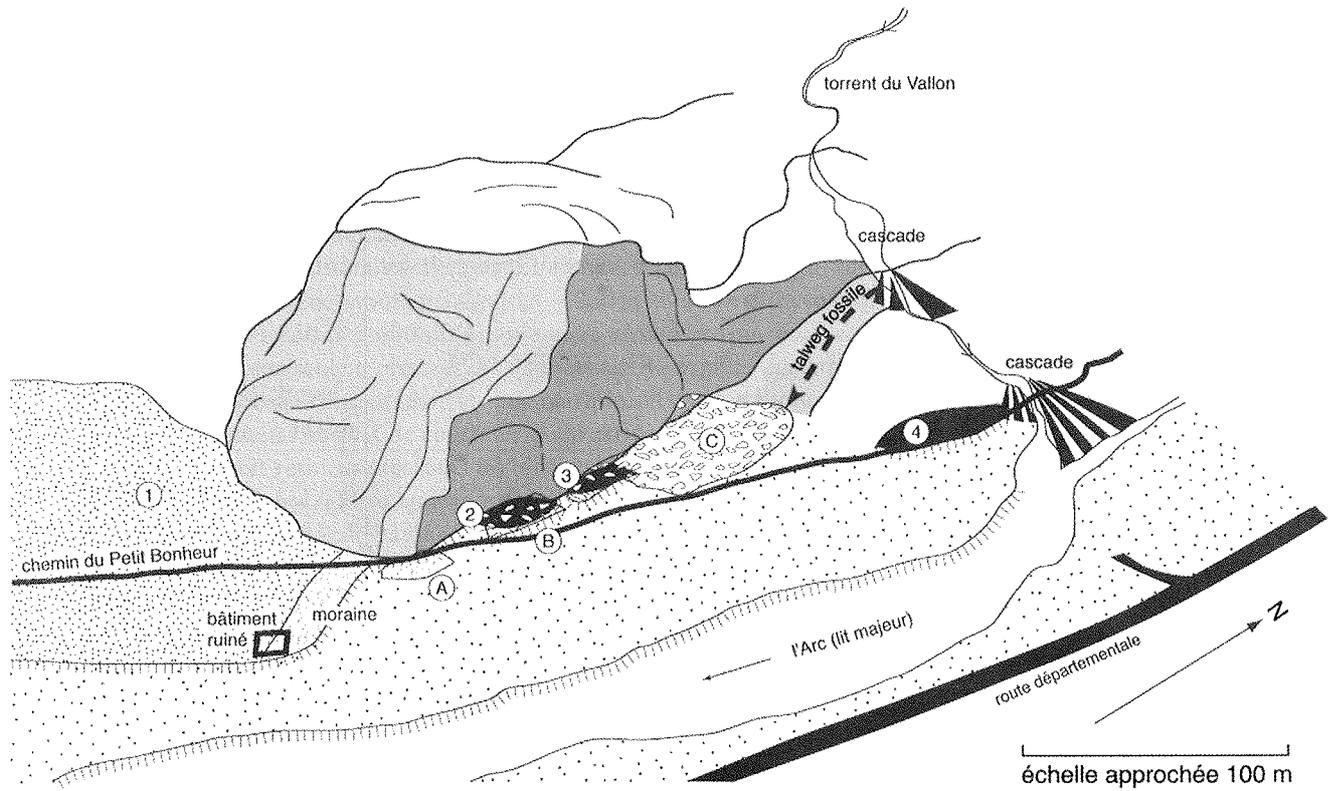
Pour les phases récentes du Néolithique, la production de pointes de flèches en roches tenaces polies est une motivation importante à la présence humaine à Bessans (fig. 3 ; THIRAULT *et al.*, 1999 ; THIRAULT, 2004). Les serpentinites qui constituent le Rocher du Château et le verrou glaciaire adjacent ont été taillées puis polies sur place pour obtenir des armatures perçantes sur minces plaquettes, armes qui étaient utilisées sur d'autres sites. Il s'agit du premier cas reconnu dans les Alpes françaises, et malgré des prospections menées en Savoie sur les gîtes de serpentinite, aucun site comparable n'est à ce jour identifié.



Figure 3. Quelques pointes de flèche en serpentinite et en amphibolite découvertes à Bessans / Le Château. Elles sont brisées ou en cours de fabrication.

2 - LE ROCHER DU CHÂTEAU : GÉOMORPHOLOGIE GÉNÉRALE

Les observations effectuées sur le terrain précisent les données publiées (FUDRAL *et al.*, 1994) et permettent d'insérer le site néolithique dans son contexte géomorphologique (fig. 2 et 4). Le Rocher du Château constitue une partie du verrou glaciaire situé entre le village de Bonneval-sur-Arc et la plaine de Bessans. Les serpentinites sont incisées par l'action glaciaire sur une profondeur d'environ 500 m. En rive droite de l'Arc, les roches sont massives, ce qui a favorisé leur résistance à l'abrasion : dans l'auge glaciaire, les affleurements sont tous polis. En rive gauche au contraire, les serpentinites sont plus schisteuses, ce qui a entraîné une évolution post-glaciaire plus importante, matérialisée par de grands cônes détritiques évoluant sous l'action des avalanches et des torrents.



C. Pallier & E. Thirault - Centre d'Archéologie Préhistorique de Valence - UMR 5594 du CNRS - 2004

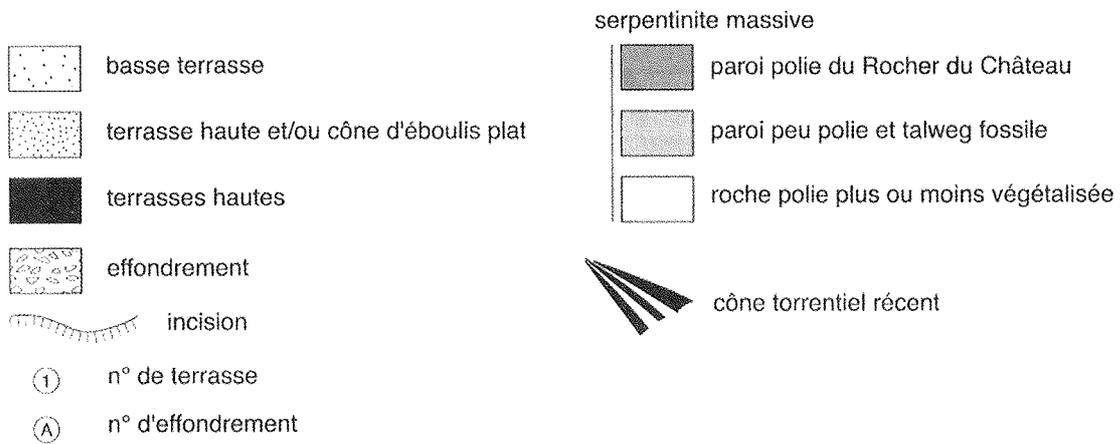


Figure 4. Esquisse géomorphologique de l'amont du lac fossile de Bessans et du Rocher du Château d'après une photographie prise depuis la montée à l'alpage d'Andagne et les observations réalisées sur le terrain.

Le Rocher du Château, qui culmine à 1 836 m d'altitude, se détache partiellement du versant par une large ensellure qui se prolonge vers le nord (fig. 4). La paroi orientale est verticale sur une centaine de mètres de hauteur, parfois même en léger dévers, ce qui a favorisé l'implantation humaine. Les serpentinites à poli glaciaire sont visibles aussi bien sur le Rocher que sur l'ensellure et le bas de versant plus au nord, et sont partiellement recouvertes par la végétation. Elles affleurent en particulier dans le lit du Torrent du Vallon, dont le cours a été profondément modifié par l'action humaine : hier par la création d'un étang avec canal d'aménée et bief aval sur le petit plateau d'alpage du Lavasset (ou l'Evasset) ; aujourd'hui par une prise d'eau EDF qui a réduit son débit à un filet d'eau. Parvenu sur l'ensellure, le torrent descend vers le Sud-Est pour se jeter dans l'Arc, après deux cascades, en amont du Rocher. Deux cônes de déjection à graviers roulés sont visibles chacun en aval d'une cascade. Tous deux reposent sur les serpentinites incisées par l'Arc à faible distance en amont de la confluence. Un talweg ancien, aujourd'hui asséché, est visible contre la paroi verticale du Rocher, à son extrémité Nord (fig. 4). Il descend, à partir de la cascade amont, vers le Sud, pour disparaître sous l'effondrement Nord (*cf. infra*).

Le secteur compris entre l'Arc actuel, le Rocher et le Torrent du Vallon est occupé par neuf objets morphologiques : une moraine, cinq terrasses et trois effondrements (fig. 4).

- À l'extrémité sud du Rocher, une moraine frontale s'avance en léger arc de cercle. Elle est matérialisée par un bourrelet qui dépasse de moins d'un mètre côté Sud, coiffé au sommet et sur son flanc Nord de blocs métriques d'orthogneiss issus des affleurements du Gran Paradiso, en amont de Bonneval (FUDRAL *et al.*, 1994). Des blocs erratiques occupent le pied du Rocher à quelques mètres en amont de cette moraine.

- Quatre terrasses hautes sont reconnues.

- La terrasse 1 est située au sud du Rocher et bute contre ce dernier et la moraine. Elle forme une grande prairie de fauche, le Plan du Château, dont l'altitude minimale est d'environ 1 750 m. Selon les géologues, il s'agit du plan du delta de l'Arc consécutif à la formation du lac fossile de Bessans (LETOURNEUR *et al.*, 1983). Cette terrasse ancienne est probablement recouverte par un glaciaire torrentiel issu du versant, de légères ondulations de surface trahissant des apports sédimentaires transversaux par l'eau et les avalanches.
- La terrasse 2 est comprise entre l'effondrement B, qui la recouvre, et la paroi. Il s'agit de l'abri naturel occupé durant le Néolithique. Les données obtenues sont présentées ci-dessous, mais, pour notre propos, disons d'emblée que l'effondrement, là encore, recouvre une terrasse ancienne composée de sables et de galets, qui culmine à 1 749,5 m d'altitude (toutes les altitudes calculées sur la fouille sont arrondies au demi-mètre).
- La composition de la terrasse 3, visible dans les terriers de marmotte, est gravillonneuse et proche de celle visible dans le cône inférieur du torrent du Vallon. Pour cette raison, il est possible que cette terrasse soit un cône ancien du torrent du Vallon, lié au talweg fossile, et protégé de l'érosion par l'effondrement C. La postériorité d'au moins une partie de l'effondrement est assurée par la position de certains blocs, posés en dévers sur le flanc Est de la terrasse.
- La terrasse 4 est visible plus au Nord, plaquée contre l'affleurement de serpentinites et tronquée par le Torrent du Vallon et par l'Arc. Son altitude est équivalente à toutes celles précitées.

La moraine et les quatre terrasses anciennes sont tronquées par l'Arc, qui a déposé une basse terrasse plane, aujourd'hui occupée par des prés de fauche et des bosquets (altitude au pied du Rocher : 1 748,5 m).

- Trois effondrements de paroi sont visibles.

L'effondrement A est le plus petit. Les blocs de serpentinite sont mêlés aux blocs d'orthogneiss placés en amont de la moraine. L'effondrement B recouvre la terrasse 2 et protège l'abri principal de pied de paroi, grâce à trois blocs de 5 à 10 mètres de long. Les blocs se sont décrochés à partir d'une concavité glaciaire

de la paroi. L'effondrement C s'est probablement mis en place en plusieurs étapes, et a détruit une bonne partie du poli glaciaire. Il se développe sur plus de 50 m de long entre la terrasse 3, qu'il recouvre en partie, et le talweg fossile. L'ancienneté des effondrements B et C est assurée par leur végétalisation avancée, bien que l'effondrement C semble toujours quelque peu actif aujourd'hui.

À ce stade de l'étude, l'ordre des dépôts à l'extrémité amont du lac fossile peut être présenté comme suit :

- arc morainique, qui constitue un troisième stade, inédit, du retrait tardiglaciaire du glacier de l'Arc dans la vallée, postérieur aux deux moraines de la plaine de Bessans (LETOURNEUR *et al.*, 1983) ;
- haute terrasse qui vient enchâsser la moraine. La relation entre les terrasses 1, 2, 3 et 4 n'est pas assurée, mais elle peut être supposée, eu égard à leur altitude égale ;
- incision par l'Arc ; création d'un talweg par le torrent du Vallon contre la paroi du Rocher avec formation possible d'un cône à son pied (terrasse 3). L'ordre de ces deux événements n'est pas connu ;
- effondrements B et C de la paroi ;
- nouvelle incision par l'Arc ; changement de cours du torrent du Vallon. L'ordre de ces deux événements n'est pas connu.

Cette succession schématique permet de situer le cadre environnemental des résultats acquis lors de la fouille archéologique.

3 - LA SÉRIE SÉDIMENTAIRE SUR LE SITE ARCHÉOLOGIQUE

Les cinq sondages pratiqués au pied du Rocher dans le secteur de l'effondrement B de la paroi et du grand abri ont livré des stratigraphies variées, où les occupations humaines, les érosions et les dépôts alluviaux sont imbriqués de manière complexe (fig. 2). La topographie de ce secteur est celle d'un chaos de blocs plurimétriques, qui laisse un espace libre de 3 à 7 m de large contre la paroi ; la partie la plus abritée constitue une butte qui domine d'environ 2,5 m le plan de la prairie de fauche.

Les descriptions qui suivent sont synthétiques. Le détail des formations sédimentaires est donné dans les figures correspondantes.

3.1 – LE SONDAGE 1 (fig. 5)

Ouvert sur 4 m², le sondage 1 développe une stratigraphie anthropisée de 20 à 30 cm au-dessus d'une formation stérile, hormis contre la paroi où l'épaisseur atteint 50 cm. Les unités stratigraphiques sont décrites succinctement du bas vers le haut :

- formation alluviale grossière. Il s'agit probablement du delta de l'Arc en partie amont du lac fossile (couche 10) ;
- troncature à l'Est à 3 m de la paroi du Rocher, et formation d'une terrasse. Une rigole de pendage Nord se creuse dans la terrasse contre la paroi ;
- chute de blocs de serpentinite de faibles modules. Cet épisode est lié à un effondrement de la paroi ;
- dépôt de couches successives de limons contenant de nombreux restes mobiliers, os et lithique principalement. Ces niveaux se rattachent au Néolithique final, à l'exception de la base du chenal dont le mobilier provient sans doute du ruissellement de niveaux antérieurs situés au Sud (couches 8 et 7) ;
- au sommet, les couches 3, 2 et IV, très caillouteuses, offrent un mobilier mélangé, de l'extrême fin du Néolithique et du XX^e siècle après J.-C. La végétation actuelle contribue à ces mélanges ;
- plus à l'Est, au-delà d'une rigole de ruissellement qui marque la limite de la partie abritée, les niveaux déposés constituent un sol naturel, qui vient partiellement combler le tombant de la terrasse (couches 9, 6, 5, 2 et 1).

3.2 – LE SONDAGE 2 (FIG. 6)

Reconnue sur 3 m², la puissance stratigraphique est de 1,1 m maximum dans le sondage 2. Dépôts naturels et anthropiques sont imbriqués. Du bas vers le haut, nous relevons :

- effondrement de la paroi et mise en place de gros blocs de serpentinite qui obstruent le fond du sondage ;
- entre les gros blocs, colmatage par une blocaille probablement gélifractée ; à ce stade, l'abri doit ressembler à un chaos de blocs métriques aérés ;
- dépôt d'un limon un peu gravillonneux (couche 18) qui noie la base des blocs et la blocaille ;
- premières occupations humaines, attribuées au VBQ, avec des activités qui génèrent de très nombreux charbons, pierres brûlées et os fracturés (couches 17 à 13) ; le chaos de blocs est peu à peu ennoyé par les couches de limon noir anthropisé, disposées à plat ou en léger pendage ;
- déplacement de grands blocs d'effondrement qui viennent recouvrir les couches archéologiques ; de petits blocs viennent se coincer entre les gros ;
- dépôt alluvial à gravier aéré (couche 11), traduisant un passage d'eau vive qui recouvre les blocs ; son extension originelle est inconnue, car il a été tronqué vers l'Ouest. Sa limite coïncide avec celle d'un grand bloc effondré et déplacé, et marque une rupture de pente ;
- reprise de l'activité humaine, avec formation successive de limons noirs ou sombres, riches en pierres brûlées et en charbons (couches 12, 10, 9, 8, 6, 5) ;
- en continuité stratigraphique avec les couches 5 et 6, la couche 7 marque la limite d'anthropisation des sédiments : à la base est identifié un aménagement transversal au sondage (donc parallèle à la limite de l'abri), entassement de grosses dalles de serpentinite formant une sorte de muret, pour limiter la zone occupée ;
- creusement d'une cuvette (couche 5a) comblée en relation avec le dépôt postérieur de la couche 4. Ces deux niveaux sont rattachés au Néolithique final ;
- interface marquée avec les niveaux supérieurs (arrêt de sédimentation ?) ;
- dépôt de limons fins (couches 3 et 2), selon le même principe d'anthropisation décroissante vers l'extérieur de l'abri. L'occupation humaine, non datée, est liée à la métallurgie du fer ;
- végétalisation croissante des limons jusqu'à la surface (couche 1).

À l'emplacement du sondage 2, implanté en limite de la zone abritée, l'ampleur de l'installation humaine a donc varié au cours du temps : dans les niveaux d'occupation les plus profonds (couches 17 à 13), les limons anthropisés se développent (sans que la limite soit connue) vers l'extérieur de l'abri ; après déplacement de gros blocs et passage du torrent, le secteur anthropisé se rétrécit vers l'intérieur de l'abri ; à la base des couches 5-6-7, un aménagement de blocs est destiné à protéger l'espace occupé du probable colluvionnement issu du chaos de blocs placé à l'extérieur de l'abri. Ce fait traduit peut-être un étalement progressif de ce chaos ; peut-être aussi les alluvions déposées par le torrent durant les premières occupations ont-elles formé un dôme entre les blocs effondrés, qui s'est ensuite peu à peu étalé.

Les hommes du Néolithique se sont donc installés dans un abri encombré de blocs d'un à deux mètres de long, abri bordé par le même énorme chaos que celui aujourd'hui visible. Au cours des occupations, l'espace intérieur a été aménagé, aplani, et la limite de l'occupation a été entretenue et protégée de l'intrusion extérieure. Le fait indique des occupations répétées dans le temps.

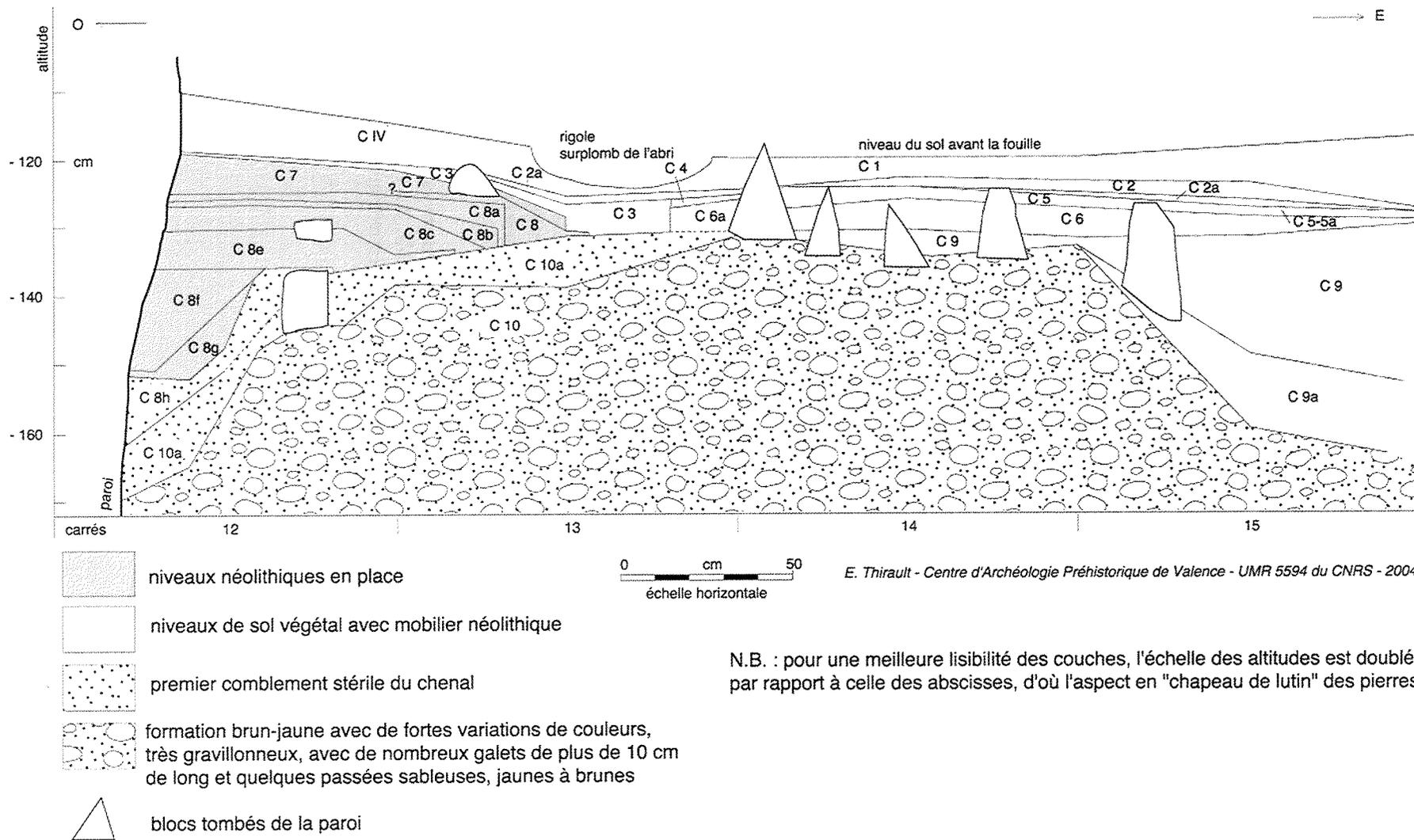


Figure 5. Bessans / Le Château, sondage 1 - Coupe théorique au centre du sondage, établie d'après les données de la fouille.

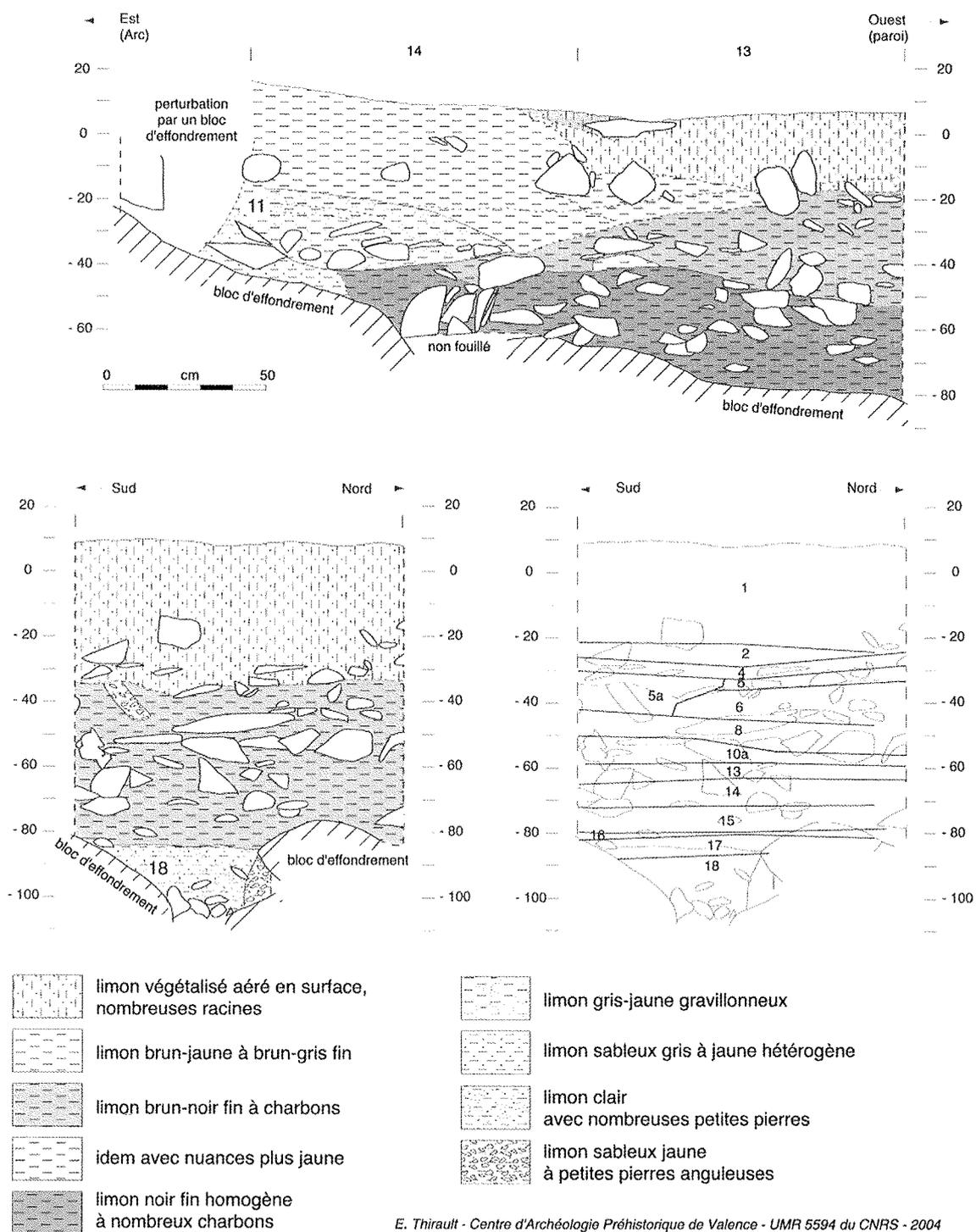


Figure 6. Bessans / Le Château, sondage 2.

Coupes stratigraphiques relevées sur les parois Sud (en haut) et Ouest (en bas) du sondage. Les couches contenant du charbon sont des niveaux archéologiques. Les subdivisions effectuées à la fouille n'apparaissent pas toutes en stratigraphie.

3.3 – LE SONDAGE 3 (Fig. 7)

L'ensemble du sondage, effectué sur 3 m², est occupé par des blocs de serpentinite anguleux provenant de l'effondrement de la paroi, les uns dépassant du sol, les autres entièrement enfouis, qui ont contraint l'arrêt du sondage à la profondeur de 1,5 m. Les sédiments qui recouvrent ces blocs sont des dépôts naturels.

Ce sondage apporte trois enseignements :

- il y a eu passage d'eau, alternativement vive ou calme, après la chute des blocs de l'effondrement Sud ; à un stade avancé des dépôts, une troncature de pendage Ouest-Sud-Ouest indique une chenalisation à situer dans cette direction ;
- la coloration rouge de certains niveaux indique de probables exondations entre deux dépôts ;
- au droit du sondage, l'occupation humaine est inexistante ou entièrement érodée. Cependant, les charbons de bois épars dans les niveaux fluviatiles proviennent sans doute des occupations de l'abri.

3.4 – LE SONDAGE 4 (Fig. 8)

Implanté au cœur de l'abri sur 5,5 m², il a livré une série sédimentaire de 1,4 m de développement où les activités humaines et naturelles s'imbriquent. Du bas vers le haut ont été individualisées les étapes suivantes :

- dépôt alluvial grossier antérieur à toute occupation humaine reconnue (couche 12). Cette formation est comparable à celle découverte dans le sondage 1 (couche 10).
- Effondrement de la paroi et mise en place d'un chaos de blocs, certains de plusieurs mètres de long en bordure externe de l'abri (encore visibles aujourd'hui), d'autres plus petits et entassés pêle-mêle dans l'abri.
- Premier dépôt archéologique (couche 10), attribué au Néolithique VBQ, qui témoigne d'activités soutenues de combustion et de rejet ; les rejets comblent peu à peu les interstices entre les blocs. Durant cette occupation, deux blocs viennent encombrer l'espace utilisé par l'homme. D'après leur position, ils ont pu glisser depuis le chaos externe.
- Dépôt argileux puis limoneux jaune (couche 9), d'épaisseur variable, d'origine très probablement alluviale. Un passage du torrent intervient donc pendant les occupations humaines. Il est impossible de préciser si ce dépôt est consécutif à une érosion des niveaux sous-jacents.
- Reprise des occupations néolithiques du VBQ, avec possible creusement de la couche 9 et activité de combustion qui altère sa couleur ; formation d'une nouvelle couche archéologique riche en vestiges (couche 7), avec le possible aménagement d'un foyer. Entre les gros blocs d'effondrement, la densité des pierres brûlées disposées en blocaille laisse penser à une volonté délibérée de remblai destiné à aplanir la surface occupée.
- Une incision alluviale intervient au milieu du sondage et recoupe les dépôts antérieurs : le vide créé est comblé par une blocaille de pierres, envoyée dans un limon caillouteux gris-brun (couche 11).
- Une deuxième troncature alluviale, plus drastique, vient ensuite enlever une épaisseur inconnue de dépôts archéologiques sur toute la surface du sondage. Un chenal se forme vers le Sud. Dans la stratigraphie Nord, il est à peine perceptible, ce qui indique que le sondage a touché la limite Nord de l'incision. Il s'ensuit une probable mise en flottation partielle et redépôt sur place de la partie sommitale de la couche néolithique aujourd'hui conservée, à moins qu'il ne s'agisse d'une autre occupation humaine.
- Formation argileuse très fine, stérile, qui scelle les dépôts anthropisés.
- Nouvelle troncature qui emporte tous les sédiments du tiers oriental du sondage. Le chenal créé précédemment est réactivé et incise de nouveau, tandis qu'un deuxième chenal survient (ou est repris) contre la paroi.
- Se déposent ensuite environ 50 cm de limons, sables et graviers qui correspondent à un abandon de l'occupation humaine. Dans la partie Est du sondage, le dépôt (couche 8) est très proche du précédent, mais distinct en altitude et sans continuité stratigraphique. Des plaques de charbons flottés, des charbons épars,

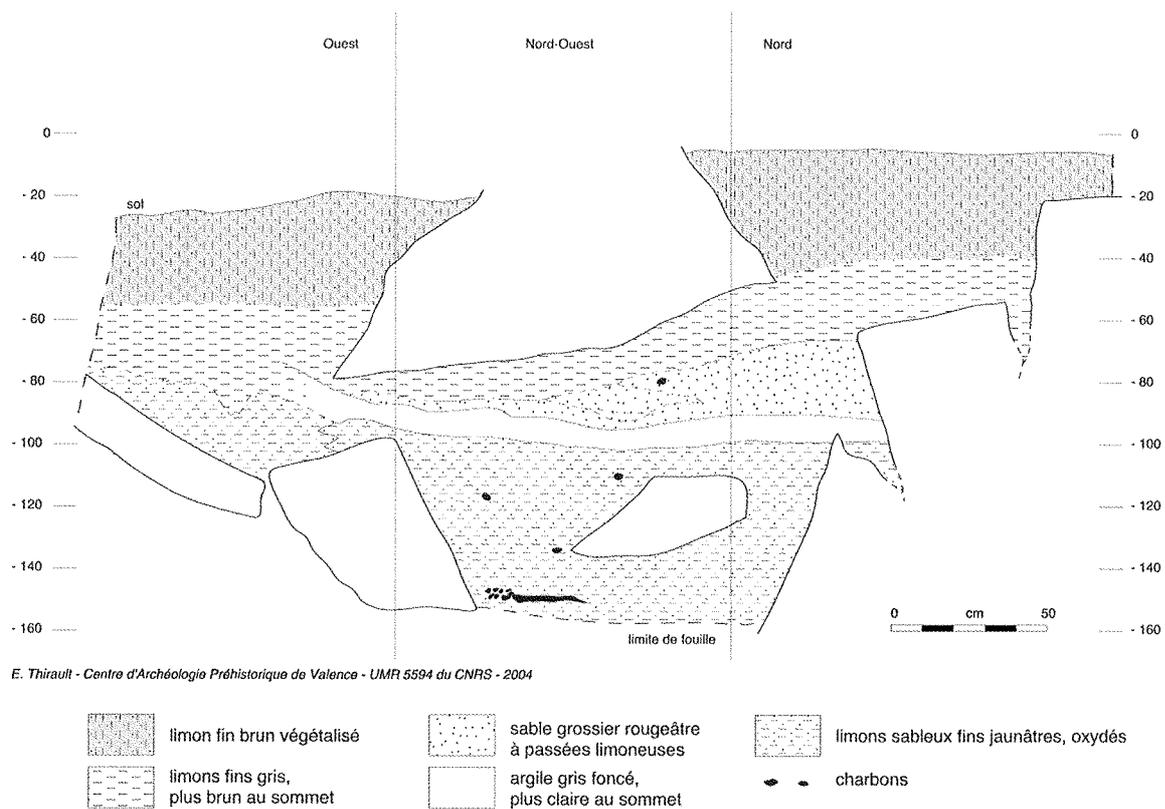


Figure 7. Bessans / Le Château, sondage 3.
Coupes stratigraphiques relevées sur les parois Ouest à Nord du sondage. La sédimentation est naturelle.

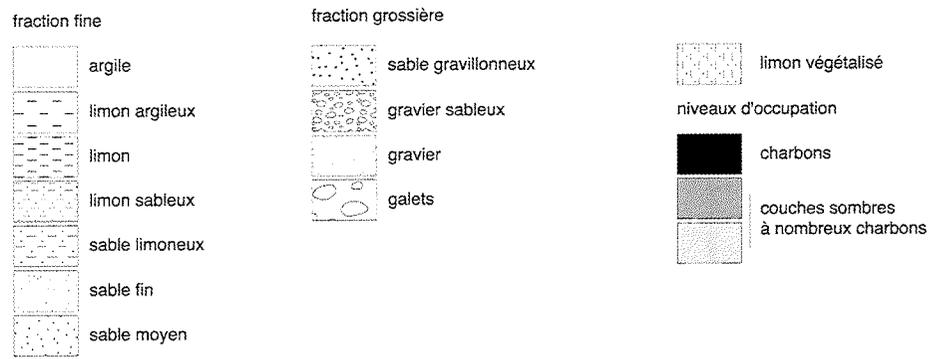
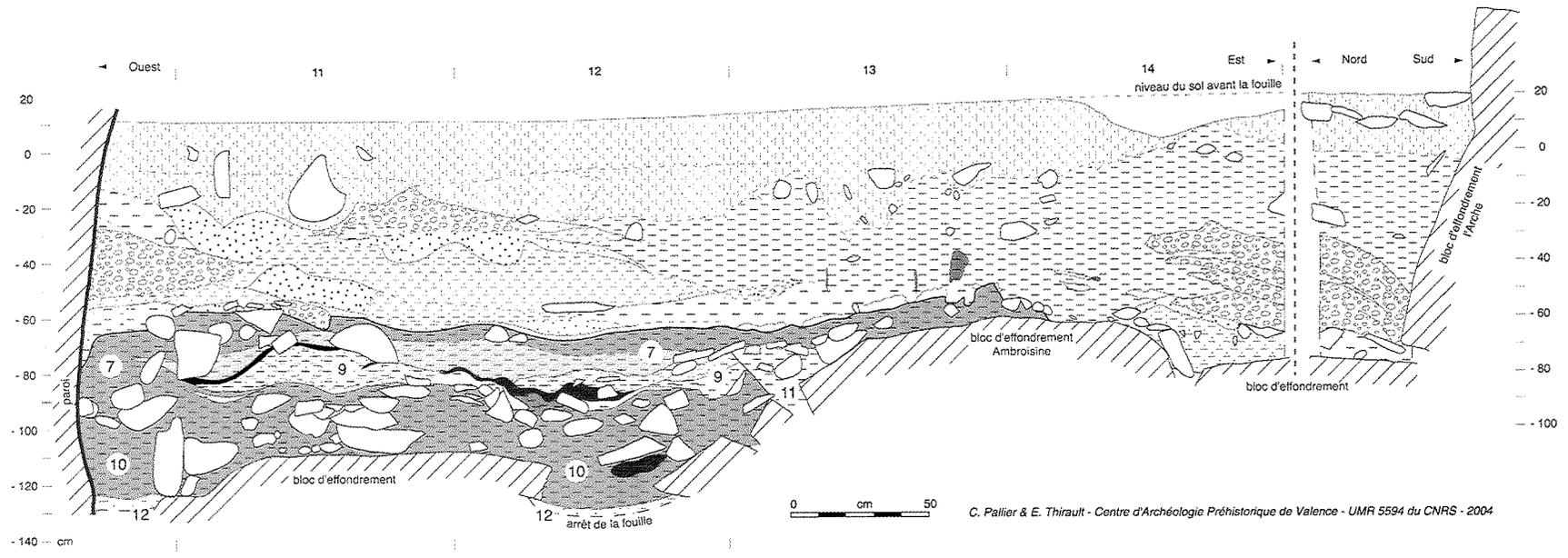


Figure 8. Bessans / Le Château, sondage 4.
 Coupe stratigraphique relevée sur la paroi Nord du sondage. Les couches sombres constituent les niveaux archéologiques.

des os, des tessons de céramique et des silex taillés rappellent que ces dépôts se sont formés aux dépens de niveaux archéologiques du Néolithique final. D'une manière générale, les dépôts les plus grossiers sont localisés vers la paroi ; des troncatures obliques orientées vers l'Est et le Sud indiquent des arrivées d'eau successives, comme si une berge se développait peu à peu, avec en terme ultime d'épais limons.

- Après atterrissement, des colluvionnements tendent à aplanir la surface de l'abri ; la présence humaine est marquée discrètement (fragment de pierre ollaire non datable, mais appartenant à une période historique).

- Enfin, l'abri est aménagé en bergerie : le sol est aplani et un mur est construit à l'emplacement du sondage.

3.5 – LE SONDAGE 5 (Fig. 9)

Le sondage 5, mené sur 3,5 m² et 1,4 m de profondeur maximale, a livré une succession de dépôts naturels, décrits du bas vers le haut :

- formation grossière, correspondant aux dépôts alluviaux de base des sondages 1 (couche 10) et 4 (couche 12), interprétés comme le cône de l'Arc.

- Troncature en pendage vers la paroi.

- Comblement du chenal créé précédemment par des sables à graviers oxydés et indurés, puis par une série de plus en plus fine. Les niveaux argilo-limoneux du sommet contiennent des charbons et un éclat de quartzite taillée provenant de niveaux archéologiques proches.

- Passage d'eau généralisé, provoquant des dépôts importants de limons sableux fins. Le comblement du chenal est intégral et le pendage s'inverse, de la paroi vers l'extérieur.

- Érosion des limons précédents par effet mécanique probable (creusement d'une dépression à l'aplomb de la gouttière actuelle de la paroi) et développement d'un sol végétal.

4 – SYNTHÈSE DES DONNÉES DE FOUILLE

La corrélation entre les informations issues des cinq sondages permet de proposer la succession suivante au pied du Rocher :

- 0 - Retrait du glacier de l'Arc au Tardiglaciaire, stationnement à proximité du site du Château et dépôt d'une moraine à l'extrémité Sud-Est du Rocher.

Avant le Vème millénaire avant J.-C. :

- 1 - Alluvionnement intense : comblement de l'amont du lac de Bessans par des dépôts grossiers, sableux à gravillonneux, chargés de galets (couche 10 du sondage 1, couche 12 du sondage 4 et base du sondage 5).

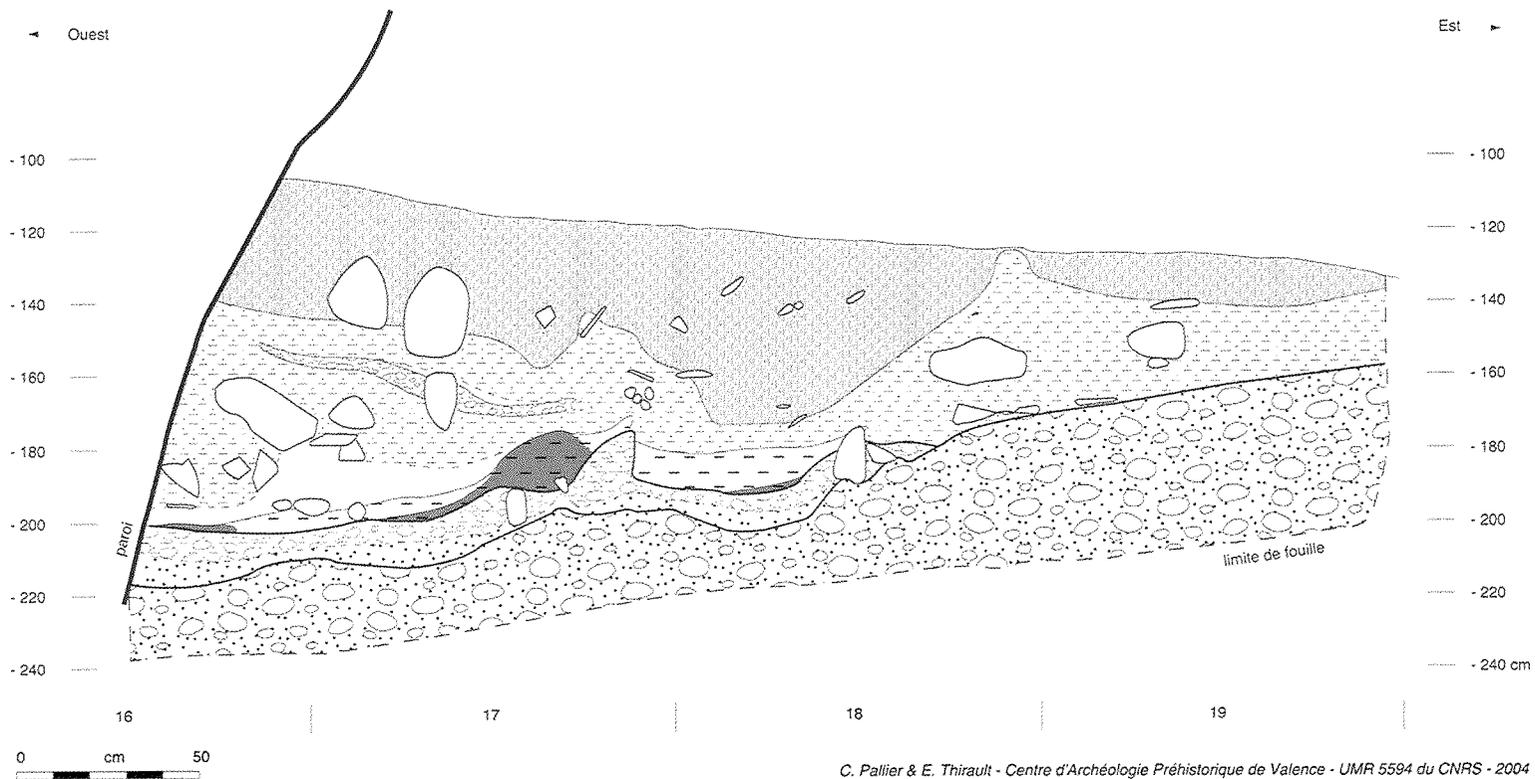
- 2 - Incision par l'Arc et formation de terrasses. Les terrasses hautes n° 1, 2 et 4 pourraient en être des vestiges, à l'altitude de 1 750 m environ. L'enfoncement du lit de l'Arc est peut-être à corrélérer avec la vidange du lac de Bessans.

- 3 - Effondrement B de la paroi, peut-être lié à une activité sismique. Il est probable que l'effondrement C lui soit corrélé. En effet, il surmonte au moins pour partie une terrasse (n° 3) qui pourrait correspondre à un cône ancien du torrent du Vallon. Dans cette hypothèse, le cône n'a pu se mettre en place qu'après la troncature par l'Arc de sa terrasse ancienne. En outre, les peintures néolithiques présentes sur la paroi sont toutes réalisées à une hauteur compatible avec l'activité humaine : si les blocs effondrés n'étaient pas présents, la hauteur des peintures serait de plusieurs mètres par rapport au sol, plus encore si la terrasse n'était pas présente.

Durant le Vème millénaire avant J.-C. :

- 4 - Occupations humaines importantes de la culture des *Vasi a bocca quadrata* (VBQ, Vème millénaire avant J.-C.), préservées dans les sondages 2 et 4 sur une épaisseur de 50 cm environ au maximum. Un épisode sismique est possible : des blocs métriques effondrés auparavant viennent encombrer les zones d'occupation humaine (sondages 2 et 4). En outre, des dépôts alluviaux en milieu plus ou moins calme (argiles à graviers) sont attestés au sein des couches anthropisées. Deux explications sont possibles : soit des crues

80



C. Pallier & E. Thirault - Centre d'Archéologie Préhistorique de Valence - UMR 5594 du CNRS - 2004

- | | | | |
|--|---|--|---|
| | limon sableux végétalisé, fin, gris, nombreuses racines | | argile limoneuse gris souris |
| | limon sableux fin gris-jaune avec lentilles bariolées, rares charbons | | lentilles charbonneuses |
| | lentille plus argileuse bariolée | | limon sableux brun-gris à graviers arrondis |
| | limon sableux fin brun-rouge à petits graviers anguleux | | sable à graviers arrondis oxydé induré rouille (couleur provoquée par le battement des eaux) |
| | | | formation à galets de tailles variées, jusqu'à 20 cm, matrice sableuse grossière brun-rouge à brun-gris |

Figure 9. Bessans / Le Château, sondage 5
 Coupe stratigraphique relevée sur la paroi Nord du sondage. La sédimentation est naturelle.

annuelles liées à un régime normal, soit des crues catastrophiques. Dans les deux cas, l'arc morainique situé en aval immédiat a pu jouer un rôle de barrage temporaire. Il devait donc être plus important qu'aujourd'hui, où il apparaît comme fortement érodé.

Durant le IV^{ème} millénaire avant J.-C. :

- 5 - Occupations durant une phase plus récente du Néolithique moyen, liées au Chasséen, non retrouvées en place, mais attestées par des objets épars en surface de l'abri.

Fin du IV^{ème} millénaire - III^{ème} millénaire avant J.-C. :

- 6 - Occupations réitérées durant le Néolithique final, sans trace d'activité sédimentaire autre que celle générée par les activités humaines. Dans le sondage 1, ce sont des limons compactés peu épais qui attestent de fréquentations durant un long laps de temps (THIRAULT à paraître ; *cf. infra*). Dans le sondage 2, les couches sont plus développées avec de nombreux résidus de combustion : pierres brûlées et charbons, ainsi que des restes de faune, mais elles ne documentent que la phase ultime du Néolithique final (*cf. infra*).

Entre la fin du III^{ème} millénaire avant J.-C. et une période historique (Âge du Fer ou plus récent) :

- 7 - Troncature d'une partie du site par un passage d'eau important qui ne le recouvre pas complètement. Un élément de datation pour cet événement est fourni par le mobilier contenu dans les graviers et les limons du sondage 4 (couches 6 et 8), attribuable à un Néolithique final tardif. Cette troncature est donc postérieure à la fin du III^{ème} millénaire avant J.-C., et antérieure aux occupations liées à la métallurgie (*cf. infra*), puisque aucune scorie n'a été retrouvée dans les dépôts alluviaux.

La troncature partielle du site ne correspond probablement pas à un recouvrement généralisé par les eaux mais à un affouillement sur le flanc Sud de la butte, avec mise en place de petits chenaux qui prennent naissance à l'emplacement du sondage 4 pour couler le long de la paroi. Les énormes blocs de l'effondrement ont dû briser le cours du torrent en amont et empêcher une érosion totale des dépôts dans l'abri.

Il s'agit d'un événement important qui a tronqué les niveaux archéologiques sur une hauteur indéterminée, au moins à l'emplacement du sondage 4. Dans le sondage 2, distant de 4 m, il n'existe aucune trace de ce passage d'eau, alors que les niveaux néolithiques en place sont à la même altitude que les dépôts alluviaux du sondage 4. Une explication possible est l'existence, entre les deux sondages, d'un dispositif qui a empêché les eaux de remonter au milieu de l'abri : peut-être s'agit-il de blocs effondrés qui ont fait barrage. De même, les niveaux néolithiques du sondage 1, mis en place antérieurement à cette troncature, n'ont pas été érodés, bien que situés 70 cm sous l'altitude maximale de la troncature présente dans le sondage 4. Un phénomène inconnu a donc permis la préservation de ces niveaux qui ont dû se retrouver sous l'eau. Notons néanmoins que la phase la plus récente du Néolithique final attestée dans le sondage 1 n'est pas préservée en place mais sous forme d'un niveau remanié contenant du mobilier actuel.

- 8 - En continuité avec cet épisode, les dépôts postérieurs reconnus dans le sondage 4 témoignent du passage répété des eaux, avec sédimentation contrastée et reprises fréquentes traduisant des variations dans la force du courant. L'ensemble évoque une berge avec accumulation progressive de sédiments contre la paroi et progradation vers le Sud-Est. Au Sud et en aval, dans les sondages 3 et 5, la présence de l'eau se traduit par des niveaux limono-sableux à charbons épars qui comblent puis recouvrent le chenal contre la paroi (sondage 5) et ennoient progressivement les blocs effondrés (sondage 3). L'ensemble des données démontre que l'Arc a connu des épisodes de débordement qui ont affecté le site entre la fin du Néolithique final et une époque historique indéterminée, qui ont conduit à éroder une partie du site.

L'existence de phases de torrentialité accrue durant l'Holocène a été reconnue par S. BALLANDRAS dans les Alpes du Nord (BALLANDRAS, 2002). Pour cet auteur, deux phases sont perceptibles, l'une entre 3500 avant J.-C. et environ 0, l'autre durant la période historique. Les données disponibles à Bessans / Le Château ne sont pas contradictoires avec les observations de cet auteur, mais elles ne permettent pas de préciser la datation des phénomènes.

- 9 - Une occupation liée à la métallurgie du fer est attestée dans l'abri (sondage 2) et au Nord du sondage 1. À partir de cette phase non datée, aucune activité alluviale n'est enregistrée sur le site. L'activité de la rivière se manifeste cependant par la formation d'une terrasse basse, qui témoigne d'un apport sédimentaire conséquent. Il pourrait s'agir d'un témoin du Petit Âge Glaciaire. Encore aujourd'hui, cette terrasse est inondée par les crues catastrophiques de l'Arc, la dernière en date étant celle de juin 1957, et par les débordements du torrent du Vallon lors de lâchers d'eau EDF.

Schématiquement, les installations néolithiques ont profité de ce qui était sans doute déjà une butte-témoin de la terrasse. L'abri avait déjà sa forme actuelle, avec un chaos de blocs formant limite vers l'extérieur (Est), mais le sol, plus bas d'un mètre quarante environ, était tapissé de blocs enchevêtrés. L'activité alluviale après le Néolithique final a entraîné l'érosion partielle du site et le dépôt de sédiments.

La série enregistrée sur le site archéologique témoigne de trois phases d'apport alluvial :

- au Tardiglaciaire/Holocène ancien, avec un remblaiement vigoureux ;
- durant le Vème millénaire avant J.-C., avec des inondations probablement périodiques ;
- la plus drastique, entre la fin du IIIème millénaire avant J.-C. et une période historique, avec des tronçonnements et des recouvrements importants, à l'altitude maximale de 1 751 m.

Le rôle du petit arc morainique identifié en aval immédiat du site est probablement important dans les remontées d'eau, mais il convient de se demander, au vu de ces résultats nouveaux, si l'effet de barrage local est seul en cause ou si nous sommes face à un phénomène de portée plus générale.

Nous soulignerons en outre l'hypothèse sismique pour expliquer l'effondrement du Rocher du Château : l'idée a été proposée pour certains sites néolithiques des Préalpes drômoises où des effondrements de blocs sont datés du Vème millénaire avant J.-C. calibré, peut-être au début du millénaire (BROCHIER *et al.*, 1995). Les datations sont compatibles, et il est possible que plusieurs secousses aient conduit à des effondrements et à des déplacements de blocs (pendant l'occupation VBQ, en particulier).

5 - INSERTION DANS L'ÉVOLUTION DE LA DYNAMIQUE SÉDIMENTAIRE DE LA PLAINE DE BESSANS

L'évolution sédimentaire de la plaine de Bessans est liée au lac fossile et aux dépôts qui en résultent (LETOURNEUR *et al.*, 1983). Celle-ci peut être résumée comme suit :

- dépôts péri-glaciaires sous le col de la Madeleine, puis nivellement par le glacier ; retrait glaciaire progressif, attribué au Dryas I et II, avec une moraine présente au droit du col de la Madeleine, et deux arcs frontaux conservés à la hauteur du Villaron ;
- au Tardiglaciaire, écroulement d'une partie de la Pointe des Pignes, formation d'un barrage rocheux au niveau du col de la Madeleine, à l'altitude de 1 752 à 1 762 m ;
- le lac créé en amont de l'écroulement est comblé par les deltas des torrents de l'Arc, de l'Avérole et du Ribon ; au centre de la cuvette, les dépôts sont fins ; la cote du lac est comprise entre 1 745 et 1 752 m ;
- la vidange du lac intervient moins d'un millénaire après sa formation, soit durant l'Holocène ancien ;
- l'incision des torrents conduit à déblayer partiellement les anciens dépôts et à modeler des terrasses au cours de l'Holocène.

Les données acquises devant le Rocher du Château apportent de nouvelles précisions que nous synthétisons en cinq points :

- il existe un arc morainique inédit à la hauteur du Rocher du Château, ce qui implique un stade supplémentaire dans le retrait glaciaire, plus récent que ceux déjà décrits, mais corrélé avec la déglaciation du Würm.

- L'existence d'une occupation humaine au Vème millénaire avant J.-C. sur les dépôts du delta de l'Arc, à la cote 1 749,5 m, implique que la vidange du lac soit antérieure. Le fait est conforme aux estimations précédentes sur la durée de vie du lac.

- La chronologie des effondrements de versants dans la plaine de Bessans est complexe. Si le décollement du Clot est antérieur aux dépôts lacustres, soit peu ou prou contemporain de l'effondrement de la Madeleine, il n'en est pas de même pour les effondrements du Rocher du Château. En effet, ces derniers sont postérieurs au delta de l'Arc et antérieurs aux occupations du Vème millénaire avant J.-C. De même, l'effondrement visible en rive droite de l'Arc au lieu-dit Au Château, à 500 m en aval du Rocher du Château, est posé sur une terrasse liée au lac fossile, ou plus récente.

- La torrentialité de l'Arc a fortement varié au cours du temps. Les épisodes ou phases d'inondation enregistrés sur le site néolithique indiquent des crues drastiques et la formation d'une berge en mouvement constant. De même, la terrasse basse visible au pied du Rocher du Château témoigne d'une reprise d'alluvionnement qui pourrait être corrélée avec le Petit Âge Glaciaire.

- La dynamique alluviale holocène dans la plaine de Bessans est certainement beaucoup plus complexe que ce que nous en percevons. La multiplicité des "terrasses" liées à l'incision des dépôts lacustres, ainsi que leur non-corrélation de proche en proche, a déjà été soulignée (LETOURNEUR *et al.*, 1983). De plus, il est possible que le petit arc morainique du Rocher du Château ait pu jouer le rôle d'un barrage, et autoriser ainsi une remontée locale du cours de l'Arc, peut-être même la formation d'un lac temporaire lors de hautes eaux. Si cette hypothèse est démontrée, c'est toute la perception paléoenvironnementale de ce fond de vallée qui devrait être changée.

Nous soulignerons ainsi, en guise d'ouverture, l'intérêt d'une recherche conjointe sur les modalités du peuplement holocène et sur les évolutions environnementales qui affectent la montagne depuis le retrait glaciaire.

Remerciements. Les fouilles à Bessans / Le Château ont été financées par des subventions accordées par le Conseil général de la Savoie et par la Sous-Direction de l'Archéologie du Ministère de la Culture. Les études post-fouilles sont rendues possibles par ces mêmes institutions ainsi que par le Parc national de la Vanoise. Nous tenons à remercier la municipalité de Bessans pour les autorisations et les facilités accordées à nos travaux de terrain, Jérémie Liagre qui a effectué la traduction du résumé en italien et Jacques Léopold Brochier qui a assuré une relecture critique.

Crédit iconographique. Les relevés de terrain ont été effectués par les auteurs, aidés par l'équipe de fouille. Les mises au net sont des auteurs.

BIBLIOGRAPHIE

- BAGOLINI (B.) ET PEDROTTI (A.), 1998. L'Italie septentrionale : vue générale. In : *Atlas du Néolithique européen. Vol. 2 : l'Europe occidentale* / sous la direction de Jean Guilaine. Liège : Université de Liège. (Études et recherches archéologiques de l'Université de Liège ; n° 46). p. 233-341 : 15 pl., 13 cartes.
- BALLANDRAS (S.), 2002. L'évolution des formes de relief et des formations torrentielles alpines depuis 4700 BP. In : Événements rapides, instabilités, changements culturels au Quaternaire. Actes du Colloque Q3 CNF INQUA-AFEQ [Association française pour l'étude du Quaternaire]. *Quaternaire*, vol. 13, n° 3-4 : 267-277, 8 fig.
- BAZZANELLA (M.), 1997. Les vases à ouverture carrée en Europe occidentale. In : *La Culture de Cerny : nouvelle économie, nouvelle société au Néolithique. Actes du Colloque International de Nemours, 9-11 mai 1994* / sous la direction de C. Constantin, D. Mordant et D. Simonin. Nemours : APRAIF [Association pour la promotion de la recherche archéologique en Ile-de-France]. p. 557-574, 8 fig. (Mémoires du Musée de Préhistoire d'Ile-de-France ; 6).
- BEECHING (A.), 1999. Les premières étapes de circulation et de peuplement dans les Alpes françaises au Néolithique. Apport de la céramique. In : *Circulations et identités culturelles alpines à la fin de la Préhistoire. Matériaux pour une étude (programme collectif CIRCALP 1997/1998)* / sous la direction de Alain Beeching. Valence : Centre d'archéologie préhistorique. p. 427-480, 21 fig. (Travaux du Centre d'Archéologie Préhistorique de Valence ; 2).
- BENAMOUR (P.), 1984. Sollières, la grotte des Balmes. In : *Dix ans d'archéologie en Savoie*. [Chambéry] : Association départementale pour la recherche archéologique en Savoie. p. 40-42, 7 photos.
- BENAMOUR (P.), 1988. Le Néolithique de la grotte des Balmes de Sollières-Sardières (Savoie). In : *ARENÈRA : Actes des 4èmes Rencontres néolithiques de Rhône-Alpes* ; Lyon, 5 déc. 1987. Lyon : Université Lumière [Lyon 2] ; Valence : Centre d'archéologie préhistorique de Valence. p. 10-13, 1 fig.
- BENAMOUR (P.), 1993. Depuis 3000 ans... Les Balmes à Sollières-Sardières : site d'altitude et passage obligé. In : *La Savoie avant l'histoire. Mémoires et Documents / Société savoisienne d'histoire et d'archéologie*, t. 95 : 37-46, 5 doc.
- BROCHIER (J.L.), BEECHING (A.), EVIN (J.) ET VALLADAS (H.), 1995. Espace et temps : recherche de repères chronologiques pour la Préhistoire récente rhodanienne. In : *Chronologies néolithiques : de 6000 à 2000 avant notre ère dans le Bassin rhodanien. Actes du colloque d'Ambérieu en Bugey, 19 et 20 septembre 1992* (XIème Rencontre sur le Néolithique de la Région Rhône-Alpes) / sous la dir. de J.-L. Voruz. Ambérieu-en-Bugey : Société Préhistorique Rhodanienne. p. 151-161 : 6 fig. (Documents du Département d'anthropologie et d'écologie de l'Université de Genève ; n° 20).

- FUDRAL (S.), DEVILLE (E.), NICOUDE (G.), POGNANTE (U.), GUILLOT (P.L.) ET JAILLARD (E.), 1994. *Carte géologique de la France à 1/50 000. Feuille 776, Lanslebourg-Mont-d'Ambin* / coordination des levés assurée par Serge Fudral. Orléans : BRGM. 1 carte : en coul. ; 76 x 95 cm, pliée 22 x 12 cm sous couv. plastique + 1 notice (94 p.-[1] dépl.-h.t. : ill. ; 22 cm) + 1 guide de lecture.
- LETOURNEUR (J.), MONTJUVENT (G.), GIRAUD (A.), 1983. Écroulement de la Madeleine et lac de Bessans. Contribution à l'histoire quaternaire récente de la Haute-Maurienne (Savoie). *Travaux scientifiques du Parc national de la Vanoise*, XIII : 31-54, 4 fig., 3 tabl.
- NEHL (G.), 1976. Les peintures rupestres de Bessans. *Bulletin du GERSAR*, 3 : 71-76, 6 fig.
- REY (P.-J.) ET THIRAULT (E.), 1999. Le peuplement des vallées alpines au Néolithique : les exemples de la Maurienne et de la Tarentaise (Savoie). In : *Circulations et identités culturelles alpines à la fin de la Préhistoire. Matériaux pour une étude (programme collectif CIRCALP 1997/1998)* / sous la direction de Alain Beeching. Valence : Centre d'archéologie préhistorique. p. 501-518, 3 fig. (Travaux du Centre d'Archéologie Préhistorique de Valence ; 2).
- THIRAULT (E.), 2001a. *Production, diffusion et usage des haches néolithiques dans les Alpes occidentales et le bassin du Rhône* / sous la direction d'O. Aurenche. 4 vol. (631 et 214 p., 44 cartes et 181 pl. hors texte). Thèse de doctorat : Préhistoire : Lyon 2 : Centre d'archéologie préhistorique (Valence) : 2001.
- THIRAULT (E.), 2001b. Production, diffusion et usage des haches néolithiques dans les Alpes occidentales et le bassin du Rhône. Résumé de thèse. *Bulletin de la Société préhistorique française*, t. 98/4 : 740-742.
- THIRAULT (E.), 2004. Le site néolithique de Bessans/Le Château (Savoie) et la question des armatures percantes en roches polies dans les Alpes occidentales. In : *Auvergne et midi : rencontres méridionales de préhistoire récente. Actualité de la recherche. Actes de la cinquième session (8-9 nov. 2002 ; Clermont-Ferrand)* / coord. H. Darteville. *Préhistoire du Sud-Ouest, Supplément n° 9* : 421-444, 17 fig.
- THIRAULT (E.), à paraître. Le site néolithique de Bessans / Le Château et ses peintures rupestres. In : *Ricerca paleontologica nelle Alpi occidentali, 2° Congresso Internazionale e 3° Incontro « Arte rupestre alpina »* (2003 ; Pinerolo).
- THIRAULT (E.), SANTALLIER (D.) et VERA (R.), 1999. Les matériaux lithiques polis du Néolithique rhône-alpin : de la caractérisation à l'interprétation archéologique. In : *Circulations et identités culturelles alpines à la fin de la Préhistoire. Matériaux pour une étude (programme collectif CIRCALP 1997/1998)* / sous la direction de Alain Beeching. Valence : Centre d'archéologie préhistorique. p. 259-296, 8 fig. (Travaux du Centre d'Archéologie Préhistorique de Valence ; 2).
- VENTURINO GAMBARI (M.), 1998. Il Neolitico e l'Eneolitico in Piemonte. In : *Atti della XXXII riunione scientifica : Preistoria e Protostoria del Piemonte, Alba, 29 sett.-1° ott. 1995*. Firenze : Istituto italiano di Preistoria e Protostoria. p. 33-64, 10 fig., 2 tabl.

DANOSOMA FASCIATA (L.) (COLEOPTERA, ELATERIDAE), ESPÈCE PATRIMONIALE ET EMBLÉMATIQUE : DISTRIBUTION ET HABITAT AUX ABORDS DU MASSIF DE LA VANOISE

par Benoit DODELIN¹ et Lucien LESEIGNEUR²

Résumé. Cet article présente la distribution actuellement connue de *Danosoma fasciata* (L.) (Col., Elateridae) dans les Alpes de Savoie et de Haute-Savoie. Le massif de la Vanoise regroupe les trois stations savoyardes qui sont présentées ici. Dans l'une d'elles, la pineraie à crochets de la Dent du Villard (Saint-Bon-en-Tarentaise), un inventaire des bois morts a permis de dégager des données chiffrées sur la quantité, la qualité et la distribution en forêt de l'habitat de cette espèce. Les pièces de pin à crochets de moins de 40 cm de diamètre et reposant au sol, les plus intéressantes pour *Danosoma fasciata*, se concentrent dans le haut de la pineraie. Cet habitat potentiel représente un volume de 14 m³/ha et près de 200 fragments/ha. La faiblesse du volume est contre-balançée par une continuité temporelle du bois mort et une alimentation importante et régulière en nouveaux fragments morts.

Abstract. This article presents the distribution currently known of *Danosoma fasciata* (L.) (Col., Elateridae) in the French Alps (Savoie and Haute-Savoie). The Vanoise area gathers the three stations of Savoy which are presented here. In one of them, the *Pinus uncinata* forest of the Dent du Villard (Saint-Bon-en-Tarentaise), an inventory of the dead wood made possible the release of data on the quantity, the quality, and the distribution in forest of the habitat of *Danosoma fasciata*. The dead wood of mountain pine, lying on the ground, and with a diameter of less than 40 cm, the most interesting for *Danosoma fasciata*, is concentrated in the top of the pine forest. This potential habitat represents a volume of 14 m³/ha and nearly 200 fragments/ha. The weakness of the volume is counterbalanced by a temporal continuity of dead wood and an important and regular supply of new dead fragments.

INTRODUCTION

Danosoma fasciata (Linnaeus, 1758) (= *Lacon fasciatus* (L.), *L. fasciatum* (L.), Auct.) est un grand coléoptère remarquable par sa pilosité jaune d'or disposée en fascies. Sa réputation de grande rareté et sa distribution boréo-alpine lui ont valu d'être retenue dans la liste des espèces déterminant la valeur patrimoniale des forêts françaises (BRUSTEL, 2002 ; BRUSTEL *et al.*, 2004).

La distribution générale de l'espèce couvre l'Europe centrale et boréale, les Carpates, la Sibérie et le Japon (BELTRAN, 2003 ; LESEIGNEUR, 1972). Elle est connue de Slovaquie (CUNEV, 1999) et de Tchéquie où elle est localisée et rare (LAIBNER, 2000). Plus près de la France, elle est présente en Suisse (LESEIGNEUR, 1972), dans les Alpes italiennes (PLATIA, 1994) et dans les Pyrénées espagnoles (BELTRAN, 2003 ; CODINA, 1932 ; SANCHEZ-RUIZ, 1996). La distribution française comprend de nombreuses stations dans les Pyrénées (BRUSTEL *et al.*, 2004 ; IABLOKOFF, 1949). Dans les Alpes, elle est connue des Alpes-Maritimes, des Alpes-de-Haute-Provence, des Hautes-Alpes, de la Drôme, de l'Isère et de la Haute-Savoie (LESEIGNEUR, 1972). La distribution savoyarde (Savoie et Haute-Savoie) sera détaillée plus loin. Nous ajoutons à cette distribution alpine une station, inédite, dans la forêt communale de Méolans-Revel (Alpes de Haute-Provence) à environ 1 550 m d'altitude où de nombreux *D. fasciata* ont été capturés par des pièges vitres à interception multidirectionnelle sans attractif (Dodelin et Micas leg. en juin et juillet 2004). L'espèce est également présente dans la Réserve naturelle des Hauts Plateaux du Vercors (Isère).

Selon PLATIA (1994) les adultes sont nocturnes et se rencontrent, de jour, sous les écorces des résineux morts, principalement de *Pinus uncinata* mais aussi d'autres abietinées (pins, mélèze, épicéa). Nos observations et celles de BELTRAN (2003) attestent la présence d'adultes actifs en pleine journée, volant ou marchant sur des bois morts ensoleillés. Les larves, prédatrices, se développent dans les résineux en décomposition gisant au sol. Ces troncs sont décrits comme bien exposés au soleil, secs en surface et sans écorce tandis que l'intérieur est une carie rouge humide (BELTRAN, 2003 ; BRUSTEL *et al.*, 2004 ; IABLOKOFF, 1949).

1 - 40, Avenue Jean Jaurès - 69007 LYON - benoit.dodelin@laposte.net

2 - Le chenonceaux, 10 rue des Aiguinards, F - 38240 MEYLAN - lucien.leseigneur@free.fr

Notre objectif ici est de préciser l'écologie et l'habitat de *Danosoma fasciata* par l'étude du bois mort dans l'une de ses stations. Nous ferons également le point sur la distribution de l'espèce aux alentours du Parc national de la Vanoise en présentant des stations inédites pour cet Elatéride.

MATÉRIELS ET MÉTHODES D'ÉTUDE

Site principal d'étude

La Dent du Villard culmine à 2 284 m et s'étend sur les communes de Bozel (versant nord), de Sain-Bon-en-Tarentaise (versant ouest) et du Planay (versant est). Le gypse qui la compose ne permet la croissance que d'une pineraie de pins à crochets comprenant quelques épicéas en bas des versants. Le versant ouest, plus sec, est couvert par la busserole (*Arctostaphylos uva-ursi*) tandis que la bruyère des neiges (*Erica herbacea*) forme des peuplements denses sur le versant nord, plus frais et plus humide. Les particularités écologiques, biologiques et forestières du site, la proximité de la station de ski de Courchevel 1650 et la prépondérance de la fonction de protection contre l'érosion de la pineraie très peu productive, ont conduit l'Office national des forêts, gestionnaire du site, à classer certains secteurs de la pineraie en Réserve biologique domaniale dirigée. Le premier plan de gestion couvre la période 1999-2014. Le site est également intégré au réseau Natura 2000.

L'étude globale de la pineraie à crochets a été l'occasion de réaliser des études entomologiques ainsi qu'une évaluation des bois morts : cet article est extrait de ces travaux (DODELIN, 2000 ; DODELIN, 2001 ; présente étude).

Altitude	T° moyenne annuelle	T° Juillet	Jours de gel	Jours de pluie	Jours de neige	Mois végétatifs
2100	+2,3°C	+11,4°C	205	52	82	5,1
1200	+7,2°C	+16,4°C	136	81	50	7,0

Tableau I. Conditions climatiques aux altitudes extrêmes de la Dent du Villard (données de Météo France extraites de LEBRETON *et al.*, 2000).

Inventaire des bois morts

L'inventaire des bois morts a été réalisé selon le protocole européen COST E4. Le maillage, d'un pas de 100 m, est orienté parallèlement à la ligne de plus grande pente sur les versants ouest et nord. 36 placettes, situées aux intersections du maillage, ont été inventoriées. Chacune est numérotée en son centre et matérialisée sur sa périphérie. Une placette est construite à partir d'un disque de 5 ares mesuré horizontalement puis projeté au sol en tenant compte de la déclivité. Au total, 180 ares ont été concernés par l'inventaire. Nous ne traiterons ici que du versant ouest de la Dent du Villard car le versant nord, humide et moins ensoleillé, ne correspond pas au mode de vie connu pour *Danosoma fasciata*. Cette restriction limite les résultats à 25 placettes soit 125 ares. Les paramètres mesurés sont regroupés dans le tableau suivant.

Les calculs de volume sont effectués selon les considérations suivantes : les souches sont assimilées à des cylindres droits, les fragments au sol à des troncs de cônes et le calcul du volume des arbres debout utilise un coefficient de forme (*f*). La valeur de *f* correspond à la moyenne de 8 mesures sur des arbres morts debout. Dans notre cas *f* = 0,30 pour le pin à crochet et 0,57 pour l'épicéa.

L'objectif étant ici de retranscrire la quantité d'habitat disponible pour *D. fasciata* ainsi que la dynamique de cet habitat, la présentation des résultats, d'abord générale, sera ensuite centrée sur les bois morts favorables à cette espèce c'est-à-dire les troncs au sol de pin à crochets ayant perdu tout ou partie de leur écorce (classes de décomposition 2 à 4).

Surface	Type	Origine	Décomposition
Maillage : 100 m	Debout : D > 7,5 cm à 1,3m H > 1,3 m	Debout : Cassé / Entier	1 : mort récente (aiguilles présentes + écorce adhérente)
Placette : circulaire de 0,05 ha (horizontale)	Au sol : Dmax > 10 cm et L > 10 cm	Au sol : Cassé / Déraciné / Reste d'exploitation	2 : Pourriture < 1/3 D 3 : Pourriture < 2/3 D
	Souche : > 7,5 cm et 10 < H < 1,3 m	Souche : En place / Déraciné	4 : Pourriture > 2/3 D à généralisée

Tableau II. Détail des paramètres mesurés sur les bois morts dans la pineraie à crochets de la Dent du Villard selon le protocole COST E4.

Recherche de *Danosoma fasciata*

Sur le versant ouest de la Dent du Villard, 4 pièges à bière installés sur des troncs d'arbres à 2 m de hauteur (année 2001) et 3 pièges vitre à interception multidirectionnelle sans attractifs, placés dans une ancienne trouée de chablis (année 2004), ont été insuffisants pour découvrir *Danosoma fasciata*. Les recherches à vue sur les troncs secs sont restées infructueuses en 2000 et 2001. C'est en 2004 que l'espèce a été observée pour la première fois dans la Forêt domaniale.

La distribution locale de *Danosoma fasciata* est issue d'observations nouvelles et de la synthèse de la bibliographie entomologique disponible.

RÉSULTATS DE L'INVENTAIRE DU BOIS MORT

Caractères généraux du stock de bois mort

Le volume total de bois mort sur le versant ouest de la Dent du Villard est d'environ 35,5 m³/ha (tableau III). Ce chiffre est assez réduit compte tenu de notre méthode d'étude mais il est tout à fait en accord avec la faible productivité d'une pineraie à crochet sur gypse, de l'ordre de 0,75 m³/ha/an (Cahiers d'habitats / NATURA 2000, 1999).

Décomposition	1 : récent	2 : début	3 : avancé	4 : forte	Total
Volume de bois mort (m ³ /ha)	5,64 ± 1,25	8,63 ± 1,85	8,15 ± 2,01	13,07 ± 2,94	35,49 ± 8,05

Tableau III. Volumes de bois mort sur le versant ouest de la Dent du Villard. Les types de décompositions sont présentés dans le tableau II

Répartition spatiale du bois mort

Sur le versant ouest, à mesure que l'altitude s'élève, les bois morts au sol et debout deviennent plus nombreux tandis que les souches se raréfient (figure 1). L'épicéa (vivant et mort), présent seulement dans le bas de la forêt, est remplacé en altitude par le pin à crochets. L'importance, en volume, des souches dans le bas de la forêt est à relier avec une coupe sylvicole effectuée peu avant notre inventaire.

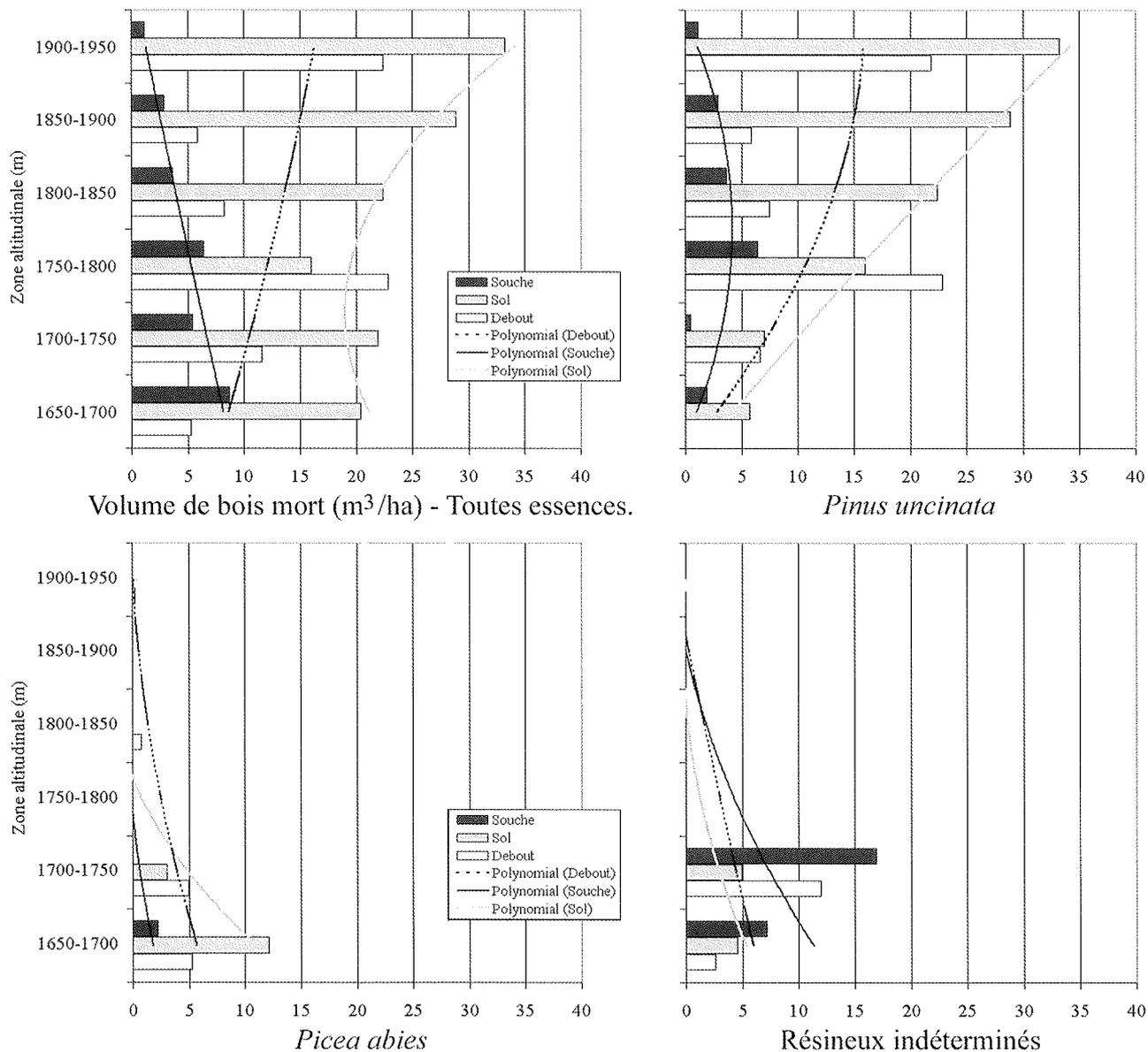


Figure 1. Répartition des volumes de bois mort sur le versant ouest de la Dent du Villard

Dynamique de la décomposition et continuité temporelle du bois mort

La continuité temporelle du bois mort peut s'apprécier à l'aide d'un *profil de bois mort* (STOKLAND, 2001). Ce tableau croise les quatre classes de décomposition avec deux catégories de diamètres (supérieur ou inférieur à 40 cm). Ainsi, les bois morts sont répartis entre gros et petits arbres mais aussi entre bois mort frais et ancien. Le bois se dégradant de plus en plus lentement à mesure que s'éloigne la date de sa mort, il se produit une accumulation de matière dans les classes de décomposition 3 et surtout 4 (définies par notre protocole) (KRANKINA *et al.*, 2001). Il faut s'attendre, dans une situation idéale, à un profil de bois mort de type pyramidal : peu de bois mort frais contre des volumes de plus en plus importants dans les classes de décomposition avancées. Les écarts à cette situation idéale correspondent à des lacunes dans le profil de bois mort.

La forêt de Saint-Bon-en-Tarentaise présente des lacunes de bois mort au niveau des bois de grands diamètres (tableau IV). Dans cette station très pauvre, peu d'arbres atteignent naturellement 40 cm de diamètre à 1,3 m de hauteur. Il s'agit, de plus, d'une ancienne forêt de Restauration des terrains de montagne non boisée dans la partie basse du versant voici environ un siècle. En revanche, le recrutement de nouvelles pièces de bois mort « frais » (*le recrutement* correspond à la *classe 1*) fut important peu de temps avant l'inventaire.

Les volumes de bois mort constitués par les petits diamètres augmentent depuis la classe de décomposition 1 jusqu'à la classe 4, rappelant en cela le profil de bois mort idéal décrit plus haut. Ceci est typique d'une bonne continuité temporelle des petits bois mort sur le site.

Classes de décomposition	Volume (m ³ /ha)	
	Diamètres inférieurs à 40 cm	Diamètres supérieurs à 40 cm
1	5,0	0,2
2	6,6	1,3
3	7,0	0,8
4	11,2	1,8

Tableau IV. Profil de bois mort de la pineraie à crochets de Saint-Bon-en-Tarentaise
La persistance temporelle des bois morts est nette pour les diamètres < à 40 cm (voir le texte pour les détails).

Caractéristiques du stock de bois mort

Les pièces de bois mort (tous types confondus : souches, debout et au sol) ont une abondance maximale dans la classe de diamètre 10-19 cm (61 %). Ceci est directement lié à la structure de la forêt vivante dans laquelle les troncs de cette classe sont très nombreux. Pourtant, la classe 10-19 cm correspond à moins du tiers du volume de bois mort de la pineraie. En considérant les classes allant de 10 à 39 cm, le volume atteint 83 % du total pour 94 % des fragments (tableau V).

Le type de bois mort majoritaire est le fragment de pin à crochets gisant au sol (en contact avec le sol ou surélevé par des branches ou d'autres troncs). Ce type représente 26 % des fragments pour 45 % du volume soit 16 m³/ha (tableau VI). Les troncs sans écorces ou partiellement écorcés, attractifs pour *Danosoma fasciata*, n'existent, selon les définitions de notre protocole, que dans les classes 2 à 4 incluses soit, pour le pin à crochets seul, 14 m³/ha pour 187 pièces par hectare (tableau VII).

Classes de diamètres	Volume	Volume (%)	Nombre de pièces	Nombre de pièces/ha	Nombre de pièces/ha (%)
7,5-9,5	1,8 ± 0,25	5,05%	21	16,8	2,0%
10-19	11,0 ± 3,4	31,0%	637	509,6	61,35%
20-29	10,1 ± 2,3	28,5%	230	184,0	22,15%
30-39	8,4 ± 1,5	23,65%	104	83,2	10,0%
>40	4,2 ± 0,6	11,8%	47	37,6	4,5%
Total :	35,5 ± 8,05	100,0 %	1039	831,2	100,0 %

Tableau V. Volume et dénombrement des pièces de bois mort selon les classes de diamètres.

Essence	Type	Volume (m ³ /ha)	Volume (%)	Nombre de pièces	Nombre de pièces/ha	Nombre de pièces/ha (%)
<i>Picea abies</i>	Debout	2,9 ± 0,6	8,1 %	31	24,8	3,0 %
	Sol	3,5 ± 1,0	9,9 %	146	116,8	14,0 %
	Souche	0,5 ± 0,1	1,5 %	49	39,2	4,7 %
<i>Pinus uncinata</i>	Debout	4,7 ± 1,1	13,1 %	80	64,0	7,7 %
	Sol	15,9 ± 3,5	44,9 %	268	214,4	25,8 %
	Souche	2,7 ± 0,6	7,7 %	196	156,8	18,9 %
Résineux indéterminés	Debout	0 ± 0	0	0	0	0 %
	Sol	3,2 ± 0,7	8,9 %	79	63,2	7,6 %
	Souche	2,1 ± 0,5	5,9 %	190	152,0	18,3 %
Total :		35,5 ± 8,1	100,0 %	1039	831,2	100 %

Tableau VI. Types et essences représentées dans le stock de bois mort

Décomposition	Nombre de pièces	Nombre de pièces/ha	Volume (m ³ /ha)	Volume (%)
1 : récent	34	27,2	1,3	8,3%
2 : début	45	36,0	2,6	16,1%
3 : avancé	63	50,4	3,8	24,0%
4 : forte	126	100,8	8,2	51,6%
Total :	268	214,4	15,9	100%

 Tableau VII. Fragments de bois mort au sol de pin à crochets
Danosoma fasciata utilise les classes 2 à 4.

RÉSULTATS CONCERNANT *DANOSOMA FASCIATA*

Distribution de *Danosoma fasciata* aux alentours du Parc national de la Vanoise

La découverte de *Danosoma fasciata* sur le versant ouest de la Dent du Villard est récente : 1 adulte le 3.IX.2004, vers 1 700 m d'altitude, sur un tronc de *Pinus uncinata* sec extérieurement, sans écorce et très bien exposé au soleil. Ce tronc présentait une carie rouge pour une classe de décomposition 3, [Dodelin leg. (figure 2)].

Plus largement, aux abords de la Vanoise, l'espèce a été observée sur le versant sud de la cembraie de l'Orgère : 1 nymphe, le 6.VIII.1997, sous une écorce déhiscente (Leseigneur leg.). Elle est enfin présente dans une pineraie de pins sylvestres du vallon de Valfréjus, sur la commune de Modane : 2 adultes le 16.VI.2004, à 1 790 m d'altitude, sur des troncs extérieurement secs de *Pinus* sp., l'intérieur étant carié rouge pour une classe de décomposition 4, (Dodelin leg.).

La bibliographie consultée n'a permis d'obtenir que de maigres renseignements sur la présence de l'espèce dans les Alpes du nord françaises (Savoie et Haute-Savoie). Une citation antérieure à 1893 concerne « Saint-Gervais » en « Savoie » (DU BUYSSON, 1893-1906) mais il pourrait s'agir des environs de Saint-Gervais-Bains, situé en Haute-Savoie depuis le rattachement du Royaume Sarde (ancienne Savoie) à la France en 1860. Deux autres citations attestent de la découverte de l'espèce au bord de l'Arve, entre Les Houches et Chamonix, en 1851 (GACOGNE, 1852) et à Chamonix : 1 ex. *in coll.* GUEDEL (1850-1938), Mus. Hist. nat. Grenoble (LESEIGNEUR, 1972).

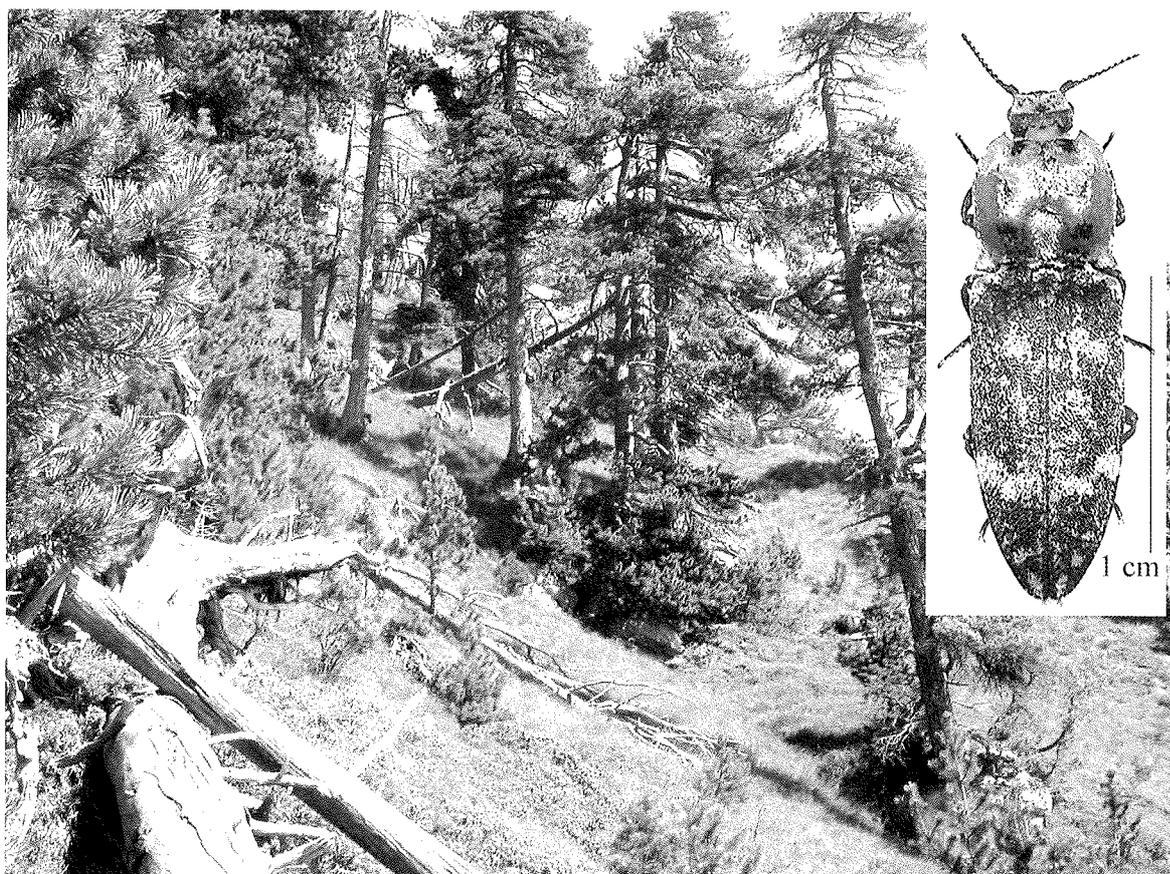


Figure 2. Habitat de *Danosoma fasciata* (L.) dans la pineraie de la Dent du Villard vers 1 700 m d'altitude sur le versant ouest (commune de Saint-Bon-en-Tarentaise).

Un individu a été récolté le 3.IX.2004 sur le tronc visible au premier plan vers 15 h.

Encart : *Habitus* de *Danosoma fasciata* (L.)

Observations sur l'écologie de *Danosoma fasciata*

Dans les pineraies de Saint-Bon-en-Tarentaise et de Valfréjus, les fragments de bois mort reposant au sol, ensoleillés, écorcés et en classes de décomposition 2 à 4, troncs les plus favorables pour *Danosoma fasciata*, présentent très souvent des traces de larves de Cerambycidae. IABLOKOFF (1949) relate une prédation des larves de ces insectes par *Danosoma fasciata*. La présence du très rare *Tragosoma depsarium* (Linnaeus, 1767) (Cerambycidae) sur la Dent du Villard ne fait aucun doute (*cf.* note en fin d'article). Elle n'a en revanche pas été décelée à Valfréjus. De cette espèce discrète aux mœurs nocturnes, nous n'avons vu ni adultes ni larves après d'importantes prospections spécifiques. Dès lors, comment pourrait se maintenir un prédateur dont les proies seraient plus rares que lui ou même absentes ? Notons également la possible incompatibilité entre les milieux occupés par les deux espèces, *D. fasciata* se trouvant souvent dans les caries rouges tandis que le Tragosome recherche des caries roses (*cf.* note en fin d'article).

En revanche, dans les troncs inspectés, nous avons noté un nombre très important de fourmis reines du genre *Camponotus*. Ce genre vit dans le bois et colonise, au printemps, les espaces et fissures des troncs décomposés. Il est ainsi fréquent de découvrir ces animaux dans leurs logettes, vivants ou à l'état de débris. Ajoutons que la proximité entre des fourmis et *Danosoma fasciata* a déjà été signalée et que des espèces proches comme *Lacon punctatus* (HERBST, 1779) sont prédateurs de fourmis (LECLERC et SIMON, 1951 ; LESEIGNEUR, 1972). Nous proposons en conséquence que les reines de *Camponotus* constituent la ressource habituelle, car sans cesse renouvelée et abondante, pour les larves de *Danosoma fasciata*. Les autres larves de gros coléoptères présentes dans les vieux bois de pins, comme celles de *Tragosoma depsarium*, *Buprestis rustica* Linnaeus, 1758 (Buprestidae) ou de *Calopus serraticornis* (Linnaeus, 1758) (Edemeridae) seraient, selon notre interprétation, des ressources plus occasionnelles.

CONCLUSION

Danosoma fasciata est une relique boréo-alpine rare dont une dizaine de stations seulement sont connues des Alpes françaises. En Savoie, cet élatéride n'est signalé que dans les trois pineraies présentées dans ce travail, situées aux alentours de la zone centrale du Parc national de la Vanoise. Sa discrétion et la sortie souvent précoce des adultes laissent à penser que l'espèce est sous-échantillonnée.

Dans la pineraie de Saint-Bon-en-Tarentaise, l'étude détaillée des bois morts, au cours de l'année 2000, a permis de mettre en évidence une quantité plutôt modeste de cet habitat en forêt. L'essentiel du volume est formé par des fragments de pin à crochets de moins de 40 cm de diamètre et reposant au sol. Ce type de bois mort, que nous estimons être le plus intéressant pour *Danosoma fasciata*, se concentre dans la partie la plus haute de la pineraie. Ainsi, l'habitat potentiel pour cette espèce représente un petit volume de 14 m³/ha formé par de nombreux fragments (près de 200 pièces/ha). L'étude de la dynamique du bois mort indique que cet habitat possède une bonne continuité temporelle. Le recrutement de nouveaux fragments morts est régulier. Aussi pensons-nous que, malgré une quantité d'habitats apparemment réduite, *Danosoma fasciata* n'est pas menacé dans la pineraie de Saint-Bon-en-Tarentaise d'autant que le site est protégé en réserve biologique domaniale dirigée.

Danosoma fasciata et *Tragosoma depsarium*, présents conjointement sur la Dent du Villard, font de cette forêt un site très intéressant pour la conservation de la biodiversité des pineraies boréales.

Nous terminerons cet article en lançant un appel en faveur de la mise en place d'études visant à mieux connaître la répartition et l'écologie des espèces liées aux pineraies d'altitude, notamment dans la vallée de la Maurienne où existent de grandes surfaces de pins et où la faune des insectes saproxyliques reste méconnue.

Addenda

Alors que cet article partait pour impression, nous avons eu connaissance des localités inédites suivantes, qu'il nous semble important de faire figurer dans notre synthèse.

- Guillestre (05), 1991, en compagnie d'*Ergates faber* et d'une colonie de fourmis dans un vieux tronc de pin, C. Da Siva leg.
- Arvieux (05), 1999, route du col de Furfande, en fauchant dans un pré, C. Da Silva leg.
- Mensac, près Glandage (26), 21.V. 1981, Ph. Cauchepin leg.
- Draix (04), La Rouine 1 150 m, 01.VI.1974, L. Reynier leg.

NOTE SUR *TRAGOSOMA DEPSARIUM*

La présence de *Tragosoma depsarium* est confirmée sur la Dent du Villard par la découverte en septembre 2004 de nombreux trous de sortie d'adultes dans les vieux bois de pin à crochets. Les trous de sortie de cette espèce sont typiques et, en France, ne peuvent être confondus avec aucune autre espèce. Ils sont de section ronde à l'extérieur du tronc et ovale quelques centimètres sous la surface (EHNSTRÖM et AXELSSON, 2002). Nous remercions L.-O. WIKARS, spécialiste suédois du Tragosome d'avoir bien voulu confirmer nos observations.

En revanche aucun individu n'a pu être découvert, même mort. Les techniques efficaces de capture sont la recherche de nuit à la lampe de poche et le piégeage par lampe UV (BRUSTEL *et al.*, 2001). Elles sont malheureusement difficiles à mettre en œuvre dans la forêt de la Dent du Villard.

Le Tragosome recherche les troncs de pin à crochets (et plus largement des pins de montagne et de l'épicéa) morts et ensoleillés (IABLOKOFF, 1949). Il marque une forte préférence pour le bois mort frais et s'installe dans les trouées récentes, qu'il s'agisse de chablis dans notre cas ou de coupes à blanc en Suède (WIKARS, 2002 et 2004). Les larves sont xylophages et semblent associées à des pourritures roses attribuées aux Stereaceae (Wikars, 2004). Les autres pourritures (rouges ou blanches) leur sont fatales. Les caries rouges sont moins fréquentes dans les troncs exposés au soleil, ce qui viendrait expliquer, en partie, les préférences du Tragosome pour les bois ensoleillés.

Les informations géographiques dont nous disposons pour l'espèce en France font état des Pyrénées françaises (et espagnoles) (BRUSTEL *et al.*, 2001 ; MURRIA, 1994) et des Alpes. En Suisse, signalons une seule observation récente (postérieure à 1990) et 10 observations antérieures à 1990 ! (<http://lepus.unine.ch/carto/> consulté en janvier 2005). En Italie il n'existe que quelques citations anciennes (1866, 1887 et 1956) dans le Piémont (Grand-Saint-Bernard) et le Trentin Haut-Adige (SAMA, 1988). Dans les Alpes du nord françaises nous ne disposons que d'une seule station : celle de Chamonix où 3 captures (anciennes) semblent avoir eut lieu, en août dans les « bois des montagnes » (BONNAMOUR, 1927-1934 ; PERRIER et DE MANUEL, 1855 ; VILLIERS, 1978). Le Tragosome n'est pas cité de Haute-Savoie (SUDRE *et al.*, 1999) mais ces auteurs signalent que le pin à crochets, bien que rare à l'échelle des Alpes, est assez répandu au dessus de 1 500 m. On pourra objecter les tailles réduites des pineraies de montagne dans les Préalpes, surfaces peu favorables à la survie du Tragosome. Dans la partie sud des Alpes, l'espèce est citée d'Embrun et de Saint-Martin-de-Vésubie (SAINTE-CLAIRE DEVILLE, 1935-1938).

Notre opinion est qu'il s'agit là d'une espèce très discrète qui est inféodée à des pineraies d'altitude dont les surfaces sont très réduites à l'échelle des Alpes. Elle pourrait néanmoins former localement d'importantes populations comme sur la Dent du Villard où les trous de sortie d'adultes sont nombreux. Cette population se localiserait dans la partie la plus haute de la forêt, là où les quantités de bois morts sont les plus importantes et où les arbres morts frais apparaissent plus fréquemment.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BELTRAN (F.M.), 2003. Nuevo registro de *Danosoma fasciatum* (Linnaeus, 1758) para Españā (Coleoptera, Elateridae). *Bol. S E A*, 33, p. 277.
- BONNAMOUR (S.), 1927-1934. Faune des Coléoptères de la région lyonnaise, famille des longicornes. *Ann. Soc. linn. Lyon*, 1927, 73 : 114-121 ; 1928, 74 : 127-131 ; 1929, 75 : 87-93 ; 1930, 76 : 119-132 ; 1933, 77 : 30-45 et 1934, 78 : 105-116.
- BRUSTEL (H.), 2002. *Coléoptères saproxyliques et valeur biologique des forêts françaises : perspectives pour la conservation du patrimoine naturel*. Thèse doctorat : Sciences agronomiques : Institut national polytechnique (Toulouse). 327 p.
- BRUSTEL (H.), FREEMAN (J.C.), VALLADARES (L.) ET VAN MEER (C.), 2001. Données originales sur quelques Cerambycidae des Pyrénées et régions voisines (Coleoptera). *Bulletin de la Société linnéenne de Bordeaux*, 29 : 11-20.
- BRUSTEL (H.), VALLADARES (L.) ET VAN MEER (C.), 2004. Contribution à la connaissance de Coléoptères saproxyliques remarquables des Pyrénées et des régions voisines. *Bulletin de la Société entomologique de France*, 109 : 413-424.
- Cahiers d'habitats. Tome 1. *Habitats forestiers*. 9430 : Forêts montagnardes et subalpines à *Pinus uncinata*. PAL. CLASS.: 42.4215 et 42.4211. Natura 2000, 1999. 33 p. Extrait du : Manuel d'interprétation des habitats de l'Union européenne (version EUR 15-1999).
- CODINA (A.) 1932. *Adelocera fasciata* L. (Col. Elateridae), nova per a la fauna ibèrica. *Butlletí de la Institució Catalana d'Historia natural*, : 23-24.
- CUNEV (J.), 1999. [The beetles (Coleoptera) of Horná Orava (Nord Slovakia)] (en slovaque avec résumé en anglais). *Acta rerum naturalium Musei nationalis Slovaci Bratislava*, 65 : 53-94.

- DODELIN (B.), 2000. *Inventaire des bois morts de la Réserve Biologique Domaniale de la Dent du Villard*. Chambéry : Office national des forêts. 55 p. (rapport d'étude non publié).
- DODELIN (B.), 2001. *Réserve Biologique Domaniale de la Dent du Villard. Inventaire des coléoptères des bois morts*. Chambéry : Office national des forêts. 20 p. (rapport d'étude non publié).
- DU BUYSSON (H.), 1893-1906. Faune Gallo-Rhénane, Coléoptères, tome cinquième (Elateridae). *Revue d'Entomologie*, 190 : 1-494.
- EHNSTRÖM (B.) ET AXELSSON (R.), 2002. [Insect traces in bark and wood] (en suédois avec résumé en anglais). Uppsala : ArtDatabanken, SLU. 512 p.
- GACOGNE (A.), 1852. Excursion entomologique dans les Alpes des environs du Mont-Blanc. *Ann. Soc. linn. Lyon* : 217-252.
- IABLOKOFF (A.K.), 1949. Sur l'éthologie de quelques reliques de la glaciation Würmienne faisant partie des faunes entomologiques boréo-alpines des Hautes-Pyrénées. *Bull. Soc. hist. nat. Toulouse*, 84 : 81-94.
- KRANKINA (O.N.), TREYFELD (R.F.), HARMON (M.E.), SPYCHER (G.) ET POVAROV (E.D.), 2001. Coarse woody debris in the forests of the St. Petersburg region, Russia. *Ecological bulletins*, 49 : 93-104.
- LAIBNER (S.), 2000. *Elateridae of the Czech and Slovak republics*. Zlin : Kabourek. 292 p.
- LEBRETON (P.), LEBRUN (P.), MARTINOT (J.-P.), MIQUET (A.) ET TOURNIER (H.), 2000. Approche écologique de l'avifaune de Vanoise. *Trav. sci. Parc natl. Vanoise*, 21 : 1-304.
- LECLERC (J.) ET SIMON (A.), 1951. Captures de Coléoptères dans le Haut-Queyras (Juillet-août 1950). *L'Entomologiste*, 7, p. 86.
- LESEIGNEUR (L.), 1972. *Coléoptères Elateridae de la faune de France continentale et de Corse*. Lyon : Société linnéenne. 382 p. Supplément du : Bulletin mensuel de la société linnéenne de Lyon, février 1972, n°41.
- MURRIA (F.), 1994. Los mas raros de nuestra fauna. 3. *Tragosoma depsarium* (Linneo, 1767). *Bol. S E A*, 7, p. 20.
- PERRIER (R.) ET DE MANUEL (A.), 1855. Observations sur quelques Coléoptères de la Savoie. *Extrait des Annales de la Société d'histoire naturelle de Savoie* : 1-31.
- PLATIA (G.), 1994. *Coleoptera Elateridae*. Bologna : Calderini. 429 p. (Fauna d'Italia ; 33).
- SAINTE-CLAIRE DEVILLE (J.), 1935-1938 - Catalogue raisonné des Coléoptères de France. *L'Abeille (journal d'entomologie)* : 1-467.
- SAMA (G.), 1988. *Coleoptera Cerambycidae. Catalogo topografico e sinonimico*. Bologna : Calderini. 216 p. (Fauna d'Italia ; 26).
- SANCHEZ-RUIZ (A.), 1996. *Catálogo bibliográfico de las especies de la familia Elateridae (Coleoptera) de la Península Ibérica e Islas Baleares*. Madrid : Museo nacional de ciencias naturales. 265 p. (Documentos Fauna Ibérica ; 2).
- STOKLAND (J.N.), 2001. The coarse woody debris profile: an archive of recent forest history and an important biodiversity indicator. *Ecological bulletins*, 49 : 71-83.
- SUDRE (J.), FOUCCART (A.) ET COQUEMPOT (C.), 1999. Catalogue commenté et étude bibliographique des Coléoptères Cerambycidae du département de l'Hérault. *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, 68 : 133-192.
- VILLIERS (A.), 1978. – *Faune des Coléoptères de France.1, Cerambycidae*. Paris : Lechevalier. 611 p.
- WIKARS (L.-O.), 2002. [*Tragosoma depsarium* (Coleoptera: Cerambycidae) is temporarily favoured by clear-cuts but depends on old-growth forest] (en suédois avec résumé en anglais). *Entomologisk Tidskrift*, 123 : 153-165.
- WIKARS (L.-O.), 2004. Habitat requirements of the pine wood-living beetle *Tragosoma depsarium* (Coleoptera: Cerambycidae) at log, stand, and landscape scale. *Ecological bulletins*, 51 : 287-294.

STATUT DES POPULATIONS DE BOUQUETINS DES ALPES DANS LE PARC NATIONAL DE LA VANOISE APRES 40 ANS DE PROTECTION

par Irène GIRARD¹

Sommaire

1. Méthodologie
2. Résultats concernant les paramètres démographiques
3. Occupation de l'espace
4. Discussion et conclusions

Résumé. Le suivi exercé par les agents de terrain sur les populations de bouquetins des Alpes du Parc national de la Vanoise (observations visuelles d'animaux marqués et recensements globaux) permet de dresser un bilan de l'évolution démographique et spatiale de ces populations après 40 ans de protection. D'un point de vue démographique, le taux intrinsèque d'accroissement annuel s'avère modéré (1,06), mais de grandes différences existent entre populations (1,02 [population ancienne] à 1,24 [population en voie de colonisation]). La sex-ratio montre, pour 2005, une valeur légèrement déséquilibrée en faveur des mâles (0,91), avec, également, des différences entre populations. La comparaison, entre les populations, des paramètres démographiques évalués à partir du suivi d'individus marqués (succès d'élevage des jeunes, âge de primiparité, taux de survie des adultes) indique l'existence de mécanismes de régulation naturelle (diminution du taux de recrutement et augmentation du temps de renouvellement des générations dans les populations les plus anciennes). Du point de vue spatial, la répartition des individus est encore hétérogène, de larges zones étant très peu fréquentées par les animaux. La surface occupée globalement par les bouquetins, entre 1991 et 2005, augmente linéairement avec les effectifs, mais des différences apparaissent selon les populations (relation exponentielle pour les populations en voie de colonisation). Cette synthèse souligne l'importance d'effectuer un suivi associant plusieurs types de protocoles, dans le but d'acquérir des données fiables et suffisamment complètes pour permettre de statuer sur le fonctionnement des populations.

Mots-clés : Bouquetin des Alpes, *Capra ibex ibex*, recensements, dynamique de populations, reproduction, survie, espace

Abstract. The rangers monitoring of Alpine ibex populations in the Vanoise National Park (visual observations of marked animals and total censuses) makes it possible to draw up an assessment of the demographic evolution and space use trends of these populations after 40 years of protection. From a demographic point of view, the intrinsic rate of annual increase proves to be moderate (1.06), but there are great differences between populations (1.02 [old population] to 1.24 [colonizing population]). For 2005, the sex-ratio shows a value that is slightly unbalanced in favour of males (0.91), with, also, differences between populations. The comparison between populations of the demographic parameters evaluated from observations of marked individuals (breeding success, age of primiparity, rate of adult survival) indicates the existence of natural regulation mechanisms (i.e. reduction in the rate of recruitment and increase in the turnover time of the generations in the oldest populations). Spatially, individuals distribution is still heterogeneous, broad zones being very slightly attended by the animals. The overall surface occupied by ibexes, between 1991 and 2005, linearly increased with numbers, but differences appeared according to populations (exponential trend for the colonizing populations). This synthesis stresses the importance to carry out a monitoring associating several types of protocols, with the aim of gathering enough reliable and complete data to make it possible to rule on populations dynamics and space use.

1 - Parc national de la Vanoise - B.P. 705 - F - 73007 Chambéry cedex.

INTRODUCTION

La sauvegarde et la restauration du bouquetin des Alpes en France sont intimement liées à l'histoire du Parc national de la Vanoise. Ainsi, la création de cet espace protégé, en 1963, était en grande partie motivée par la protection du bouquetin (MAUZ, 2003). Le massif de la Vanoise et celui, contigu côté italien, du Grand-Paradis (Réserve Royale de Chasse en 1856, puis Parc national en 1922) constituent le seul berceau naturel de l'espèce (STÜWE, 1987). L'accès au statut d'espèce protégée (arrêté ministériel du 17 avril 1981) ainsi que de multiples opérations de réintroduction auxquelles le Parc national de la Vanoise a fortement contribué, ont permis au bouquetin des Alpes de retrouver sa place dans une partie des territoires qui lui sont favorables, après sa quasi-extirpation des Alpes au cours du XIX^{ème} siècle. Les données acquises en Vanoise grâce au suivi à long terme exercé par les agents de terrain permettent de dresser un bilan de l'évolution de ses populations après 40 ans de protection, tant au niveau démographique que spatial. Le présent bilan fait suite à la synthèse effectuée en 1994 par DARINOT et MARTINOT ainsi qu'aux études menées lors du programme national de recherche sur le bouquetin des Alpes entre 1986 et 1989 (GAUTHIER *et al.*, 1991).

La façon dont une espèce animale interagit avec son milieu transparaît au travers de sa démographie (vitesse et amplitude des variations d'effectifs au cours du temps) et de son mode d'utilisation de l'espace (répartition géographique des individus en fonction des saisons). Ces variables résultent de l'action combinée de facteurs intrinsèques, correspondant aux aptitudes biologiques de l'espèce (paramètres de reproduction et de survie spécifiques aux différentes classes de sexe et d'âge), et de facteurs extrinsèques (structure de l'habitat, disponibilité des ressources nutritives, fluctuations climatiques, compétition interspécifique, pression de prédation, maladies, activités anthropiques) susceptibles de réduire la disponibilité de l'habitat et d'affecter les paramètres démographiques (EBERHADT, 1985). La dynamique des populations traduit la combinaison de ces différents paramètres, et caractérise le mode de fonctionnement du système espèce-milieu, en fonction de leurs interactions réciproques (CROOK *et al.*, 1976).

Le recensement des effectifs de bouquetins a constitué, jusqu'à ces dernières années, le moyen privilégié pour apprécier la tendance évolutive, la structure de sexe et d'âge ainsi que certains paramètres démographiques (en particulier taux de reproduction) des populations (*cf.* définition ci-après), et pour en évaluer la répartition spatiale. Ces différents éléments ont apporté, pour le bouquetin des Alpes, une meilleure compréhension de l'évolution démographique et spatiale des individus en milieu naturel et en l'absence d'intervention humaine, hormis les captures à des fins de réintroduction. Ils ont également été utilisés pour comparer les caractéristiques des différentes populations présentes au sein du Parc national de la Vanoise (ancienne, en voie de colonisation ou réintroduite) et en faire ressortir les spécificités démographiques (GIRARD, 2000). Cette connaissance est particulièrement importante pour le Parc national de la Vanoise, qui représente le berceau des populations françaises de bouquetins des Alpes, et pour lequel la demande d'informations de la part des populations locales ainsi que du grand public est très importante. Toutefois, la lourdeur de ces opérations, très exigeantes en personnel professionnel, et l'incertitude dans l'estimation des effectifs inhérentes aux méthodes de dénombrement exhaustif (sous-estimation de 10 à 20 % selon les secteurs : FAURE et GAUTHIER, 1988) amènent à s'interroger sur l'évolution des modes de recueil et de traitement des informations de dynamique des populations. Ainsi, ce bilan constitue l'occasion d'une réflexion concernant les méthodologies de suivi des populations et le statut de l'espèce.

1. MÉTHODOLOGIE

1.1. POPULATIONS CONSIDÉRÉES

Quelques définitions

Afin d'éviter toute confusion, il paraît important de définir les notions de "population" et "noyau de population" :

Population : le terme de population regroupe l'ensemble des individus d'une même espèce qui entretiennent des relations entre eux, en particulier de reproduction, et qui occupent un espace géographique commun déterminé par la présence des animaux (TERRIER *et al.*, 1994). Dans notre cas, trois populations ont été définies selon leur origine : population originelle de Maurienne, réintroduite de Peisey-Champagny et migratrice avec le Parc national du Grand Paradis (population de Prariond-Sassière et de Bonneval-sur-Arc).

Noyau de population : au sein d'une population, les individus se regroupent par classe de sexe et d'âge, en fonction de l'organisation sociale de l'espèce, et se répartissent distinctement sur l'ensemble de l'espace utilisé par la population. Cependant, la composition des groupes varie d'une saison à l'autre, et des individus regroupés sur un même espace en été, peuvent fréquenter des quartiers distincts l'hiver. WIERSEMA et GAUTHIER (1990) définissent la notion équivalente de "colonie", qui correspond à "une harde de bouquetins utilisant année après année la même place de rut", la période d'accouplement étant la seule au cours de laquelle mâles et femelles sont rassemblés. Dans le cas de notre étude, ce terme est appliqué à l'ensemble des individus rassemblés en été sur un même espace géographique.

Trois populations principales de bouquetins des Alpes sont présentes dans le Parc national de la Vanoise, et se distinguent par leur localisation géographique (carte 1) et leur histoire propre. Les échanges d'animaux sont considérés comme peu nombreux entre elles (d'après les observations des agents de terrain et le suivi d'individus marqués). Il s'agit de :

* **la population de Maurienne** : elle est considérée comme étant la seule population originelle française, probablement constituée à partir d'individus ayant survécu à l'extermination de l'espèce au XIX^{ème} siècle ainsi que d'animaux ayant migré depuis le Parc national italien du Grand Paradis (DARINOT et MARTINOT, 1994). Elle est, également, à l'origine de la colonisation de plusieurs massifs (en Maurienne : Encombres [années 1960-1970] et Mont Brequin – Pointe Renod [milieu années 1990], en Tarentaise : hautes vallées de Méribel et Pralognan-la-Vanoise [population des Eaux-Noires, à partir de 1985] et Aiguille de Bochor (population de Pralognan-Bochor [années 1990]).

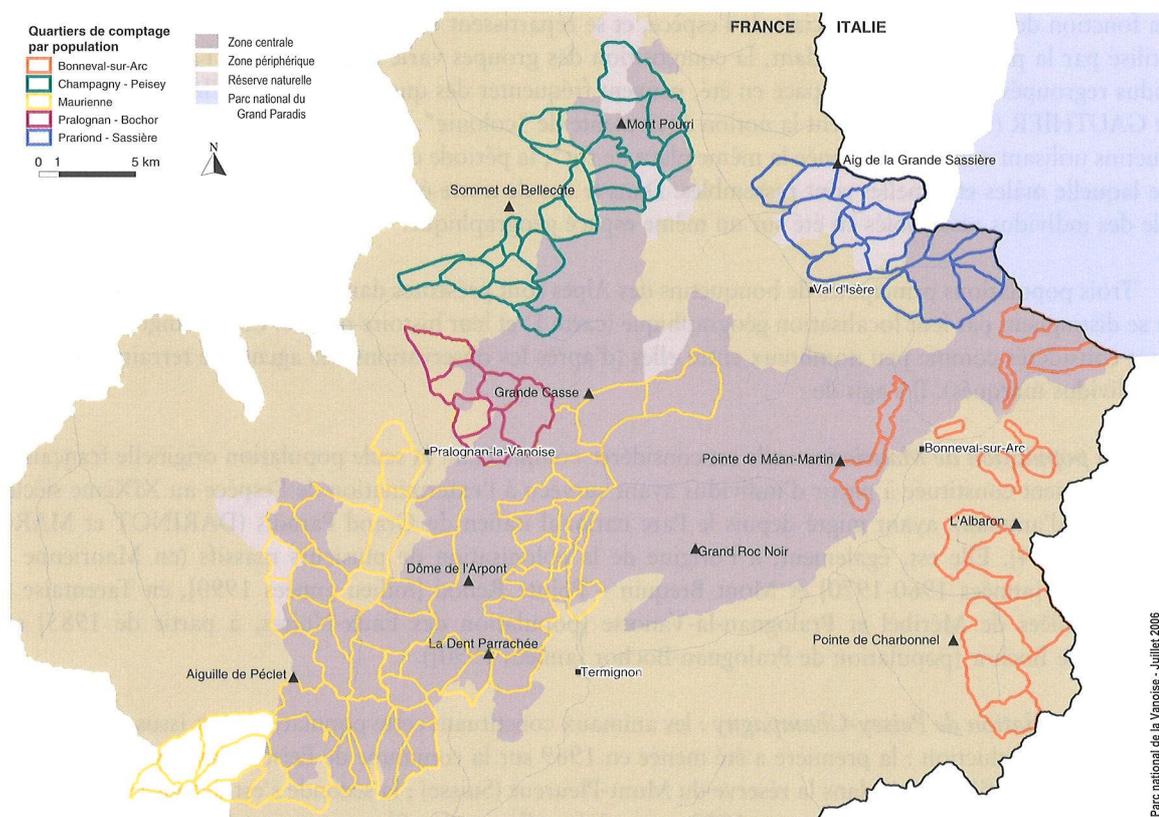
* **la population de Peisey-Champagny** : les animaux constituant cette population sont issus de 2 opérations de réintroduction : la première a été menée en 1969 sur la commune de Peisey-Nancroix, à partir de 2 femelles et 3 mâles repris dans la réserve du Mont-Pleureur (Suisse) ; la seconde s'est déroulée sur la commune de Champagny-en-Vanoise, en 1980, avec 5 femelles et 6 mâles provenant de la population de Maurienne. Les deux noyaux constitués à partir des animaux relâchés se sont rejoints dès 1980 et sont considérés, aujourd'hui, comme ne formant qu'une seule population.

* **la population de Prariond-Sassière et Bonneval-sur-Arc** : cette population s'est créée naturellement à partir d'animaux migrant depuis le Parc national italien frontalier du Grand Paradis. La sédentarisation d'une partie d'entre eux a, notamment, été favorisée par la création de la réserve naturelle de la Grande Sassière, en 1973. Cette population se caractérise par une variation très importante de ses effectifs en fonction des saisons : près de la moitié des individus présents sur le site français, entre les mois de mai et octobre, retourne le reste de l'année sur des quartiers situés côté italien. Elle est localisée, côté français, entre la Réserve naturelle de la Grande Sassière, le vallon de Prariond et jusqu'à l'Aiguille de Gontière (au-dessus de Bonneval-sur-Arc).

Remarque : D'autres noyaux de population existent en marge de ces trois populations principales (en Haute-Maurienne en rive gauche de l'Arc [Evettes, Avérole] ou encore en Haute-Tarentaise, en rive droite de l'Isère, entre l'Aiguille de la Grande Sassièrre et la Tête du Ruitor, ainsi que sur la face sud du Mont-Pourri). Cependant, ces noyaux étant situés en majorité en-dehors de la zone centrale du Parc, seule une partie d'entre eux est actuellement recensée.

1.2. ORGANISATION DES DÉNOMBREMENTS

Le territoire recensé est divisé en quartiers de comptage, unités identiques d'une opération à l'autre. Tous ceux correspondant à une même population sont recensés au cours d'une ou deux journées consécutives. Cependant, le nombre de quartiers de comptage a varié au cours de la période d'étude, pour permettre un élargissement de la zone recensée à des sites ayant été colonisés par le bouquetin, ou un abandon de sites sur lesquels la présence d'individus n'était pas constatée. Ainsi, les quartiers recensés en 2005 (carte 1) correspondent à une surface planimétrée moyenne de 360,2 ha ($s=197,7$ ha) et recouvrent un total de 40 702,1 ha.



Carte 1. Localisation des quartiers de comptage en 2005 par population.

Les quartiers sont délimités, le plus souvent, par des éléments du relief (crêtes rocheuses, moraines ou gorges) et sont parcourus par une équipe de deux observateurs munis de jumelles et d'une longue-vue, guidés si nécessaire par des observateurs fixes. Les équipes sont en liaison radio afin de signaler d'éventuels déplacements de bouquetins d'un quartier à l'autre et éviter au maximum les doubles comptages. Pour toute observation, la localisation des animaux est reportée sur une carte au 1/25 000, et une fiche est renseignée, détaillant l'effectif et la composition du groupe. Sept classes de sexe et d'âge sont définies, basées sur des critères morphologiques reconnaissables à distance : cabris, éterlous (mâles entre 1 et 2 ans), éterles (femelles entre 1 et 2 ans), femelles de 2 ans et plus, mâles de 2-3 ans, mâles de 4-8 ans, mâles de +8 ans.

1.3. PARAMÈTRES DÉMOGRAPHIQUES ÉTUDIÉS

1.3.1. - PÉRIODE CONSIDÉRÉE

Les résultats globaux concernant la fluctuation des effectifs sur l'ensemble du Parc national de la Vanoise s'appuient sur les résultats disponibles entre 1965 et 2005. Toutefois, du fait d'une forte dispersion des données entre 1965 et 1976 (pas de recensement exhaustif des populations), entre 1976 et 1985 (opérations de dénombrement organisées de façon concomitante avec celles relatives aux chamois, rendant moins précis les résultats) et entre 1986 et 1991 (dénombrements absents certaines années), les paramètres les plus précis ont été établis en considérant la période 1991-2005. Quelques données s'avèrent toutefois manquantes, car toutes les populations n'ont pu être recensées en 2000 (mauvaises conditions météorologiques) et 2001 (seules les populations en voie de colonisation ont été dénombrées), puis les opérations de dénombrements sont, ensuite, devenues bisannuelles (comptages en 2003 et 2005).

1.3.2. PARAMÈTRES UTILISÉS

* *Taux intrinsèque d'accroissement naturel* (λ) : il rend compte de l'évolution quantitative des effectifs pour une période donnée. Il est calculé à partir du taux moyen d'accroissement naturel (r), selon la relation $\lambda = e^r$, sur la base d'un modèle exponentiel de croissance (BARBAULT, 1990) : $N_t = N_0 + e^{rt}$ (N_t étant l'effectif de la population au temps t). La valeur de r correspond à la pente d'une droite d'équation $\ln N_t = \ln N_0 + rt$ obtenue à partir de la droite de régression calculée sur les points de la courbe $\ln N_t = f(t)$. L'ajustement de cette courbe à la droite de régression est mesuré par le coefficient de corrélation R^2 (ajustement considéré comme correct si $R^2 > 0,80$). Les cabris de l'année ne sont pas pris en compte pour le calcul, ces individus n'intervenant pas directement dans l'accroissement des effectifs (du fait d'une forte mortalité de cette catégorie d'âge, estimée à 50%, seuls les individus âgés de 1 an et plus sont considérés, en dynamique des populations, comme participant à l'accroissement de la population).

* *Sex-ratio* : elle correspond au rapport du nombre de femelles sur celui des mâles. Une sex-ratio équilibrée témoigne d'une population stabilisée du point de vue de la colonisation, ce processus étant réalisé de façon distincte et successive par les 2 classes de sexe (GIRARD, 2000).

1.4. CAS PARTICULIERS DE FEMELLES MARQUÉES

1.4.1 SUCCÈS D'ÉLEVAGE DES JEUNES

Dans le cadre d'un programme de recherche (Gauthier, comm. pers.) visant à décrire finement le fonctionnement démographique général, et à analyser la variation interannuelle (influence de la météorologie, mécanismes de compensation) et l'impact d'évènements extérieurs (ex. : prélèvements pour réintroduction), 45 femelles ont été marquées dans la population de Maurienne (Modane), entre 1997 et 2002. Des prélèvements sanguins ont été effectués lors de leur capture afin de déterminer leur fécondité (mesure du taux de progestérone : taux $< 0,3$ nmol/l = femelle non mature sexuellement, taux compris entre 0,3 nmol/l et 5 nmol/l = femelle non gestante, taux > 5 nmol/l = femelle gestante). Ces femelles ont ensuite fait l'objet d'un suivi régulier par les gardes moniteurs du Parc afin de caractériser leur reproduction (présence d'un cabri au cours de l'été) et la survie juvénile (présence ou non du jeune l'année suivante). Ces données ont permis d'étudier le succès d'élevage des femelles. Ce paramètre correspond au nombre de jeunes vivant l'année $n+1$ par rapport au nombre de femelles en âge de se reproduire. Dans notre cas, du fait de l'atténuation des relations mère-jeune au cours de la première année rendant difficile l'identification d'un jeune donné un an après sa naissance, ce dernier n'étant pas marqué, le jeune est considéré comme vivant l'année $n+1$ à partir du moment où il a été observé avec sa mère au mois de mars suivant sa naissance (cette dernière intervenant le plus souvent au cours du mois de juin).

1.4.2. TAUX DE SURVIE ADULTE

Il correspond à la probabilité qu'ont les individus de 1 an et plus de survivre d'une année sur l'autre. Il a été estimé selon la méthodologie préconisée par LEBRETON *et al.* (1992), de façon séparée pour les 2 sexes. Les données issues du suivi d'individus marqués dans le cadre de programmes spécifiques de recherche, en particulier lors du Programme national mis en œuvre entre 1986 et 1989 (*cf.* vol. XVIII des *Travaux scientifiques du Parc national de la Vanoise*, 1994), dans les populations de Maurienne ($n_{\text{mâles}} = 45$, $n_{\text{femelles}} = 58$, période : 1981 – 2002) et de Prariond-Sassièrre ($n_{\text{mâles}} = 55$, $n_{\text{femelles}} = 20$, période : 1979 – 2002) ont été analysées (*cf.* VIOLLET [2003] pour une description détaillée de la méthodologie employée).

1.5. OCCUPATION DE L'ESPACE

1.5.1. DISTRIBUTION SPATIALE DES POPULATIONS

Les coordonnées géographiques des observations des agents de terrain, pour la période antérieure à 1976, puis les données issues des comptages estivaux, entre 1976 et 2003, ont été utilisées afin de reconstituer l'évolution de la distribution spatiale des populations entre 1965 et 2005.

1.5.2. RELATION ENTRE EFFECTIFS ET SUPERFICIE

De la même façon que pour le suivi fin de la démographie, seule la période 1991-2005 a été étudiée. Une évaluation de la superficie occupée par les individus (à l'aide du logiciel RANGES V par la méthode de Kernel [WORTON, 1989 ; SEAMAN et POWELL, 1996] en utilisant 90% des localisations afin de refléter au mieux le territoire utilisé) a été effectuée afin d'examiner si la variation des effectifs entraînait une variation similaire de la superficie occupée par les individus (paramètre caractérisant le processus de colonisation).

2. RÉSULTATS CONCERNANT LES PARAMÈTRES DÉMOGRAPHIQUES

2.1. ÉVOLUTION GLOBALE DES EFFECTIFS

Bien que regroupant des populations différentes de par leur démographie et leur emprise spatiale, la courbe générale (figure 1) rend compte de l'évolution de l'ensemble des effectifs de bouquetins depuis la création du Parc national de la Vanoise (valeurs antérieures à 1986 à considérer, toutefois, avec précaution). Un net accroissement des effectifs peut être constaté jusqu'en 2005 (période 1965 – 2005 : $\lambda=1,06$, $R^2=0,95$), malgré quelques périodes de plus faible développement. Le déficit apparaissant en 1984 est lié à une épizootie de kératoconjunctivite ayant affecté les populations de bouquetins et de chamois en 1983 (HARS et GAUTHIER, 1984 ; DARINOT et MARTINOT, 1994). Une rapide restauration des effectifs peut, toutefois, être notée dès 1985. Par ailleurs, la valeur correspondant à l'année 2003 est à relativiser, du fait des conditions météorologiques particulières (canicule), ayant conduit à une probable délocalisation des animaux.

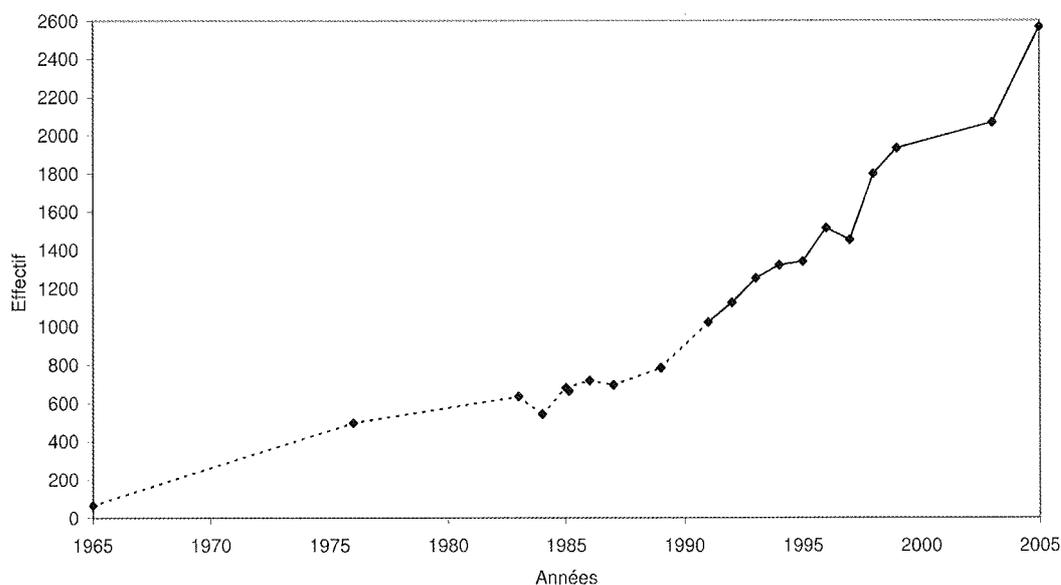


Figure 1. Évolution des effectifs globaux entre 1965 et 2005 (estimations pour la période 1965-1989 en pointillés)

Il faut, toutefois, souligner que cette évolution ne tient pas compte des transferts d'animaux qui ont été effectués à des fins de réintroduction. Ainsi, depuis 1989, 153 bouquetins ont été prélevés en Vanoise (tableau I), afin de créer 8 nouvelles colonies dont les effectifs sont actuellement estimés à quelque 600 animaux. Si la plupart des opérations a concerné la population de Maurienne, quelques individus ont été capturés dans celle de Peisey-Champagny. Toutefois, l'ampleur de ces prélèvements peut être considérée comme faible, étant comprise entre 2,4 et 6,5% des effectifs de la population-source concernée (valeurs auxquelles il faut également ajouter les cas de mortalité induits par ces opérations, qui s'élèvent à une trentaine d'individus entre 1989 et 2002).

Parc concerné	Site de réintroduction	Année(s)	Animaux réintroduits		Total
			Mâles	Femelle	
Parc national des Écrins	Valbonnais	1989-1990	13	15	28
Parc naturel régional du Vercors	Cirque d'Archiane	1989-1990	13	15	28
Parc national des Écrins	Champsaur	1994-1995	14	16	30
Parc naturel régional du Queyras	Ristolas	1995	5	7	12
Parc national du Mercantour	Saint-Ours	1995	4	6	10
Parc naturel régional du Queyras	Ristolas	1997	7	7	14
Parc naturel régional du Vercors	Royans	2000	6	5	11
Parc naturel régional du Vercors	Cirque de Bournillon	2002	9	11	20
Total		1989-2002	71	82	153

Tableau I. Historique des opérations de réintroduction effectuées à partir des individus prélevés dans le Parc national de la Vanoise.

2.2. ÉVOLUTION DES EFFECTIFS PAR POPULATION

Pour la période 1991 - 2005, l'évolution des effectifs, mesurée à l'aide du taux intrinsèque d'accroissement naturel, s'avère très différente selon les populations (tableau II). Par comparaison, le taux intrinsèque d'accroissement potentiel de l'espèce est évalué à 1,37, à partir de données physiologiques d'individus observés en captivité : femelles primipares dès 2 ans, fécondité égale à un cabri (parfois deux) par femelle et par an, et taux de mortalité nul (établies par STÜWE et GRODINSKI, 1987).

Population	λ	R^2
Maurienne	1,05	0,86
Peisey-Champagny	1,10	0,93
Pralognan-Bochor	1,18	0,88
Prariond-Sassière	1,02	0,66*
Bonneval-sur-Arc	1,24	0,87
Effectifs globaux	1,06	0,95

* pour la population de Prariond-Sassière, la valeur de R^2 ($<0,80$) indique que la méthode d'estimation n'est pas valable pour le jeu de données considéré. Toutefois, une autre méthode de calcul ([somme des effectifs des années $i+1$ à j] / [somme des effectifs des années i à $j-1$], pour la période allant des années i à j [LEBRETON et MILLIER, 1982]) permet d'obtenir un résultat similaire ($\lambda=1,03$).

Tableau II. Taux intrinsèques (λ) d'accroissement annuel des différentes populations de bouquetins sur la période 1991-2005

2.2.1. POPULATION INDIGÈNE DE MAURIENNE

Les résultats concernant cette population regroupent ceux des noyaux de Modane, Termignon et de Pralognan (Eaux-Noires). La figure 2 rend compte d'une augmentation des effectifs entre 1991 et 1999 puis entre 2003 et 2005.

La diminution apparente constatée en 2003 résulte probablement d'une délocalisation des animaux en relation avec les fortes chaleurs de cette année là.

Le taux intrinsèque d'accroissement est de 1,05, caractéristique d'une population en équilibre avec le milieu. Il faut, toutefois, souligner que ces résultats ne concernent que le territoire recensé, et ne permettent pas de mettre en évidence des phénomènes éventuels de colonisation de secteurs adjacents non prospectés. Ainsi, en 2005, un nombre important de mâles a été observé sur le secteur de Plan Bouchet, site intermédiaire entre le massif de la Vanoise et celui des Encombres, dont la population est considérée comme étant alimentée par celle de Maurienne.

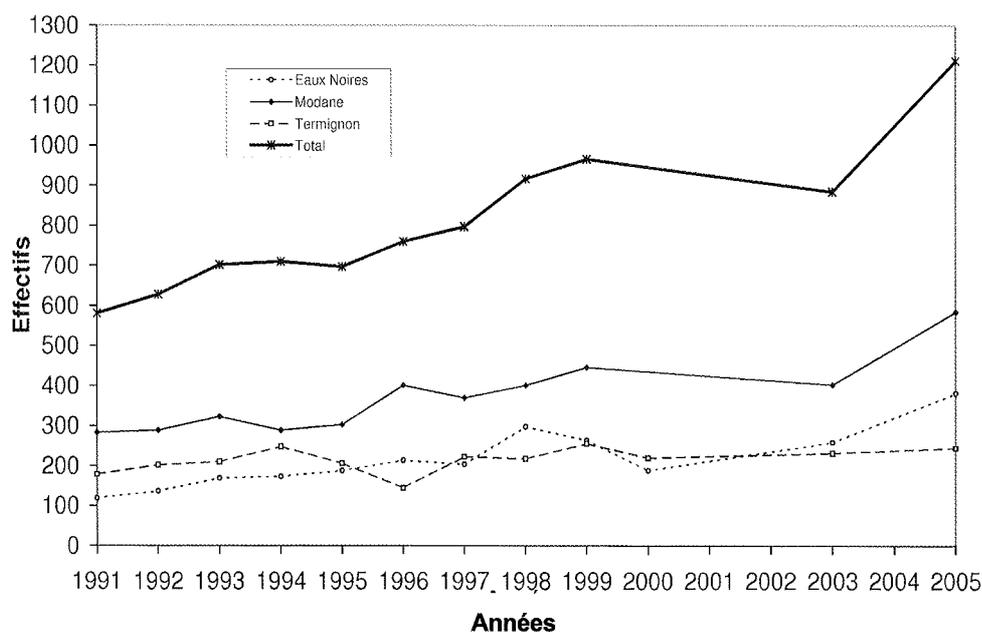


Figure 2. Évolution des effectifs de la population de Maurienne

2.2.2. POPULATION DE CHAMPAGNY- PEISEY

L'évolution générale de la population de Peisey-Champagny (figure 3), entre 1991 et 2005, montre un accroissement continu des effectifs (relativement linéaire, par opposition au modèle exponentiel généralement admis). Le taux intrinsèque d'accroissement annuel est de 1,10. Il indique que les effectifs ne sont pas stabilisés, malgré l'ancienneté de cette population (35 ans pour le noyau de Peisey-Nancroix, 24 ans pour celui de Champagny-en-Vanoise), mais l'ampleur de l'expansion s'avère toutefois modérée par comparaison avec les potentialités de l'espèce ou d'autres populations moins anciennes (*cf.* Pralognan-Bochor par exemple).

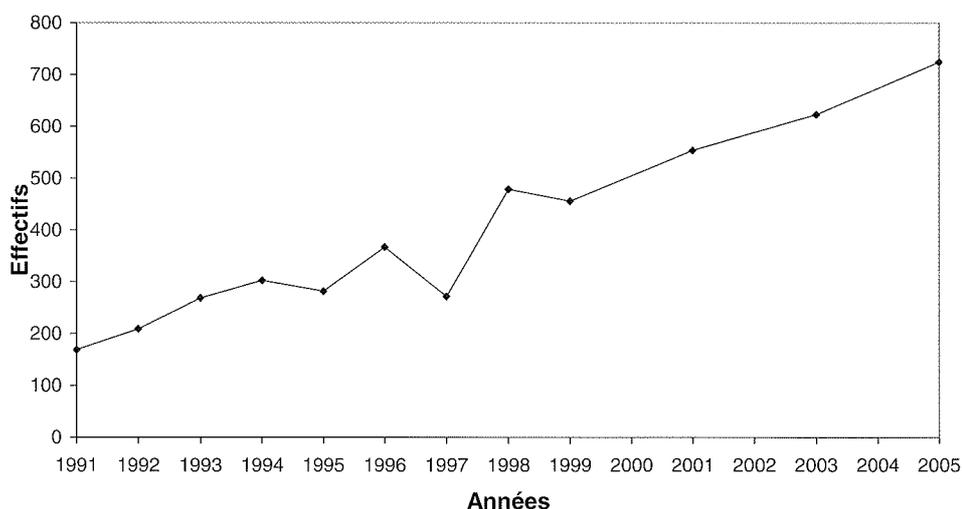


Figure 3. Évolution des effectifs de la population de Peisey - Champagny

2.2.3. POPULATION DE PRALOGNAN-BOCHOR

En considérant la période 1992-2005, le taux intrinsèque d'accroissement annuel (1,18) rend compte d'une population toujours en développement (figure 4), malgré une diminution apparente observée en 2003.

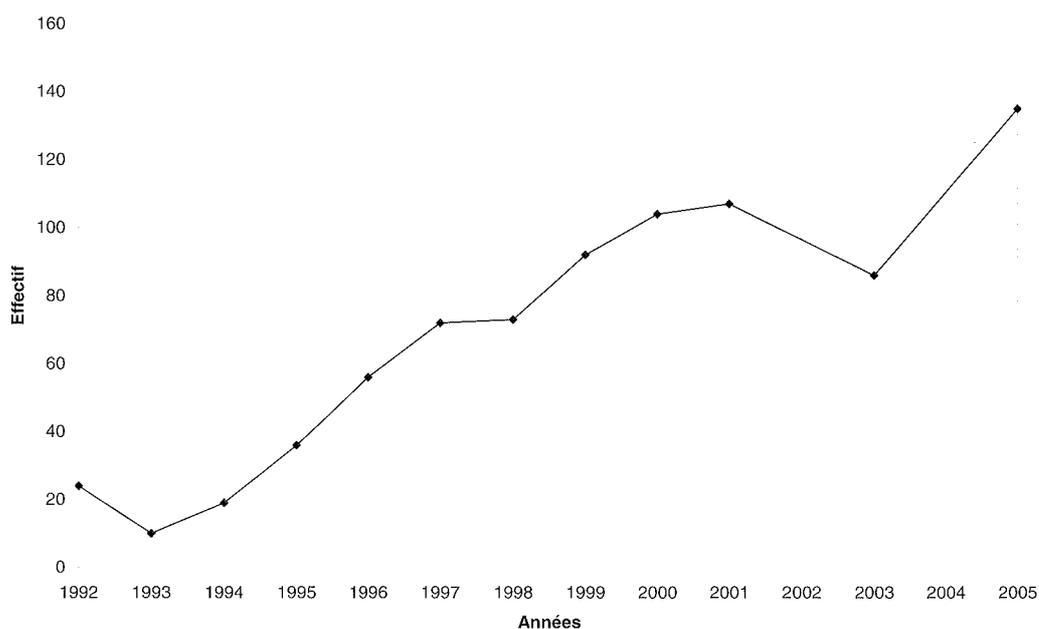


Figure 4. Évolution des effectifs de la population de Pralognan - Bochor

Il faut noter que l'origine de cette population reste indéterminée, les individus pouvant provenir de la population de Maurienne et/ou de celle de Peisey-Champagny.

2.2.4. POPULATION DE PRARIOND-SASSIÈRE

La tendance observée au cours de la période 1991-2005 semble indiquer une relative stabilisation des effectifs (figure 5). Le taux intrinsèque d'accroissement annuel (1,02) s'avère caractéristique d'une population dont le niveau démographique est en équilibre avec le milieu. Cependant, ce résultat serait à mettre en rapport avec celui concernant la population de bouquetins présente sur les secteurs frontaliers du Parc national du Grand Paradis et de la réserve du Comte Rossi (Val de Rhêmes, Valsavaranche, Val d'Orco). Par ailleurs, il serait également intéressant de prospecter des sites adjacents (notamment entre l'Aiguille de la Grande Sassièrè et la Tête du Ruitor) afin d'évaluer si la stabilisation apparente des effectifs s'accompagne d'une colonisation de nouveaux territoires.

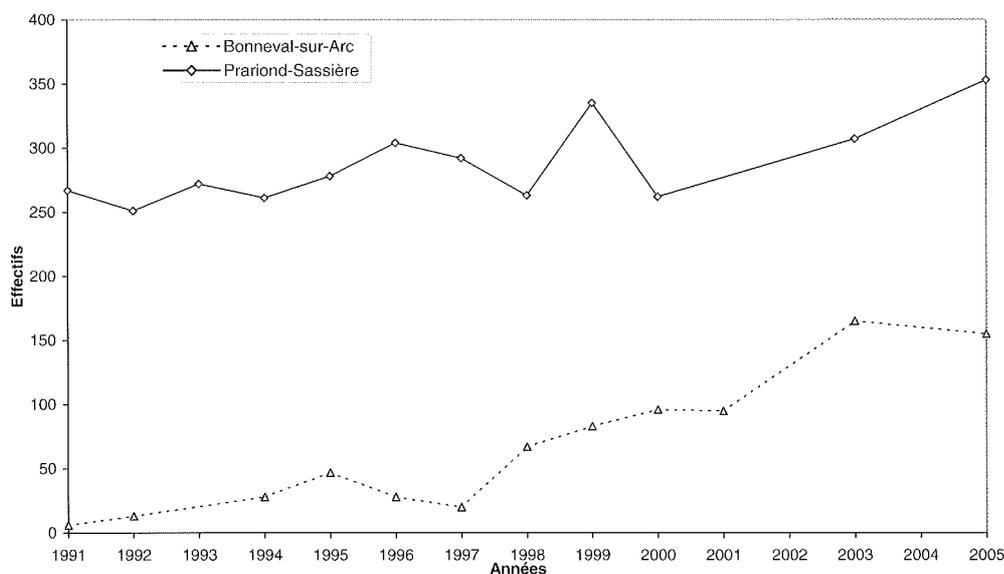


Figure 5. Évolution des effectifs des populations de bouquetins de Bonneval-sur-Arc et de Prariond-Sassièrè.

2.2.5. POPULATION DE BONNEVAL-SUR-ARC

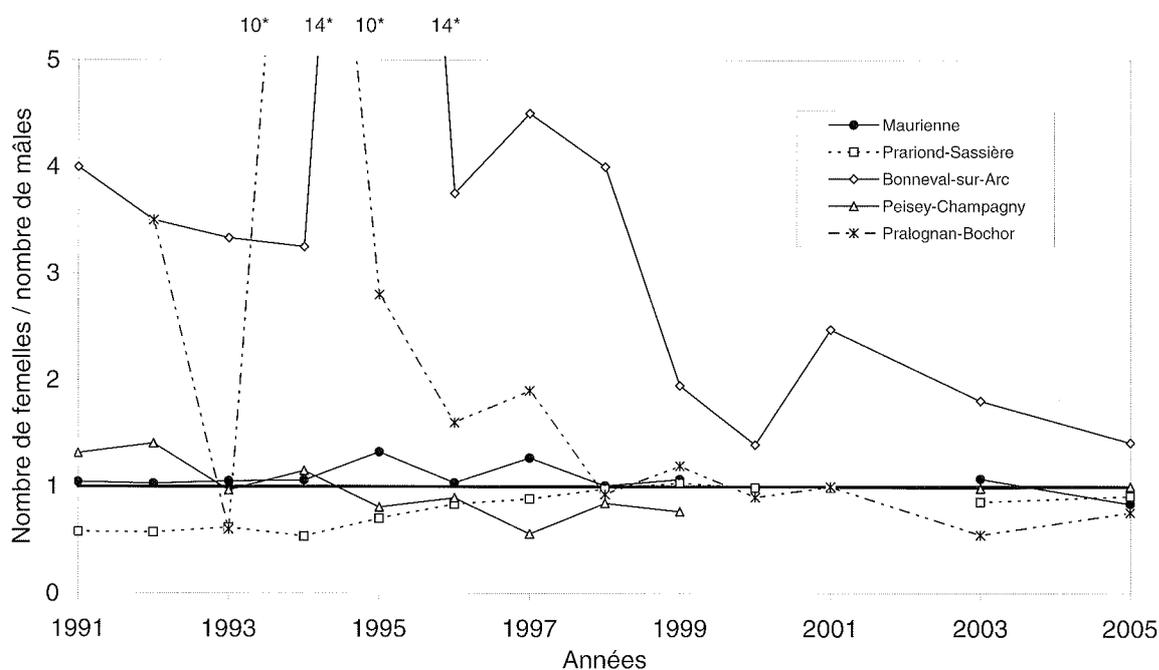
L'évolution des effectifs (figure 5) rend compte d'une population qui n'est pas encore stabilisée, mais dont le développement semble se produire par paliers successifs. Le taux intrinsèque d'accroissement annuel entre 1991 et 2005 s'établit à 1,24, valeur caractéristique d'une population en cours de développement. Il faut noter que cette population est alimentée, pour partie, par des individus provenant du secteur frontalier italien voisin (Val de Suse, vallées du Lanzo). L'ampleur des migrations en période estivale peut donc influencer largement le résultat du recensement effectué à cette période. Parallèlement, il faut noter que, de façon à prendre le mieux en compte ces fluctuations, le nombre de quartiers recensés s'est accru entre 1991 (4) et 1999 (15).

2.3. SEX-RATIO (tableau III et figure 6)

D'un point de vue global (tableau III), l'ensemble des populations montre, en 2005, une sex-ratio légèrement déséquilibrée en faveur des mâles (0,91), essentiellement du fait de la population de Maurienne et de celle de Pralognan-Bochor. Les autres populations (Peisey-Champagny, Prariond-Sassièrè et Bonneval-sur-Arc) présentent des valeurs équilibrées.

Population	Sex-ratio
MODANE	1,12
TERMIGNON	1,26
PRALOGNAN (Eaux Noires)	0,40
<i>Total population de Maurienne</i>	<i>0,81</i>
PRALOGNAN (Bochor)	0,73
PRARIOND	1,15
SASSIERE	0,91
<i>Total population de Prariond-Sassière</i>	<i>1,05</i>
BONNEVAL-SUR-ARC	1,41
CHAMPAGNY	1,25
PEISEY	0,82
<i>Total population de Peisey-Champagny</i>	<i>1,00</i>
<i>Total général</i>	<i>0,91</i>

Tableau III. Sex-ratio des différents noyaux de populations en 2005



* Valeurs de sex-ratio, non comprises dans l'échelle du graphique afin de ne pas perturber la lisibilité.

Figure 6. Variation de la sex-ratio entre 1991 et 2005 selon les populations

2.3.1. POPULATION DE MAURIENNE

Les résultats globaux pour la population de Maurienne montrent une proportion de mâles et de femelles relativement équilibrée sur l'ensemble de la période 1991-2005 (figure 6). Ce résultat est cohérent avec le statut ancien de cette population. Cependant, pris séparément, les noyaux de populations de Modane et de Pralognan (Eaux-Noires) ont une sex-ratio très déséquilibrée. Sur le secteur de Modane, près de 2 fois plus de femelles que de mâles sont généralement observés, à l'exception de 2005 (moyenne de la sex-ratio=2,22 ; $\sigma=0,68$; min.=1,12 ; max.=3,61), alors que ces derniers sont très majoritaires sur le secteur des Eaux-Noires (moyenne de la sex-ratio=0,41 ; $\sigma=0,08$; min.=0,30 ; max.=0,61). Ces résultats traduisent une répartition spatiale estivale distincte selon les sexes, qui peut être expliquée par la ségrégation sexuelle très marquée chez le bouquetin, les mâles et les femelles utilisant des quartiers saisonniers distincts, hormis en période de rut, et identiques d'une année sur l'autre (constatation confirmée par le suivi d'animaux marqués).

2.3.2. POPULATION DE PRALOGNAN-BOCHOR

La sex-ratio de cette population montre des valeurs très contrastées (figure 6), avec un fort déséquilibre en faveur des mâles jusqu'en 1997 (moyenne=3,40 ; σ =3,38) puis une tendance plus équilibrée entre 1998 et 2005 (moyenne=0,88 ; σ =0,22). L'ampleur de ces variations peut être reliée à l'évolution des effectifs, qui indique que cette population est encore en voie de colonisation, avec des effectifs variables d'une année sur l'autre et une partie des individus non encore sédentarisée sur le site.

2.3.3. POPULATION DE PEISEY-CHAMPAGNY

Les valeurs constatées depuis 1991 (figure 6) montrent une relative stabilité de la structure de la population, un léger déséquilibre en faveur des femelles apparaissant entre 1991 et 1994 puis cette tendance s'inversant en faveur des mâles jusqu'en 1999. Cependant, les résultats obtenus séparément sur les 2 noyaux de populations s'avèrent très contrastés :

* pour Champagny-en-Vanoise, la sex-ratio moyenne est égale à 1,44 mais de fortes variations inter-annuelles apparaissent (σ =1,13 ; min.=0,55 ; max.=4,13). Ainsi, pour la période 1991-1994, les femelles apparaissent majoritaires (moyenne de la sex-ratio=2,77 ; σ =1,00), tandis qu'entre 1995 et 2003, ce sont les mâles qui prédominent (moyenne de la sex-ratio=0,70 ; σ =0,11) ;

* pour Peisey-Nancroix, la sex-ratio moyenne est égale à 0,96 (σ =0,30), avec des fluctuations inter-annuelles sans tendance marquée (min.=0,49 ; max.=1,53).

Ces résultats soulignent, de la même façon que pour la population de Maurienne, une répartition spatiale distincte entre mâles et femelles avec, toutefois, une variation selon les années.

2.3.4. POPULATION DE PRARIOND-SASSIÈRE

La sex-ratio (figure 6) apparaît proche de 1 depuis 1998, après un déséquilibre en faveur des mâles constaté entre 1991 et 1997 (moyenne 1991-2005 : 0,80, σ =0,19 ; moyenne 1991-1997 : 0,68, σ =0,14 ; moyenne 1998-2005 : 0,98, σ =0,07). Ce résultat corrobore la stabilisation des effectifs estivaux constatée précédemment (cf. § 2.2.4.) et semble indiquer que le flux migratoire des individus provenant des quartiers hivernaux situés en Italie s'avère similaire en nombre et structure d'une année sur l'autre (constatation renforcée par le suivi d'individus marqués par les agents de terrain). Cependant, la répartition spatiale des individus s'avère contrastée entre le site de la Sassièrè, avec généralement un nombre similaire de mâles et de femelles (moyenne de la sex-ratio=1,29 ; σ =0,37 ; min.=0,90 ; max.=2,14), et celui de Prariond, au sein duquel les mâles sont plus nombreux que les femelles (moyenne de la sex-ratio=0,51 ; σ =0,29 ; min.=0,12 ; max.=1,15).

2.3.5. POPULATION DE BONNEVAL-SUR-ARC

Les animaux recensés sur ce site sont majoritairement des femelles (moyenne = 4,18, σ =3,44), de façon constante sur la période 1991-2005 (figure 6), avec toutefois des variations d'amplitude selon les années (liées aux variations d'effectifs globaux recensés sur ce secteur). Ce secteur pourrait donc correspondre à un quartier estival des femelles (lieu de mises-bas ?), les mâles étant alors localisés sur un autre site (en-dehors de la zone recensée ou/et côté italien).

2.4. SUIVI DE FEMELLES MARQUÉES

2.4.1. SUCCÈS D'ÉLEVAGE DES JEUNES

L'âge de primiparité des femelles de la population de Maurienne est généralement de 3 ans (figure 7), avec des femelles encore non matures sexuellement à l'âge de 5 ans. Par comparaison, dans les populations en fort accroissement, l'âge de primiparité s'établit à 2 ans (GIRARD *et al.*, 1998).

Âge	Succès d'élevage
2 ans	0 %
3 ans	9 %
4 - 10 ans	48 %
> 10 ans	49 %

Tableau IV. Succès d'élevage en fonction de l'âge des femelles.

Le succès d'élevage des jeunes s'avère très faible en dessous de 4 ans puis montre une forte stabilité (tableau IV et figure 7). Les données semblent indiquer que peu de femelles primipares réussissent à élever leur jeune. Par ailleurs, il a été remarqué que certaines femelles réussissent à élever leur jeune chaque année tandis que d'autres le perdent systématiquement. Ces résultats diffèrent de ceux constatés dans les premières années suivant une réintroduction, pour lesquelles le succès d'élevage approche 100 % (GIRARD *et al.*, 1998).

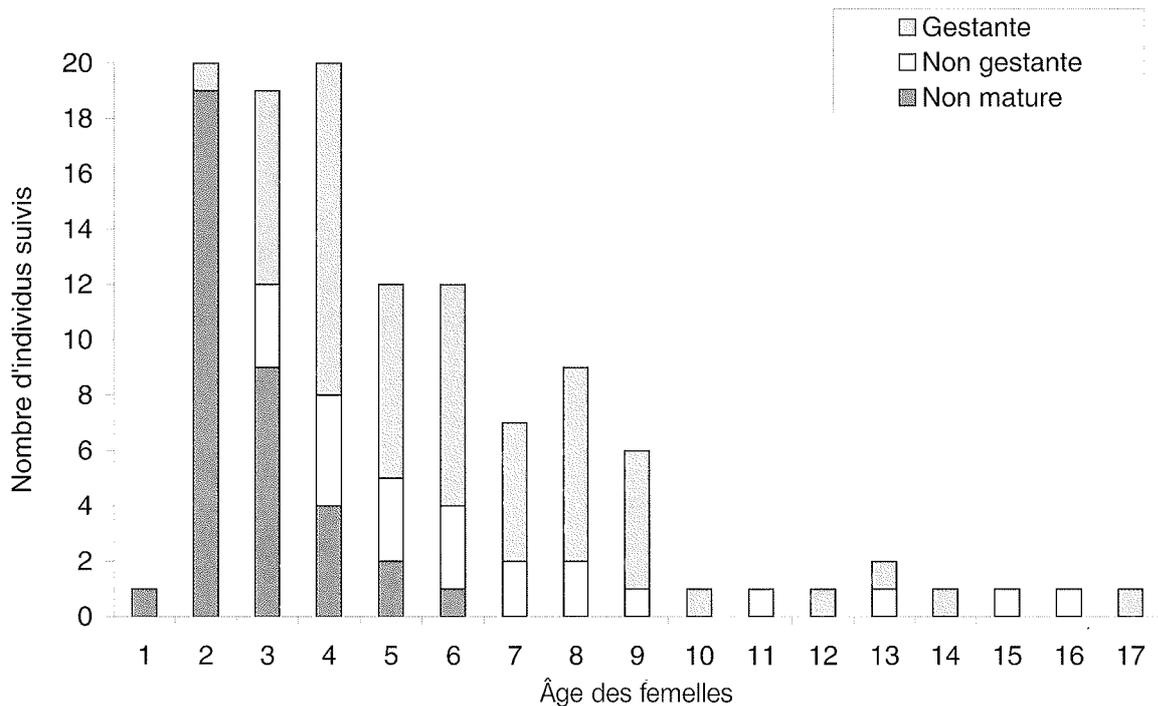


Figure 7. Fécondité des femelles en fonction de leur âge.

La figure 8 quant à elle exprime que ce sont les femelles âgées de 7 à 8 ans qui sont suivies le plus fréquemment. Cependant, certaines femelles âgées de 17 et 18 ans parviennent encore à mettre bas et élever un cabri.

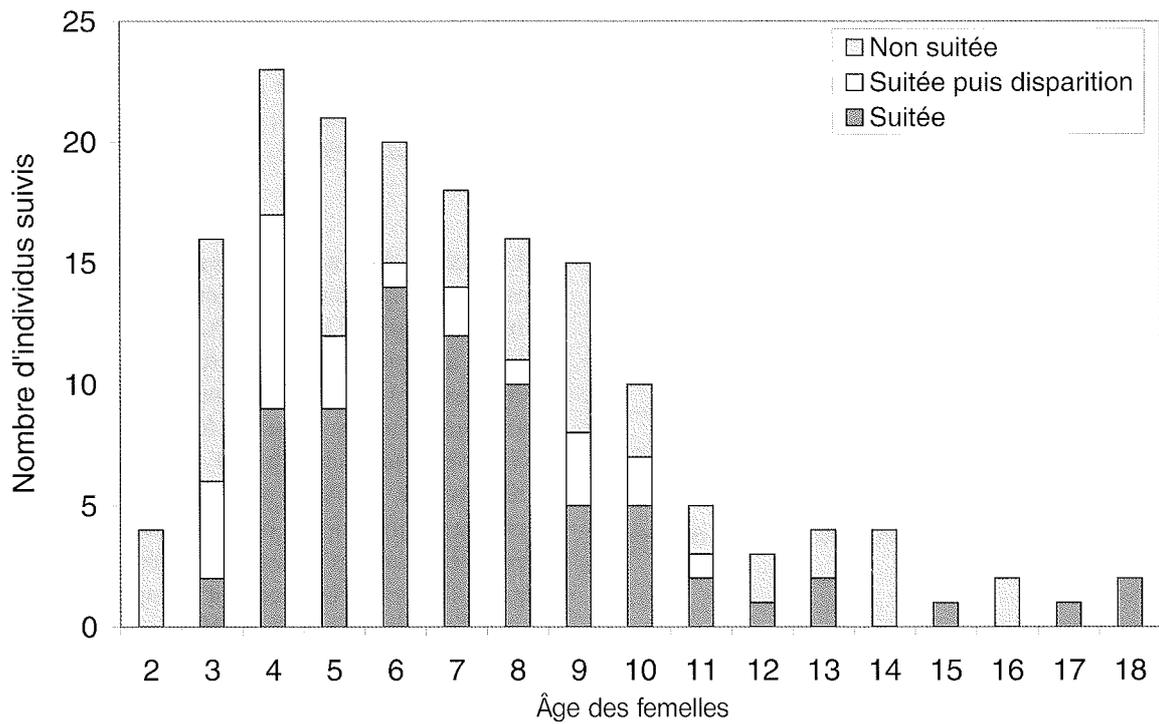


Figure 8. Statut reproducteur des femelles en fonction de leur âge

2.4.2. TAUX DE SURVIE ADULTE

Le taux de survie des adultes s'avère différent selon les sexes et les classes d'âge ainsi que les populations (figure 9)². La survie des femelles à l'âge d'un an est plus forte que celle des mâles pour la population de Maurienne contrairement à celle de Prariond-Sassièr. Globalement, le taux de décroissance de la survie des femelles est plus faible que celui des mâles.

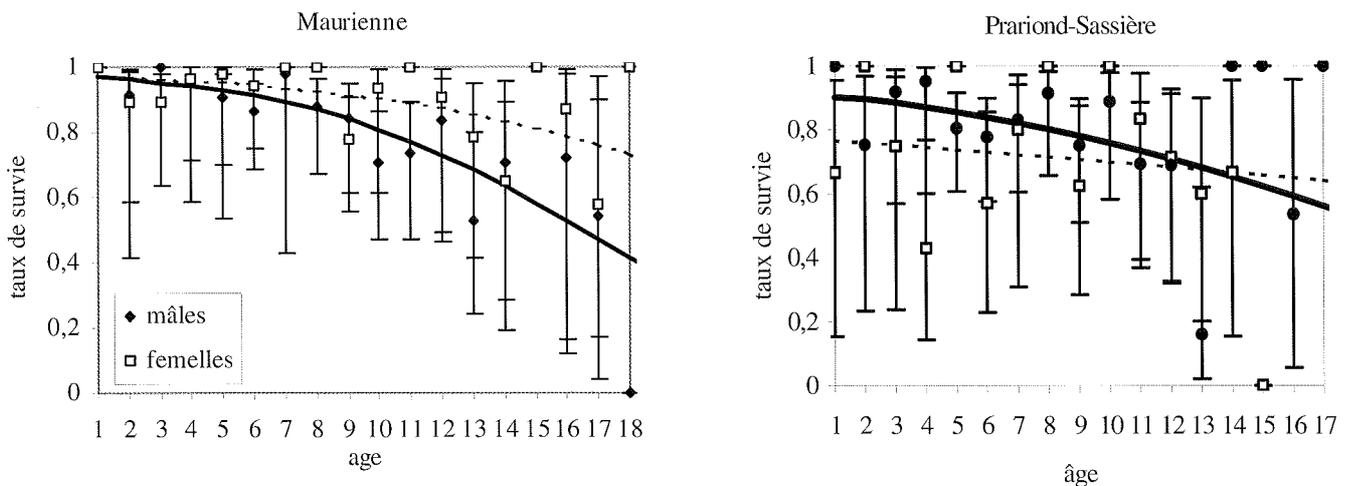


Figure 9. Taux de survie des adultes en fonction de l'âge, selon le sexe et la population (traits pleins : mâles ; pointillés : femelles)

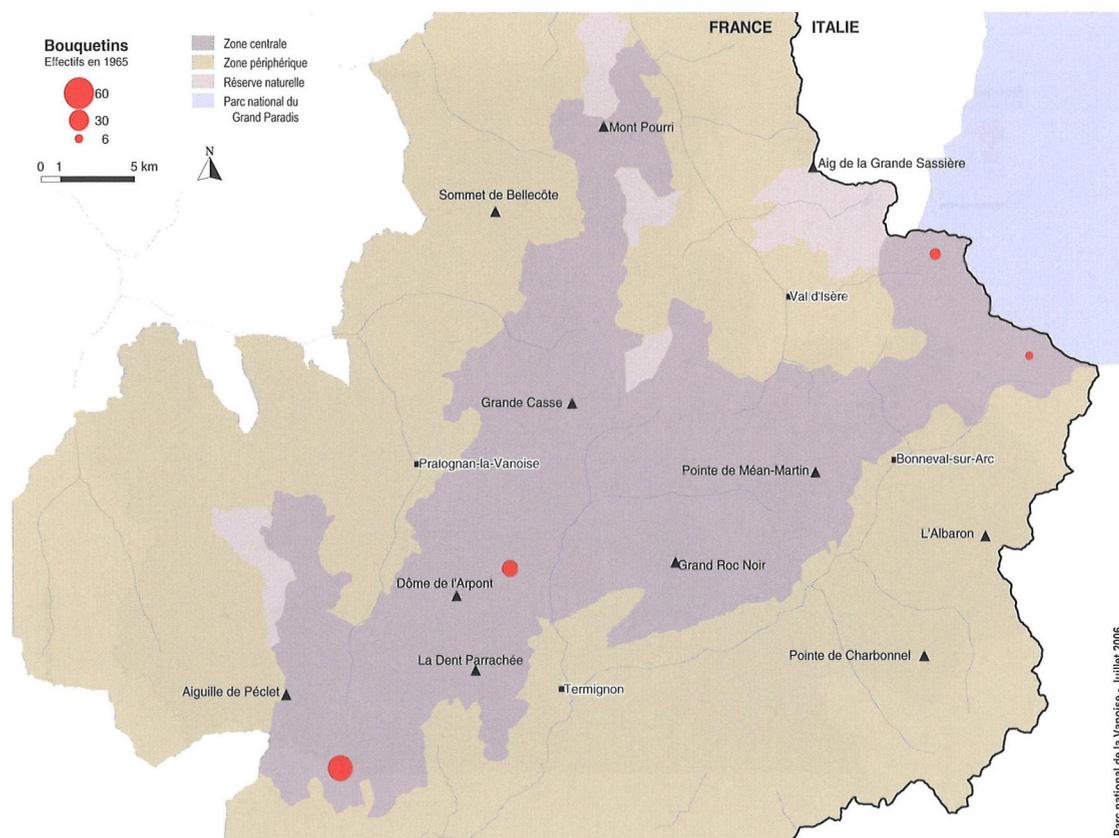
² -Le détail des analyses et modèles de survie utilisés est indiqué dans le rapport de DEA d'E. VIOLLET (2003).

Ce résultat s'avère conforme aux résultats attendus pour une espèce dimorphique (GAILLARD *et al.*, 2003), du fait d'une compétition pour la reproduction entre les mâles plus importante que celle des femelles, les mâles entrant dans l'hiver en disposant de moins de réserves corporelles que les femelles. De plus, les mâles semblent montrer une plus forte susceptibilité au stress nutritionnel (CLUTTON BROCK *et al.*, 1982, TOÏGO et GAILLARD, 2003) ainsi que, probablement, aux avalanches, de par leur taille.

3. OCCUPATION DE L'ESPACE

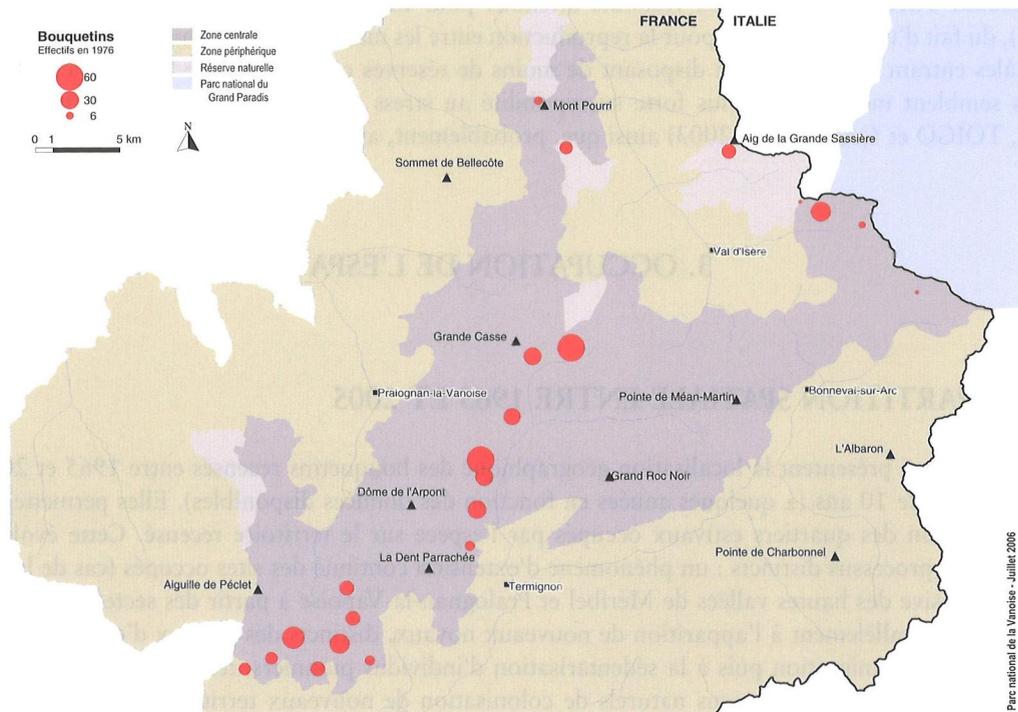
3.1. RÉPARTITION SPATIALE ENTRE 1965 ET 2005

Les cartes 2 à 6 présentent la localisation géographique des bouquetins recensés entre 1965 et 2005, à un pas de temps de 10 ans (\pm quelques années en fonction des données disponibles). Elles permettent d'illustrer l'évolution des quartiers estivaux occupés par l'espèce sur le territoire recensé. Cette évolution fait apparaître 2 processus distincts : un phénomène d'extension continue des sites occupés (cas de la colonisation progressive des hautes vallées de Méribel et Pralognan-la-Vanoise à partir des secteurs de Modane et Termignon) parallèlement à l'apparition de nouveaux noyaux, distincts des noyaux d'origine (phénomène saltatoire lié à la migration puis à la sédentarisation d'individus pionniers, tel que pour la population de Pralognan-Bochor). Ces processus naturels de colonisation de nouveaux territoires par le bouquetin des Alpes ont, toutefois, été renforcés au sein du Parc national de la Vanoise par les réintroductions effectuées sur les communes de Peisey-Nancroix et Champagny-en-Vanoise en 1969 et 1980.

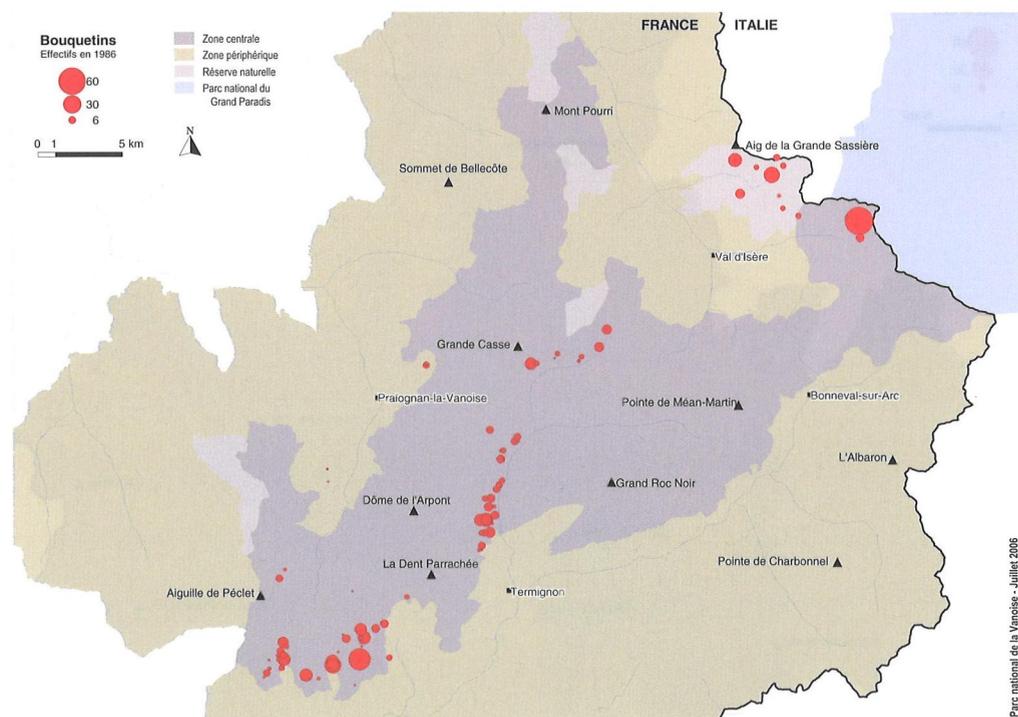


Carte 2. Répartition spatiale des bouquetins dans le Parc national de la Vanoise : effectifs en 1965

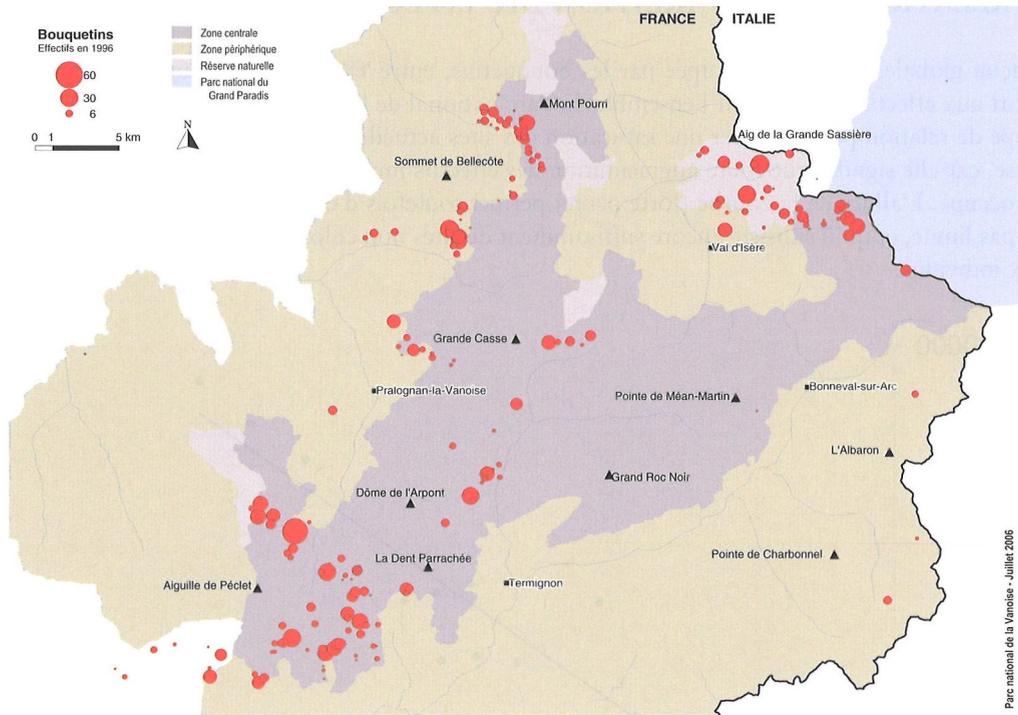
PARC NATIONAL DE LA VANOISE



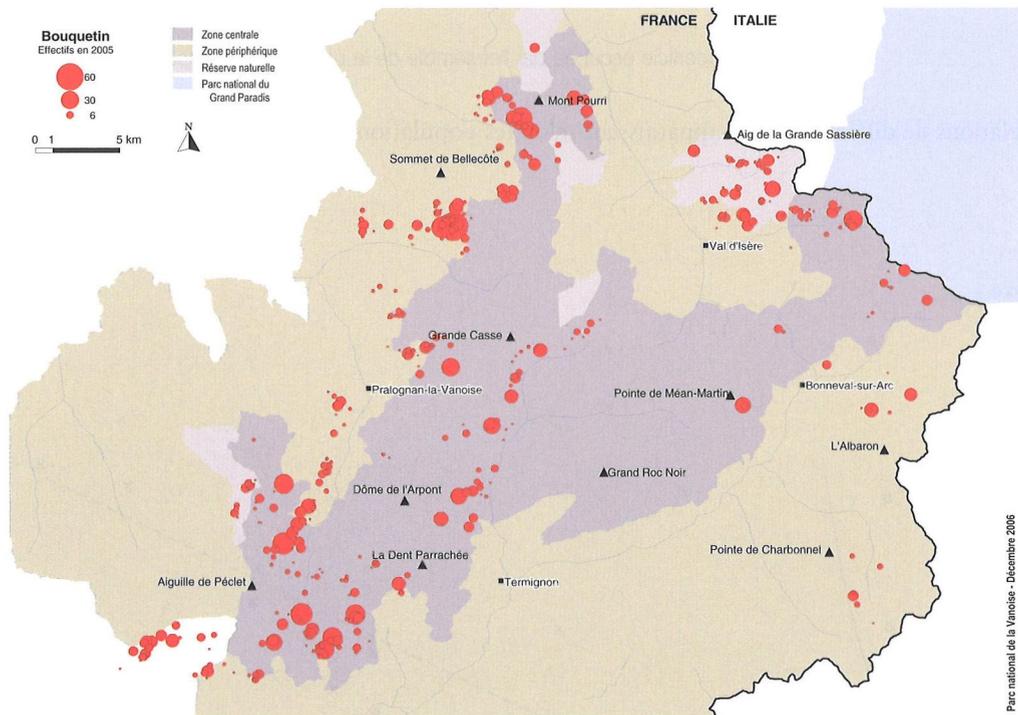
Carte 3. Répartition spatiale des bouquetins dans le Parc national de la Vanoise : effectifs en 1976



Carte 4. Répartition spatiale des bouquetins dans le Parc national de la Vanoise : effectifs en 1986
 Cette carte s'avère incomplète concernant la population de Peisey-Champagny et Bonneval-sur-Arc.



Carte 5. Répartition spatiale des bouquetins dans le Parc national de la Vanoise : effectifs en 1996



Carte 6. Répartition spatiale des bouquetins dans le Parc national de la Vanoise : effectifs en 2005

3.2. RELATION ENTRE VARIATION DES EFFECTIFS ET SURFACE OCCUPÉE

De façon globale, la surface occupée par les bouquetins, entre 1991 et 2005, augmente linéairement par rapport aux effectifs recensés sur l'ensemble du Parc national de la Vanoise (figure 10 ; $R^2=0,83$; $p<0,001$). Ce type de relation peut suggérer une saturation des sites actuellement utilisés par l'espèce, sur le territoire recensé, car elle signifie que toute augmentation des effectifs implique une augmentation parallèle du territoire occupé. L'allure de la courbe (forte pente) permet toutefois d'établir que le processus de colonisation n'est pas limité, et qu'il subsiste encore suffisamment de sites non colonisés susceptibles d'accueillir de nouveaux individus.

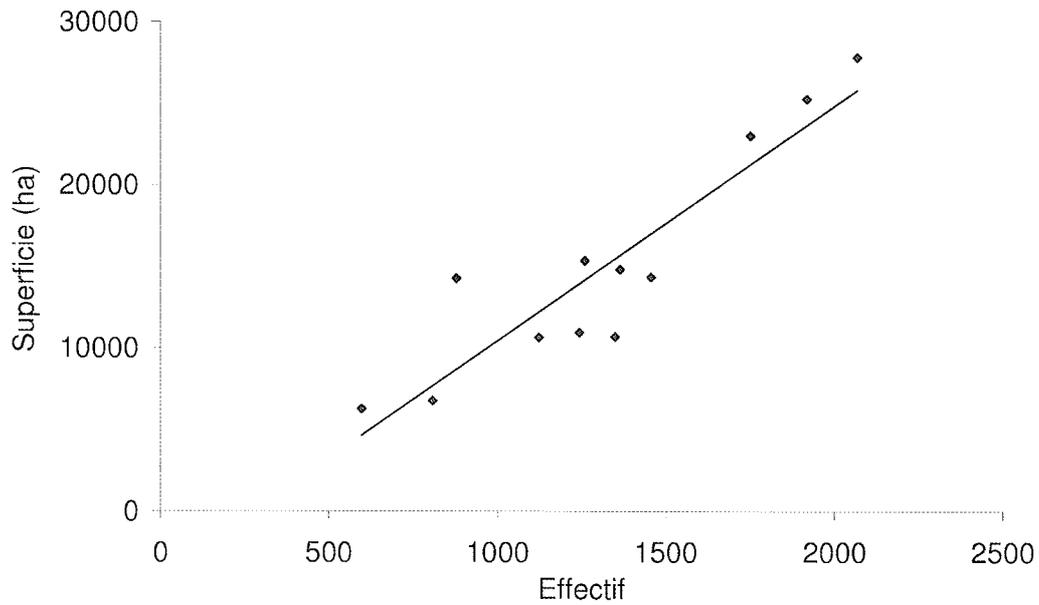


Figure 10. Superficie occupée par l'ensemble de la population recensée

Des relations de différents types apparaissent selon les populations (figure 11).

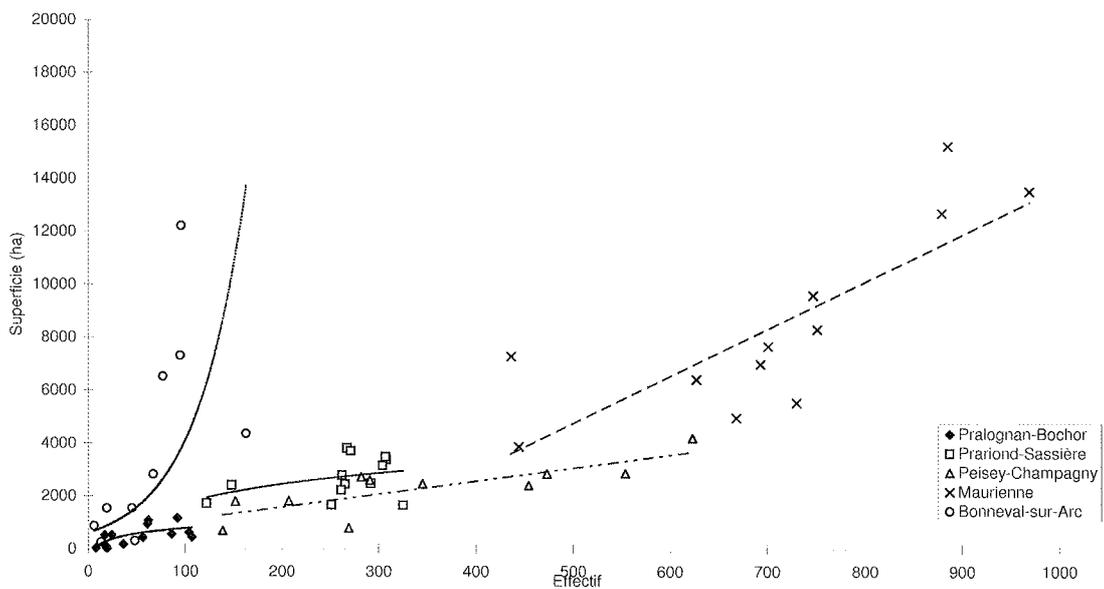


Figure 11. Relations entre les effectifs et la superficie utilisée par population

Pour les populations de Maurienne et de Peisey-Champagny, la relation s'avère linéaire (respectivement : $R^2=0,64$; $p=0,002$ et $R^2=0,65$; $p=0,003$), indiquant que toute augmentation du nombre d'individus implique parallèlement une colonisation de nouveaux territoires. Toutefois, cette augmentation s'avère plus forte pour la population de Maurienne (pente=17,8) que pour celle de Champagny-Peisey (pente=4,9). Une relation de type logarithmique se dégage pour la population de Pralognan-Bochor ($R^2=0,50$; $p=0,004$), dénotant que les effectifs augmentent plus rapidement que la superficie utilisée par les individus. Pour la population de Bonneval-sur-Arc, à l'inverse, une relation de type exponentielle se dégage ($R^2=0,48$; $p=0,027$). Ce résultat souligne que l'augmentation de la superficie utilisée s'avère plus importante que celle des effectifs (processus de colonisation entraînant une dispersion des individus sur le territoire ou biais lié à l'augmentation du nombre de quartiers de comptage ?). Pour ce qui concerne la population de Prariond-Sassièrre, aucune relation significative ne peut être mise en évidence entre la variation des effectifs et celle de la superficie utilisée. Ce résultat concorde avec le fait que cette population est très largement dépendante de l'ampleur des migrations individuelles entre les secteurs italiens et français.

4. DISCUSSION ET CONCLUSIONS

D'un point de vue démographique, l'accroissement mesuré à l'aide des données issues des dénombrements estivaux montre, en considérant l'ensemble des effectifs recensés, un taux intrinsèque d'accroissement annuel modéré : proche de 1,06, alors que celui correspondant aux potentialités de l'espèce s'élève à 1,37. Cependant, de grandes différences existent entre les populations (de 1,02 à 1,24). L'analyse conjointe de ce paramètre, de la sex-ratio ainsi que de l'évolution de la distribution spatiale des individus, permet d'établir le statut des populations en 2005. Ainsi, la population de Maurienne (population originelle) s'avère en faible accroissement numérique sur l'ensemble des secteurs recensés et montre une structure (proportion des individus de chaque sexe) stable. Elle peut être considérée comme étant en équilibre avec le milieu (c'est-à-dire que la capacité limite d'accueil du site a été atteinte), ce qui n'exclut pas qu'elle puisse alimenter de nouveaux noyaux situés sur des sites adjacents (secteur d'Orelle et population située dans le massif des Encombres notamment). Cependant, toute augmentation des effectifs nécessite l'utilisation de nouveaux territoires. La population de Peisey-Champagny montre, malgré l'ancienneté relative des opérations de réintroduction (1969 et 1980), un taux intrinsèque d'accroissement non négligeable (1,10), supérieur à celui de la population de Maurienne. Parallèlement à l'augmentation des effectifs, une colonisation progressive de l'espace se produit mais de faible ampleur, indiquant que la capacité limite d'accueil du site n'a pas encore été atteinte. Pour le noyau de Pralognan-Bochor, pouvant être alimenté par l'une ou l'autre des populations précédentes, le taux d'accroissement des effectifs s'avère élevé (1,18) et la structure de la population instable (valeurs de la sex-ratio très variables d'une année à l'autre). Ce dernier paramètre suggère que l'augmentation constatée résulte plutôt d'une immigration d'individus provenant des populations adjacentes que de l'accroissement d'un noyau de population bien constitué. L'évolution de la distribution spatiale de cette population (augmentation des effectifs de plus grande ampleur que celle de la superficie) indique que, de même que pour la population de Peisey-Champagny, la capacité limite d'accueil du site n'a pas encore été atteinte. Pour ce qui concerne les populations de Prariond-Sassièrre et de Bonneval-sur-Arc, leur statut reste difficile à préciser, du fait de leur relation avec celles situées côté italien (Val de Rhêmes et vallées frontalières du Parc national du Grand Paradis). Toutefois, les données concernant la population de Prariond-Sassièrre (taux d'accroissement très faible [1,02], sex-ratio stable, absence de corrélation entre l'évolution des effectifs et celle de la surface utilisée) semblent indiquer que ce site n'est plus en voie de colonisation, l'ensemble des secteurs potentiellement favorables ayant, probablement, été colonisés. Il serait intéressant d'étendre les secteurs de comptage sur des territoires adjacents (en particulier, rive droite de l'Isère) afin d'évaluer si de nouvelles colonisations se produisent. Concernant la population de Bonneval-sur-Arc, l'ensemble des paramètres étudiés rend compte d'un noyau encore instable, avec une forte dispersion des individus sur les secteurs recensés et une structure de la population très variable, composée majoritairement de femelles. Cette variabilité traduit le fait que, de la même façon que pour la population de Prariond-Sassièrre,

ce noyau est composé, pour partie (en particulier en rive gauche de l'Arc), d'individus migrant d'un côté à l'autre de la frontière, en fonction des saisons.

Du point de vue du fonctionnement des populations, le suivi fin de la reproduction de femelles marquées ainsi que de la survie d'individus adultes a permis de mettre en évidence la mise en place de mécanismes de régulation naturelle au sein des populations pour lesquelles la capacité limite d'accueil du milieu a été atteinte. Ainsi, la comparaison des résultats obtenus au sein de la population de Maurienne avec ceux observés pour des populations plus récemment réintroduites, telles que celles de Peisey-Champagny et du Champsaur (Parc national des Écrins) suggère une modification du taux de recrutement (proportion d'individus nouveaux accédant à la reproduction chaque année), résultant de la variation de la maturité sexuelle des femelles (élévation de l'âge de primiparité dans les populations les plus anciennement établies) ainsi que du succès d'élevage des jeunes (voisin de 50% pour la Maurienne et très variable selon les femelles tandis qu'il peut atteindre 80% dans le Champsaur [VIOLLET, 2003]). Parallèlement, le taux de survie des adultes suivis dans les populations de Maurienne et de Prariond-Sassière, montre une diminution avec l'âge des individus moins importante que celle observée dans les populations de Peisey-Champagny (GIRARD, 2000) et du Champsaur (VIOLLET, 2003). Ce résultat suggère une augmentation du temps de renouvellement des générations (vieillesse de la population et diminution du taux de recrutement) pour les populations ayant atteint la capacité limite d'accueil du milieu. La variation des paramètres de la démographie entre les populations peut être expliquée par un effet de la densité, déterminant, en particulier, l'accès des individus aux ressources trophiques et aux zones refuges, lesquelles affectent leur condition physique. Or, cette dernière serait, chez les ongulés, un facteur déterminant du succès reproducteur des individus (FESTABIANCHET *et al.*, 1995) au travers du taux de parturition des femelles (CAMERON, 1994 ; CLUTTON-BROCK *et al.*, 1997) ainsi que du poids des jeunes à la naissance, conditionnant pour partie leur survie ultérieure (CAMERON et VERHOEFF, 1994 ; VAN VUREN et BRAY, 1986).

D'un point de vue spatial, la répartition des individus apparaît, après 40 ans, encore hétérogène sur l'ensemble du Parc national de la Vanoise, de larges zones étant très peu fréquentées par les animaux. Il serait intéressant d'analyser si ces sites s'avèrent réellement propices au développement de l'espèce (en s'appuyant sur les caractéristiques de l'habitat en fonction des besoins écologiques de l'espèce³) ou si des facteurs externes (activités humaines telles que le pastoralisme) contrecarrent l'établissement de nouvelles colonies.

Pour ce qui concerne l'aspect méthodologique, assurer un "monitoring" des populations est indispensable pour apporter des éléments permettant d'identifier précocement des problèmes de conservation et suggérer des solutions adaptées (THOMAS, 1996). L'objectif d'un tel suivi est donc de pouvoir acquérir des éléments intrinsèques à l'espèce : évolution des effectifs, structure de la population (sex-ratio, répartition des différentes classes d'âge), distribution spatiale (occupation du territoire, zones à enjeux particuliers [mises-bas, sites refuges en hiver]), état sanitaire ; et de pouvoir apprécier les éléments susceptibles d'affecter son fonctionnement (maladies, épisodes climatiques particuliers, compétition entre animaux sauvages et domestiques, pression touristique, arrivée de nouveaux prédateurs, ...). Les comptages globaux permettent d'obtenir des informations au niveau quantitatif (nombre minimum d'individus), qualitatif (structure de la population selon les différentes classes d'âge) et spatial, constituant les fondements de la connaissance des évolutions démographiques et territoriales des populations, pouvant être approfondies par des études plus spécialisées. De plus, les résultats sont facilement compréhensibles par les populations locales ou touristiques très demandeuses par ailleurs. Cependant, ils s'avèrent lourds à mettre en place (mobilisation d'un personnel nombreux et qualifié) et cette méthode arrive parfois à saturation pour les populations proches de la stabilité (répartition spatiale étendue et variation réelle de l'effectif des populations inférieure aux variations dues aux aléas de la méthode de dénombrement utilisée). De plus, ce type de protocole ne permet pas de recueillir l'ensemble des éléments nécessaires pour comprendre correctement le fonctionnement des populations (GAILLARD *et al.*, 2003). Par ailleurs, le suivi d'individus marqués apporte des informations d'ordre qualitatif concernant les taux vitaux de l'espèce (reproduction et survie) et renseignent de façon ponctuelle sur l'état sanitaire des populations (grâce aux analyses réalisées sur des échantillons biologiques recueillis lors de la capture des individus). Toutefois, ce type de collecte d'information ne concerne qu'un nombre limité d'individus, et la représentativité des résultats obtenus dépend de leur répartition en classes de sexe et d'âge ainsi qu'au sein des différentes populations présentes. De plus, il nécessite un suivi régulier

3 -Thématique ayant fait l'objet, de 2002 à 2004, d'un programme Interreg III A avec le Parc national du Grand Paradis (Italie) et en collaboration avec l'Institut de recherche sur les grands mammifères (INRA - Toulouse).

au cours de l'année afin de disposer d'informations fiables et précises concernant chacun des individus marqués. En complément à ces 2 protocoles, des informations d'ordre plus général ou ponctuel (problèmes sanitaires spécifiques, mortalité exceptionnelle, problèmes de dérangement, ...) peuvent être acquises par une observation visuelle des individus rencontrés au cours des tournées de terrain des agents.

Ainsi, la collecte de données fiables et suffisamment complètes pour permettre de statuer sur le fonctionnement des populations s'avère difficile par l'utilisation d'une seule méthode. Elle nécessite la mise en œuvre d'un suivi associant plusieurs types de protocoles, chacun d'eux permettant d'apporter un type d'information bien spécifique. Un travail de doctorat a débuté à ce sujet en automne 2004, afin de définir la (ou les) méthodologie(s) la (ou les) plus pertinente(s) pour garantir un monitoring efficace de l'espèce compatible avec la disponibilité des personnels de terrain.

Toutefois, l'obtention de telles informations est indispensable pour garantir une protection optimale de l'espèce qui, aujourd'hui encore, n'a pas complètement recolonisé l'ensemble des sites qui lui sont potentiellement favorables (*cf.* carte de répartition en 2005). Sans nier l'existence de problèmes ponctuels liés au comportement de l'espèce au printemps (descente des animaux, souvent des mâles, rassemblés en groupes pouvant dépasser 50 individus, vers des prairies à usage agricole situées en fond de vallée, dont la reprise est plus précoce qu'en haute altitude), la mise en évidence d'un processus de limitation naturelle des effectifs, et l'existence de vastes territoires encore inoccupés, rendent inopportun, pour cette espèce, la mise en place de protocoles de régulation. De plus, des études génétiques récentes (MAUDET *et al.*, 2002) montrent la nécessité de poursuivre encore des efforts de restauration de l'espèce comme par exemple dans le Parc national du Mercantour.

Remerciements

L'implication forte de l'ensemble des agents de terrain du Parc national de la Vanoise, ainsi que d'organismes partenaires (dont ONCFS, ONE, autres parcs nationaux ou régionaux, mais la liste n'est pas exhaustive) doit être soulignée car elle seule a permis le bon déroulement des opérations de dénombrement pendant toute la période d'étude. De même, les captures et le suivi des étagnes marquées n'auraient pu être menés à bien sans la participation active des agents du secteur de Modane. Je tiens, également, à remercier Jean-Pierre Martinot ainsi que Dominique Gauthier pour la relecture critique de ce manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

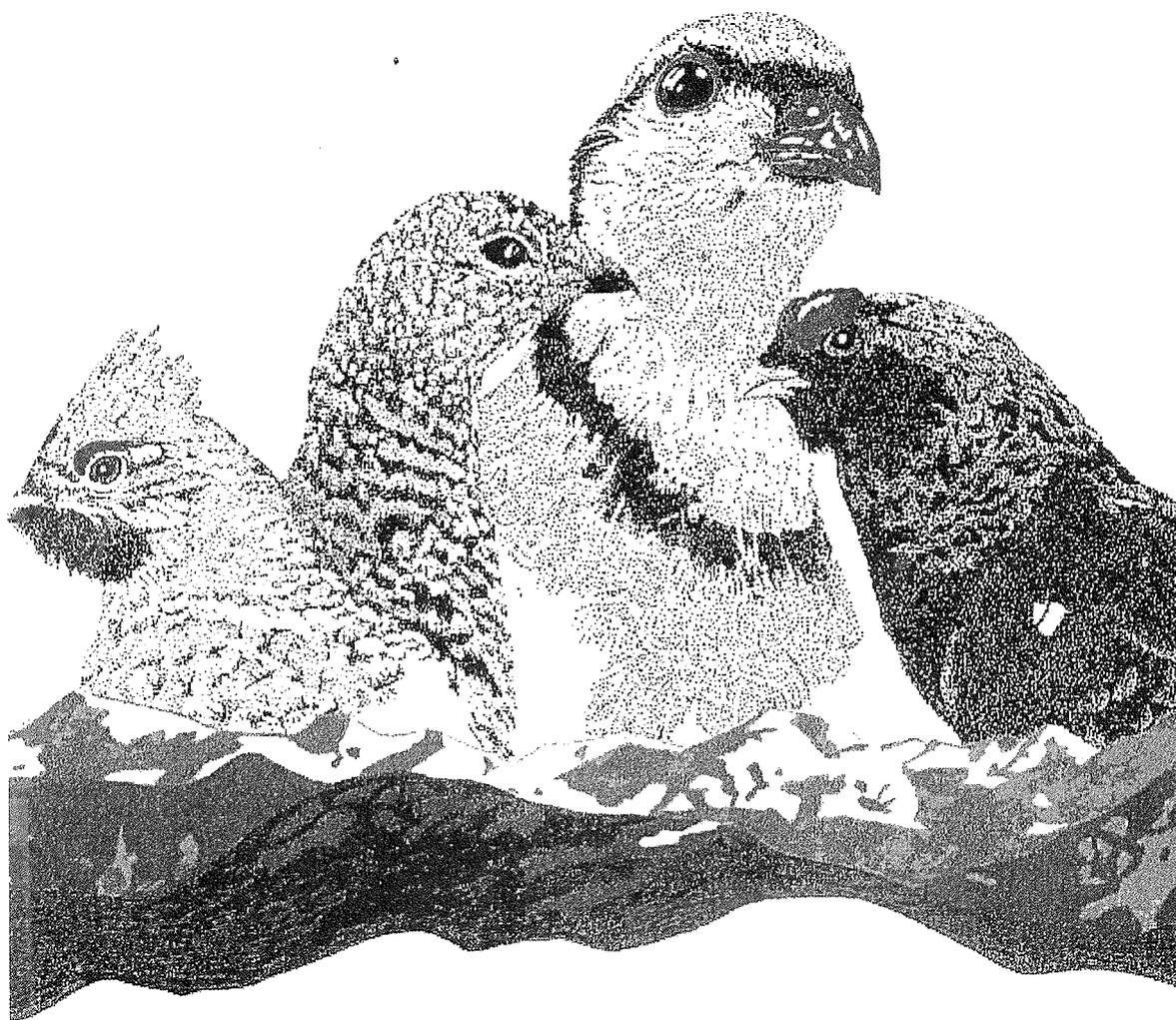
- BARBAULT (R.), 1990. *Écologie générale : Structure et fonctionnement de la biosphère*. Paris : Masson, Paris. 269 p.
- BERDUCOU (C.), 1983. La technique du "pointage-flash", base du suivi scientifique du cheptel isard (exemple d'application au parc national des Pyrénées). *Thériologie Pyrénéenne*, 60p.
- CAMERON (R.D.), 1994. Reproductive pauses by female caribou. *J. Mamm.*, 75(1) : 10-13.
- CAMERON (R.D.) et VERHOEFF (J.M.), 1994. Predicting parturition rate of caribou from autumn body mass. *J. Wildl. Manage.*, 58(4) : 674-679.
- CLUTTON-BROCK (T.H.), GUINNESS (F.E.) et ALBON (S.D.), 1982. *Red deer: behavior and ecology of two sexes*. University of Chicago, Chicago, USA.
- CLUTTON-BROCK (T.H.); ILLIUS (A.W.), WILSON (K.), GRENFELL (B.T.), MACCOLL (A.D.C.) et ALBON (S.D.), 1997. Stability and instability in ungulate populations : an empirical analysis. *Am. Nat.*, 149 : 195-219.
- CROOK (J.H.), ELLIS (J.E.) et GOSS-CUSTARD (J.J.), 1976. Mammalian social systems : structure and function. *Anim. Behav.*, 24 : 261-274.
- DARINOT (F.) et MARTINOT (J.-P.), 1994. Les populations de Bouquetins des Alpes (*Capra ibex ibex* L.) dans le Parc national de la Vanoise : bilan de trente années de protection. *Trav. sci. Parc natl. Vanoise*, XVIII: 177-204.
- EBERHARDT (L.L.), 1985. Assessing the dynamics of wild populations. *J. Wildl. Manage.*, 49(4) : 997-1012.
- FAURE (E.) et GAUTHIER (D.), 1988. Évolution des effectifs des populations de bouquetin des Alpes dans le Parc national de la Vanoise. Rapport interne. Chambéry : Parc national de la Vanoise. 21 p.
- FESTA-BIANCHET (M.), JORGENSON (J.T.), LUCHERINI (M.) et WISHART (W.D.), 1995. Life history consequences of variation of age of primiparity in bighorn ewes. *Ecology*, 76 (3) : 871-881.

4 -Travail réalisé à l'Université de Lyon 1 (doctorat 3^{ème} cycle sous la responsabilité de J-M. Gaillard et M. Festa-Bianchet) et associant les parcs nationaux des Écrins, du Mercantour, du Grand-Paradis.

- GAILLARD (J.M.), DELORME (D.), BOUTIN (J.M.), VAN LAERE (G.), BOISAUBERT (B.) et PRADEL (R.), 1993. Roe deer survival patterns : a comparative analysis of contrasting populations. *J. Anim. Ecol.*, 62 : 778-791.
- GAUTHIER (D.), MARTINOT (J.-P.), CHOISY (J.-P.), MICHALLET (J.), VILLARET (J.C.) et FAURE (E.), 1991. Le Bouquetin des Alpes. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, Suppl.6 : 233-275.
- GIRARD (I.), 2000. Dynamique des populations et expansion géographique du bouquetin des Alpes (*Capra ibex ibex* L.) dans le Parc national de la Vanoise. Thèse Doctorat : Sciences biologiques fondamentales et appliquées : Université de Savoie. 318 p.
- GIRARD (I.), GAUTHIER (D.) et MARTINOT (J.-P.), 1998. Évolution démographique des populations de bouquetins des Alpes (*Capra ibex ibex*) présentes dans le Parc national de la Vanoise ou réintroduites à partir de celui-ci. In : Proceedings of the IUGB XXIIIrd Congress, Lyon, France, 1-6 September 1997. Ed. Havet, P. ; Taran, E. et Berthos, J.C. *Gibier et Faune sauvage, Game and Wildlife*, 19 (Hors série, Tome 2) : 417-431.
- HARS (J.) et GAUTHIER (D.), 1984. Suivi de l'évolution de la kératoconjonctivite sur le peuplement d'ongulés sauvages du Parc national de la Vanoise en 1983. *Trav. sci. Parc natl. Vanoise*, XIV : 157-210.
- LEBRETON (J.-D.) et MILLIER (C.), 1982. *Modèles dynamiques déterministes en biologie*. Paris : Masson.
- MAUDET (C.), MILLER (C.), BASSANO (B.) et al., 2002. Microsatellite DANN and recent statistical methods in wildlife conservation and management: applications in Alpine Ibex (*Capra ibex ibex*). *Molecular Ecology*, 11 : 421-436.
- MAUZ (I.), 2003. Protection du bouquetin des Alpes et construction du parc national de la Vanoise. *Cosmopolitiques*, 3 : 81- 92.
- SEAMAN (D.E.) et POWELL (R.A.), 1996. An evaluation of the accuracy of Kernel density estimators for home range analysis. *Ecology*, 77 (7) : 2075-2085.
- STÜWE (M.) et GRODINSKY (C.), 1987. Reproductive Biology of Captive Alpine Ibex (*Capra ibex ibex*). *Zoo Bio-logy*, 6 : 331-339.
- TERRIER (G.), CHOISY (J.-P.), GAUTHIER (D.), MICHALLET (J.) et VILLARET (J.C.), 1994. Approche comparative des modalités d'occupation de l'espace par les populations de bouquetins des Alpes françaises. *Trav. sci. Parc natl. Vanoise*, XVIII : 249-270.
- THOMAS (L.), 1996. Monitoring long-term population change : why are there so many analysis method ? *Ecology*, 77(1) : 49-58.
- TOÍGO (C.) et GAILLARD (J.M.), 2003. Causes of sex-biased adult survival in ungulates : sexual size dimorphism, mating tactic or environment harshness. *Oikos* 101: 376-384.
- VAN VUREN (D.) et BRAY (M.P.), 1986. Population dynamics of bison in the Henry Mountains, UTAH. *J. Mamm.*, 67(3) : 503-511.
- VIOLLET (E.), 2003. Étude des processus démographiques chez le bouquetin des Alpes (*Capra ibex ibex*) : une alternative aux dénombrements classiques ? DEA : Analyse et modélisation des systèmes biologiques : Université Lyon 1, Villeurbanne.
- WIERSEMA (G.) et GAUTHIER (D.), 1990. Statut du bouquetin des Alpes : contribution à la réintroduction et à la gestion de cette espèce. *Trav. sci. Parc natl. Vanoise*, XVII : 235-252.
- WORTON (B.J.), 1989. Kernel methods for estimating the utilisation distribution in home-range studies. *Ecology*, 70 (1) : 164-168.

ÉTUDES COMPLÉMENTAIRES
SUR L'AVIFAUNE DE MONTAGNE EN VANOISE

I. GALLIFORMES DE MONTAGNE :
RELEVÉS DE TERRAIN ET EXPLOITATION DES DONNÉES



Dessin : Robert CORTI (ONCFS)

Préambule

Dans le cadre de leurs missions de terrain, les personnels des espaces protégés peuvent se voir confier des tâches d'inventaires biologiques qui permettent de nourrir des travaux de recherche pouvant déboucher sur des propositions de gestion des espèces animales et végétales. Le cas des Galliformes de montagne dans le périmètre du Parc national de la Vanoise est symptomatique à cet égard. En une dizaine d'années, plusieurs milliers de notations ont été collectées sur les 4 espèces présentes : Lagopède alpin *Lagopus mutus*, Tétrasyre *Tetrao tetrix*, Perdrix bartavelle *Alectoris graeca* et Gélinotte des bois *Bonasa bonasia* (par importance numérique décroissante), accompagnées d'un positionnement dans l'espace éco-géographique (altitude, versant, pente, paysage végétal et minéral) ; elles ont été soumises à des traitements statistiques plus ou moins sophistiqués dont les résultats ont un double intérêt éco-faunistique et méthodologique.

En ce qui concerne le premier point, la démarche a porté sur les **données brutes** relatives aux trois espèces majeures étudiées dans un espace tridimensionnel altitude / versant / paysage ; un indice "ubac / adret" et un indice "milieux" ont été définis pour exploiter **de manière univariée** les quelque 3 300 observations disponibles et mieux définir les niches écologiques des trois espèces. Lagopède et Tétrasyre sont mieux séparés par l'altitude que par les versants, l'inverse pour Lagopède et Bartavelle d'une part, Bartavelle et Tétrasyre d'autre part ; les trois espèces connaissent des variations saisonnières d'altitude, d'exposition et de milieux plutôt parallèles ; le Tétrasyre est l'espèce la moins mobile dans l'espace-temps considéré. La meilleure séparation des niches écologiques des trois espèces se fait dans le plan versants / milieux ; ainsi les trois Galliformes juxtaposent-ils leur distribution plus qu'ils n'entrent en compétition dans l'espace écologique.

En ce qui concerne le second point, une amélioration est apportée en prenant en compte les surfaces couvertes par chacun des facteurs mésologiques, accessibles par SIG (Système d'information géographique) ; elle s'impose même pour les milieux marginalement représentés (comme les faibles pentes), qui risquent sans cela de voir sous-estimé leur rôle écologique. Des résultats nouveaux sont apportés, d'une part sur le facteur "pente" jusqu'alors négligé, d'autre part sur la Gélinotte des bois dont les observations dépassent désormais la centaine.

Enfin, une analyse plus sophistiquée des données brutes a été conduite grâce à un "*modèle global multivarié intégrant toutes les variables environnementales, afin de déterminer quelle variable contribue le mieux à la discrimination des niches. Contrairement à l'analyse univariée, l'analyse multivariée peut être utilisée pour construire un modèle à partir de plusieurs variables prenant en compte la variabilité expliquée par les corrélations entre variables*". Bien qu'améliorant notre compréhension des variations des niches écologiques dans l'espace-temps de la montagne, les résultats ne contredisent pas ceux précédemment obtenus par la méthodologie simplifiée.

En conclusion, une démarche pragmatique et "économe", prenant en compte les possibilités de collecte et de traitement de données dans un établissement comme le Parc national de la Vanoise reste soutenable, les distorsions apportées par l'utilisation univariée des données brutes demeurant de second ordre. L'échantillonnage doit néanmoins rester une préoccupation première ; ainsi, malgré les possibilités apportées par les relevés SIG, il paraît opportun de conserver la typologie simplifiée des milieux figurant dans les fiches de notation jusqu'alors utilisées par les personnels de terrain.

SUR LA SÉPARATION DES NICHES ÉCOLOGIQUES CHEZ LES GALLIFORMES DE MONTAGNE EN VANOISE

par Jean-Pierre MARTINOT¹ et Philippe LEBRETON²

À la mémoire de Philippe BENOIT, agent technique du Parc national de la Vanoise

Résumé. Une étude univariée a été conduite des facteurs écologiques : altitude, exposition, paysage, régissant la distribution en Vanoise des trois Galliformes de montagne : Lagopède alpin *Lagopus mutus*, Tétràs lyre *Tetrao tetrix*, Perdrix bartavelle *Alectoris graeca*. Un indice "ubac / adret" et un indice "milieux" ont été définis pour quantifier et comparer des relations jusqu'alors considérées sous un angle plutôt qualitatif et autécologique. L'analyse de quelque 3 300 observations recueillies en une décennie dans le cadre du "programme Galliformes" du Parc national de la Vanoise amène aux principales conclusions suivantes, relatives à la séparation des niches écologiques des trois espèces :

- Lagopède et Tétràs lyre sont mieux séparés par l'altitude que par les versants, l'inverse pour Lagopède et Bartavelle d'une part, Bartavelle et Tétràs lyre d'autre part ;

- les trois espèces connaissent des variations saisonnières d'altitude, d'exposition et de milieux plutôt parallèles, l'amplitude des variations de milieux étant plus faible que celle de la variation altitudinale proprement dite, du moins pour Lagopède et Bartavelle ; le Tétràs lyre est l'espèce la moins mobile dans l'espace-temps considéré ;

- dans un espace à trois dimensions (altitude, exposition, milieu), la meilleure séparation des niches écologiques des trois espèces se fait dans le plan versants / milieux ; le relatif effacement du paramètre altitudinal (au sens thermique) autorise donc probablement l'extrapolation de ces conclusions à d'autres secteurs ou massifs montagneux d'Europe occidentale moyenne

Mots-clés : Galliformes. Alpes du Nord. Niches écologiques. Altitude. Exposition. Paysage.

Separation of Ecological Niches, or how Galliform Birds live together in Vanoise

Summary. A univariate study was conducted on ecological factors : altitude, exposition and landscape, governing the distribution of three mountain Galliform bird species : Ptarmigan *Lagopus mutus*, Black grouse *Tetrao tetrix*, Rock partridge *Alectoris graeca*. Two "north / south" and "landscape" indices have been defined to quantify and compare relationships which to date were considered from a qualitative and autoecological point of view only. The analysis of around 3300 observations recorded over a decade, lead to the following main conclusions, relative to the separation of the ecological niches of the three Galliform species :

- Ptarmigan and Black grouse are better separated with altitude than orientation, the inverse for Ptarmigan and Rock partridge on the one side, and Rock partridge and Black grouse on the other ;

- the three species are subjected to seasonal variations with respect to altitude, exposition and to more or less parallel landscape, the amplitude of the landscape variations being weaker than that of altitudinal variation, at least for Ptarmigan and Black grouse. The latter species is the least mobile in the time-space considered ;

- in a three dimensional space (altitude, exposition, landscape), the best separation of the ecological niches of the three species are obtained in the plane orientation / landscape ; the relative withdrawal of the altitudinal parameter (from a thermal sense) thus probably allows the extrapolation of the conclusions with other sectors or Western Europe mountain ranges.

Key Words : Galliform birds. French Northern Alps. Ecological niches. Elevation. Orientation. Landscape.

1 - Mission faune au Pôle patrimoine naturel du Parc national de la Vanoise, B.P. 705, F-73007 Chambéry cedex.

2- Fédération Rhône-Alpes de protection de la nature et Conseil scientifique du Parc national de la Vanoise.

I - INTRODUCTION

La cohabitation d'espèces animales apparentées connaît deux situations apparemment contradictoires : à petite échelle (= niveau biogéographique, par exemple domaine ou secteur bioclimatique), les Galliformes de montagne vivent "en bon voisinage" dans les Alpes ; à grande échelle (= niveau écologique, biotope ou station), l'exclusion doit être au contraire la règle, en vertu de l'adage de GAUSE : "une espèce, une niche écologique". La question ici soulevée relève de la seconde échelle : comment le Lagopède alpin, le Tétrasyre et la Perdrix bartavelle qui, vus de la plaine, relèvent plutôt d'un même ensemble climatique et alimentaire, opposé à celui des Perdrix grise et rouge de l'étage planitiaire-collinéen, peuvent-ils cohabiter en montagne ?

Le même facteur de milieu peut en effet jouer à deux niveaux : ce sont bien de faibles températures qui retiennent certains Galliformes en altitude mais, plus finement, le Lagopède surplombe alors le Tétrasyre, moins "cryophile".

De nombreuses études et synthèses (d'ordre biologique, éthologique, écologique) ont évidemment été consacrées à chacune des espèces concernées (voir par exemple GLUTZ von BLOTZHEIM *et al.*, 1973 ; GEROUDET, 1978 ; CRAMP *et al.*, 1980 ; HOYO *et al.*, 1994 ; MIQUET et DEANA, 2004), mais la quantification et la confrontation de ces données restent relativement rares dans une optique synécologique. La question de l'échelle spatiale est également posée, depuis la station ou groupe de stations (de l'ordre de quelques km² ; BOUDAREL, 1987) jusqu'au secteur biogéographique (par exemple Alpes du Nord, de l'ordre de 10 000 km² ; LEBRETON, 1982), en passant par le massif (de l'ordre de 100 km² ; GONZALEZ et NOVOA, 1989). Notre contribution s'appuie sur l'exploitation écologique de plus de 3 000 observations réalisées dans la dernière décennie par les personnels du Parc national de la Vanoise. Fondé sur les mêmes données, un autre travail s'est attaché à des aspects plus méthodologiques (CALENGE *et al.*, 2003) ; les facteurs de milieu seront ici envisagés de manière univariée, leurs interférences mutuelles n'entraînant en fait que des biais de second ordre (voir ci-dessous, notamment les rubriques "étagement" et "versants").

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le présent matériel biologique et mésologique est donc constitué de quelque 3 300 observations³ réparties entre les trois Galliformes de montagne précités, dont les effectifs sont du même ordre de grandeur dans le contexte (marginale, la Gelinotte des bois n'a pas été retenue) (LEBRETON *et al.*, 2000, p. 101-105 et 239). Ces données ont été rassemblées de 1990 à 2000 par les personnels de terrain (une soixantaine de personnes) du Parc national de la Vanoise (*cf.* annexe 1).

Du point de vue chronologique, les années comptent en moyenne 300 observations environ (les trois espèces confondues), inégalement réparties, avec plus de 80 % dans les 5 années 1995-1999. Rien ne permet a priori de supposer que les préférences des oiseaux pour certains types d'habitats puissent varier à l'échelle décennale. Le seul biais constaté est celui d'un léger effet de l'année 1991 sur les fréquences du Lagopède et du Tétrasyre, vraisemblablement dû à la faible taille des échantillons correspondants (respectivement, 24 et 34 observations). Les mois comptent en moyenne 275 observations environ, inégalement réparties, avec près de 60 % dans les 4 mois couvrant d'avril à juillet. La cause en est double : calendrier de terrain des personnels, détectabilité des espèces liée au comportement reproducteur ; le fait est particulièrement net pour le Tétrasyre, dont les parades connaissent leur apogée en mai. Néanmoins, il n'y a pas de mois où le nombre des observations soit inférieur à 18 (Tétrasyre, en août), 21 (Bartavelle, en mars) et 50 (Lagopède, en décembre).

3 - De 3 110 à 3 477 selon les paramètres envisagés, quelques centaines de fiches n'ayant pas été documentées pour la totalité de ceux-ci, notamment pour les paramètres paysagers.

Du point de vue géographique, les opérations ont porté sur plus de 1 500 km² en zones centrale et périphérique du parc national, espace en partie protégé (latitude / longitude *ca* 45°25 N / 06°50 E). Grâce au SIG (Système d'information géographique) et M.N.T. (Modèle numérique de terrain) utilisés par le Parc, les observations peuvent être ponctuellement reportées sur carte et quantifiées. Une interprétation visuelle est possible, par exemple en relation avec les courbes de niveau ou avec les surfaces protégées (voir cartes spécifiques, *cf.* LEBRETON *et al.*, 2000, p. 109-111), mais on peut aussi utiliser ces observations comme matrice de données dans un espace écologique multidimensionnel.

Pour chaque observation, la "fiche-contact" comporte les renseignements suivants (outre le nom de l'observateur) :

- l'**espèce** avec, le cas échéant, des précisions sur les effectifs, l'âge et le sexe (ces paramètres se sont révélés peu exploitables) ;
- la **date** (année, mois et saison, jour et heure) ;
- l'**altitude**, assortie de la latitude et de la longitude, positionnant ainsi la station dans l'espace géographique ;
- au niveau de la station, l'**exposition**, déterminée par le système M.N.T.-I.G.N. à partir du positionnement en latitude / longitude (échelle en octants) ;
- au même niveau, une typification **du milieu paysager** selon une trentaine de rubriques, depuis "neige" jusqu'à "boisements", avec correspondance au système CORINE-Biotopes (annexe 2).

En pratique, chaque observation spécifique peut donc être située dans un espace éco-géographique comportant (au moins) quatre dimensions en partie corrélées :

- **temps** : mois d'observation, le cas échéant regroupés en saisons biologiques (annexe 3) ;
- **altitude** et, le cas échéant, **température** moyenne annuelle, corrigée pour effets de versants (de + 1°C pour les situations Sud à - 1°C pour les situations Nord, en passant par 0°C pour les situations Est, Ouest et zénithales, ces dernières exceptionnelles) ;
- **exposition**, selon une échelle de "sévérité thermo-photo-hydrique" à priori décroissante : N / NW / NE / W / E / SW / SE / S, dont on discutera le bien-fondé ;
- **milieu**, selon une échelle à sept degrés obéissant à un double gradient physionomique et altitudinal (annexe 4).

Le nombre relativement élevé d'observations ne doit pas masquer les risques liés à l'échantillonnage et aux traitements des données. D'une part, les relevés n'ont pas été conduits de manière rigoureusement stratifiée dans l'espace et / ou dans le temps, mais de manière plutôt aléatoire ("à la billebaude"), avec le risque afférent de voir certains profils refléter autant la distribution spatio-temporelle des observateurs que celle des oiseaux ; mais la couverture de terrain et l'expérience des personnels n'ont à priori aucune raison d'avoir délaissé ou favorisé outrancièrement tel secteur topographique ou tel milieu écologique. D'autre part, les divers facteurs de milieu envisagés sont interdépendants, ce qui peut biaiser une approche causale simplifiée ; ainsi, lorsque l'on traite des milieux paysagers, on prend le risque partiel de parler en fait des versants qu'ils occupent préférentiellement avec, par exemple, 77 % des brousses situées en ubac (landes : 67 %, boisements : 65 %, neige : 62 %), ou 69 % des rochers situés en adret (pelouses : 66 %) ; les éboulis sont parfaitement neutres de ce point de vue (d'après *ca* 2 000 observations de belle saison, in CALENGE *et al.*, 2003).

Néanmoins, les principales questions suivantes peuvent être soulevées, pour chaque espèce puis en superposant celles-ci :

- répartition altitudinale annuelle et saisonnière des observations ;
- répartition annuelle et saisonnière des observations selon les versants et les milieux ;
- évolution saisonnière des choix de versants en relation avec l'altitude et les milieux ;
- évolution saisonnière des choix de milieux, en relation avec l'altitude et les versants.

Consécutivement, il devrait être alors possible de mesurer les constituants des niches spécifiques et leurs chevauchements dans l'espace-temps montagnard, répondant ainsi à la problématique initiale, même formulée un peu différemment : comment les trois Galliformes considérés (Lagopède alpin, Tétrás lyre, Perdrix bartavelle) peuvent-ils satisfaire leurs préférences respectifs, s'excluant et cohabitant pourtant à la fois. Nous n'envisagerons pas la dimension alimentaire des niches écologiques, dont on peut toutefois penser qu'elle ne saurait qu'accentuer les différences mises en évidence à partir du milieu ambiant.

III. RÉSULTATS ET DISCUSSION

III. 1. ANALYSE UNIDIMENSIONNELLE

III.1.1. ÉTAGEMENT (MOYENNES ALTITUDINALES ET ÉVOLUTIONS SAISONNIÈRES)

Les répartitions "surfaces de terrain" et "observations de Galliformes" des tranches altitudinales de 100 mètres sont du même ordre de grandeur relatif entre 1 700 et 2 900 mètres (tabl. I), à l'exception de l'intervalle 1 900-2 200 mètres où apparaît une "surcharge" en Tétrás lyre. Entre 1 900 et 2 900 mètres (domaine qui regroupe 95 % des observations de Lagopède, 89 % des observations de Bartavelle et 81 % des observations de Tétrás lyre), les tranches hectométriques couvrent en moyenne 6,4 +/- 1,0 % des surfaces de terrain. À des erreurs de second ordre près, l'échantillonnage est donc représentatif du milieu et les données brutes seront ici utilisées telles quelles, sans pondérations de surfaces (qui font l'objet d'un autre travail méthodologique ; LEBRETON et GIRARD, 2006).

Tranches altitudinales	Surface (km ²)	Surface (en %)	Fiches (n)	Fiches (en %)	Écarts (sur %)
< 1500 m	162.0	8.2	9	0.3	-
1501-1600	50.7	2.6	13	0.4	-
1601-1700	55.1	2.8	30	0.9	-
1701-1800	72.6	3.7	65	1.9	+ 1.8
1801-1900	76.9	3.9	192	5.6	- 1.7
1901-2000	92.9	4.7	393	11.5	- 6.8
2001-2100	103.8	5.2	477	14.0	- 8.8
2101-2200	116.8	5.9	414	12.2	- 6.3
2201-2300	129.1	6.5	282	8.3	- 1.8
2301-2400	140.3	7.1	310	9.1	- 2.0
2401-2500	150.2	7.6	312	9.2	- 1.6
2501-2600	150.9	7.7	262	7.7	0.0
2601-2700	141.0	7.1	253	7.4	- 0.3
2701-2800	129.8	6.6	179	5.3	+ 1.3
2801-2900	111.5	5.8	133	3.9	+ 1.9
2901-3000	89.7	4.6	50	1.5	-
> 3000 m	197.9	10.0	33	1.0	-
Total	1971.2	100.0	3407	100.0	-
Moyenne	-	6.4 +/- 1.0 %		8.9 +/- 3.1 %	-
		entre 1 900 et 2 900 m		entre 1 900 et 2 900 m	

Tableau I. Répartition des tranches altitudinales et des observations de Galliformes dans l'espace Vanoise (SIG)

- Moyennes altitudinales

Par leurs **moyennes altitudinales annuelles** (entre parenthèses, écarts-types), les trois Galliformes s'étagent dans l'ordre Tétrasyre / Bartavelle / Lagopède : **1 990 (147) / 2 209 (277) / 2 526 (230)** mètres. Le tableau II (relatif à l'année) et la figure 1 (relative à l'été ; tabl.III) illustrent le phénomène et permettent de le préciser : la planimétrie des pics des trois espèces fournit les taux de chevauchement suivants (calculés selon la formule $2a / (b + c)$, où a est la surface en commun, b et c les surfaces de chaque espèce) : 43 % entre Tétrasyre et Bartavelle, 56 % entre Bartavelle et Lagopède, 9 % seulement entre Lagopède et Tétrasyre. La figure 2 offre une autre image, basée sur le partage à chaque niveau entre les trois espèces (tabl.IV). Trois secteurs apparaissent : le premier, au-dessus de 2 300 mètres, voit le Lagopède prédominant (94 à 67 % des contacts) et le Tétrasyre marginal (en moyenne 4 %) ; le deuxième, étroit puisque restreint à la tranche 2 200 - 2 300 mètres, voit les trois espèces en contact, la Bartavelle dépassant (de peu) le Lagopède ; le troisième enfin, en dessous de 2 200 mètres, est le domaine d'élection du Tétrasyre (51 à 80 % des contacts), le Lagopède devenant à son tour marginal (en moyenne 4 % des contacts).

Tranches altitudinales	Lagopède		Tétrasyre		Bartavelle	
	nombre	en %	nombre	en %	nombre	en %
> 3000 mètres	32	2.2	-	-	1	0.1
2900-3000 mètres	43	3.0	-	-	7	0.9
2800-2900 mètres	128	2.2	-	-	5	0.6
2700-2800 mètres	152	2.2	-	-	27	3.4
2600-2700 mètres	205	14.4	2	0.2	46	5.7
2500-2600 mètres	210	14.7	3	0.3	49	6.1
2400-2500 mètres	243	17.0 M	6	0,5	63	7.8
2300-2400 mètres	209	14.6	13	1.1	88	11.0
2200-2300 mètres	101	7.1	61	5.2	120	14.9
2100-2200 mètres	74	5.2	210	17.8	130	16.2 M
2000-2100 mètres	24	1.7	340	28.9 M	113	14.1
1900-2000 mètres	7	0.5	314	26.7	72	9.0
1800-1900 mètres	-	-	147	12.5	45	5.6
1700-1800 mètres	-	-	46	3.9	19	2.4
1600-1700 mètres	-	-	24	2.0	6	0.7
1500-1600 mètres	-	-	9	0.8	4	0.5
1400-1500 mètres	-	-	1	0.1	3	0.4
< 1400 mètres	-	-	-	-	5	0.6
Total	1 428	100.0	1 176	100.0	803	100.0

Tableau II. Répartition altitudinale annuelle (intraspécifique) des Galliformes en Vanoise (M = maximum)

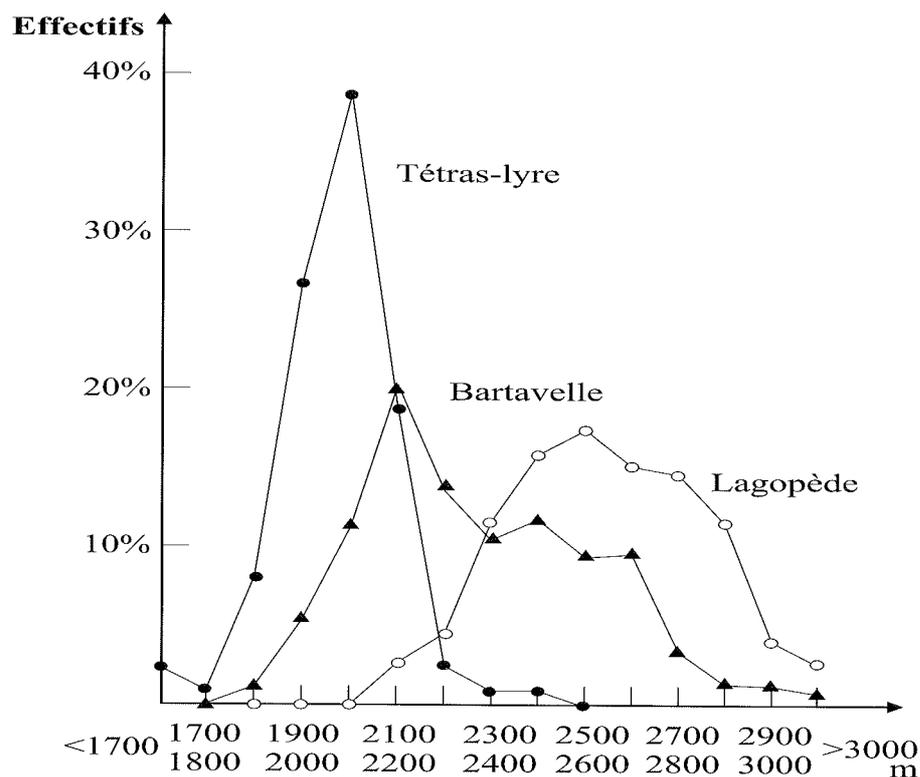


Figure 1. Étagement estival des trois principaux Galliformes en Vanoise

Tranches altitudinales	Lagopède		Tétrasyre		Bartavelle	
	nombre	% de l'espèce	nombre	% de l'espèce	nombre	% de l'espèce
> 3 000 m	15	2.6	-	-	1	0.6
2 900 – 3 000 m	23	4.0	-	-	2	1.1
2 800 – 2 900 m	69	11.8	-	-	2	1.1
2 700 – 2 800 m	84	14.4	-	-	6	3.4
2 600 – 2 700 m	88	15.1	-	-	17	9.6
2 500 – 2 600 m	102	17.5 M	-	-	17	9.6
2 400 – 2 500 m	92	15.8	1	0.8	21	11.8
2 300 – 2 400 m	66	11.3	1	0.8	19	10.7
2 200 – 2 300 m	26	4.5	3	2.4	25	14.0
2 100 – 2 200 m	15	2.6	23	18.6	36	20.2 M
2 000 – 2 100 m	1	0.2	49	39.5 M	20	11.2
1 900 – 2 000 m	1	0.2	33	26.6	10	5.6
1 800 – 1 900 m	-	-	10	8.1	2	1.1
1 700 – 1 800 m	-	-	1	0.8	-	-
< 1 700 m	-	-	3	2.4	-	-
Total	582	100.0	124	100.0	178	100.0

Tableau III. Répartition altitudinale estival (intraspécifique) des Galliformes en Vanoise (M = maximum)

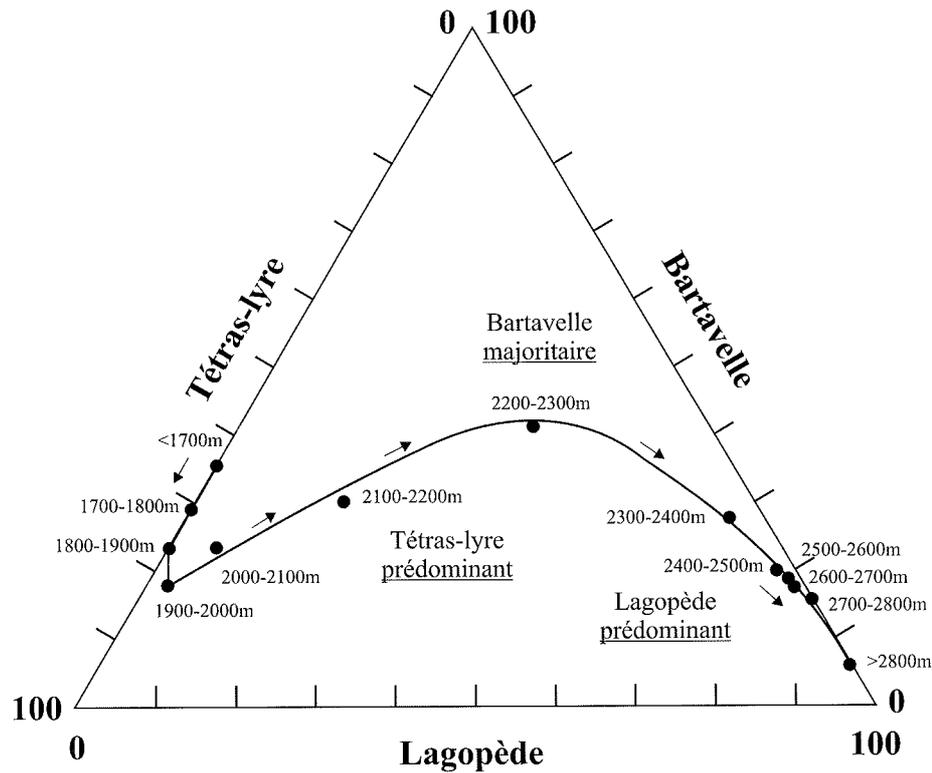


Figure 2. Séparation altitudinale annuelle des 3 principaux Galliformes en Vanoise

Tranches altitudinales	Lagopède		Tétras lyre		Bartavelle		Total
	nombre	% du niveau	nombre	% du niveau	nombre	% du niveau	
> 2 800 m	203	94 M	0	-	13	6	216
2 700 – 2 800 m	152	85	0	-	27	15	179
2 600 – 2 700 m	205	81	2	1	46	18	253
2 500 – 2 600 m	210	80	3	1	49	19	262
2 400 – 2 500 m	243	78	6	2	63	20	312
2 300 – 2 400 m	209	67	13	4	88	29	310
2 200 – 2 300 m	101	36	61	22	120	42 M	282
2 100 – 2 200 m	74	18	210	51	130	31	414
2 000 – 2 100 m	24	5	340	71	113	24	477
1 900 – 2 000 m	7	2	314	80 M	72	18	393
1 800 – 1 900 m	0	-	147	77	45	23	192
1 700 – 1 800 m	0	-	46	71	19	29	65
< 1 700 m	0	-	34	65	18	35	52
Total	1 428		1 176		803		3 407

Tableau IV. Répartition altitudinale annuelle (interspécifique) des Galliformes en Vanoise
 Pour chaque espèce, les pourcentages sont calculés en faisant le rapport, à chaque niveau, entre le nombre d'observations spécifiques et le nombre total d'observations (M = maximum).

- Évolution saisonnière

Mais ces formulations sont à nuancer, d'une part à l'échelle saisonnière, d'autre part d'un point de vue thermique. Dans le premier cas (tabl.V), nous constatons deux typologies bien distinctes, d'une part celle du Tétrasyre dont la courbe annuelle est relativement plate (aux écarts expérimentaux près), d'autre part celle du Lagopède et de la Bartavelle, à net maximum altitudinal estival (fig.3) ; le phénomène est connu pour le Lagopède (ce résultat a au moins le mérite de valider notre méthodologie) : "*Dès la fin de la saison de reproduction, même plus tôt pour les individus non appariés, le Lagopède s'élève en altitude, comme l'ont déjà signalé plusieurs auteurs ... de GELTING à BOSSERT*" (DESMET, 1987, p. 153). Entre mai et août, les dénivellations métrique et thermique observées, soit *ca* 300 mètres et - 1.5 °C, ne compensent cependant pas l'échauffement saisonnier noté en Vanoise dans le même temps, soit + 5°C.

En ce qui concerne la Bartavelle, le phénomène est moins documenté dans la littérature mais ressort également ici ; la montée estivale et la descente automnale de cette espèce sont même d'une ampleur un peu supérieure à celle du Lagopède : *ca* 400 mètres et - 2°C. Néanmoins, la distance altitudinale séparant les deux espèces reste relativement constante tout au long de l'année et, si elles ne sont séparées que de 200 mètres environ d'août à octobre, leurs "*régimes alimentaires n'ont rien de commun en cette saison*" (BERNARD-LAURENT, 1986, p. 53). Le Tétrasyre reste assez stable mais, en hiver et au printemps, la Bartavelle se rapproche de lui, avec 130 mètres de différence moyenne (2 137 et 2 090 mètres *vs* 1 981 et 1 979 mètres) ; en été et en automne par contre, l'écart se creuse, avec 340 mètres de différence (2 314 et 2 403 mètres *vs* 2 058 et 2 033 mètres).

La température locale peut être calculée à partir du gradient thermique universel (en Vanoise, t°C = 13,63 - 0,538*hectomètres) avec correction des effets de versants. Dans ces conditions, la position thermique annuelle moyenne du Lagopède est égale à 0°C, alors que Tétrasyre et Bartavelle, l'un d'ubac l'autre d'adret, convergent nettement : + 2.2 et + 2.6°C ; il en résulte également une "dénivellation thermique équivalente" de quelque 400 mètres entre Lagopède et Bartavelle, dont les dimensions thermiques de la niche écologique diffèrent ainsi bien plus que ne le laissait entendre la simple expression altitudinale.

III.1.2. EFFETS DE VERSANTS (VALEURS MOYENNES ET ÉVOLUTIONS SAISONNIÈRES)

Les répartitions "surfaces de terrain" et "observations de Galliformes" des versants sont du même ordre de grandeur (tabl.VI), avec des rangs respectifs W / NW / SW / S / N / NE / E / SE pour les surfaces, NW / W / SW / S / NE / N / E / SE pour les observations. Les deux variables sont fortement corrélées : $r = + 0,860$, $p = 0,006$. À une erreur du second ordre près, l'échantillonnage est donc représentatif et les données brutes seront donc ici utilisées telles quelles, sans pondérations de surfaces (qui font l'objet d'un autre travail méthodologique : LEBRETON et GIRARD, 2006).

- Valeurs moyennes

À l'échelle annuelle, la ségrégation selon les versants est aussi nette que celle due à l'altitude, à cela près que les espèces concernées ne sont pas les mêmes (tabl.VII). On constate en effet une opposition entre une espèce d'ubac, le Tétrasyre, et une espèce d'adret, la Perdrix bartavelle ; le Lagopède est en situation intermédiaire, chevauchant le Tétrasyre plus que la Bartavelle (fig.4). Mais cette distinction qualitative est à préciser ; pour ce faire, la répartition des contacts spécifiques dans les huit octants permet de dessiner la "rose d'orientation" des trois espèces (fig.5), dont les recouvrements peuvent être déterminés par planimétrie, comme précédemment pour l'altitude : 22 % entre Tétrasyre et Bartavelle ; 32 % entre Bartavelle et Lagopède ; 75 % entre Lagopède et Tétrasyre.

Comme pour l'altitude, une représentation triangulaire peut être tracée des fréquences relatives des trois espèces dans les huit octants (fig.6). Trois sous-ensembles apparaissent : le premier regroupe les observations d'ubac (NW à NE), où Lagopède (en moyenne 50 %) et Tétrasyre (45 %) surclassent très nettement la Bartavelle (5 % seulement) ; le troisième regroupe les trois octants d'adret (SE à SW), où la Bartavelle (en moyenne 48 %) l'emporte sur le Lagopède (38 %), plus encore sur le Tétrasyre (18 %). Les deux expositions transverses (W et E) se placent logiquement en position intermédiaire.

Mois et saison d'observation	Lagopède		Tétras lyre		Bartavelle	
	nombre	Moyenne (σ) en mètres	nombre	Moyenne (σ) en mètres	nombre	Moyenne (σ) en mètres
Printemps	-	2484 (72)	-	1 967 (27)	5	2 080 (18)
Avril	125	2556 (237)	137	1 940 (147)	71	2 062 (209)
Mai	171	2 412 (185)	137	1 994 (151)	220	2 062 (209)
Été	-	2 598 (113)	-	1 999 (14)	-	2 372 (133)
Juin	234	2 476 (184)	78	2 013 (113)	105	2 224 (197)
Juillet	227	2 619 (209)	27	1 997 (112)	48	2 369 (239)
Août	121	2 698 (171)	19	1 986 (177)	25	2 522 (289)
Automne	-	2 599 (35)	-	2 033 (09)	-	2 396 (23)
Septembre	84	2 633 (170)	63	2 024 (148)	69	2 418 (221)
Octobre	80	2 564 (219)	100	2 042 (122)	74	2 373 (239)
Hiver	-	2 564 (219)	-	2 042 (122)	-	2 373 (239)
Novembre	94	2 434 (206)	36	2 014 (133)	62	2 193 (269)
Décembre	60	2 388 (261)	20	1 985 (136)	37	2 165 (294)
Janvier	70	2 436 (270)	22	1 985 (145)	40	2 150 (423)
Février	64	2 439 (281)	18	1 939 (146)	25	2 012 (380)
Mars	98	2 469 (236)	63	1 978 (159)	27	2 087(259)
Année	1 428	2 510 (100)*	1 176	1 991 (31)*	803	2 223 (161)*

Tableau V. Évolution altitudinale mensuelle et saisonnière des Galliformes en Vanoise. [*= écart-type inter-mensuel]

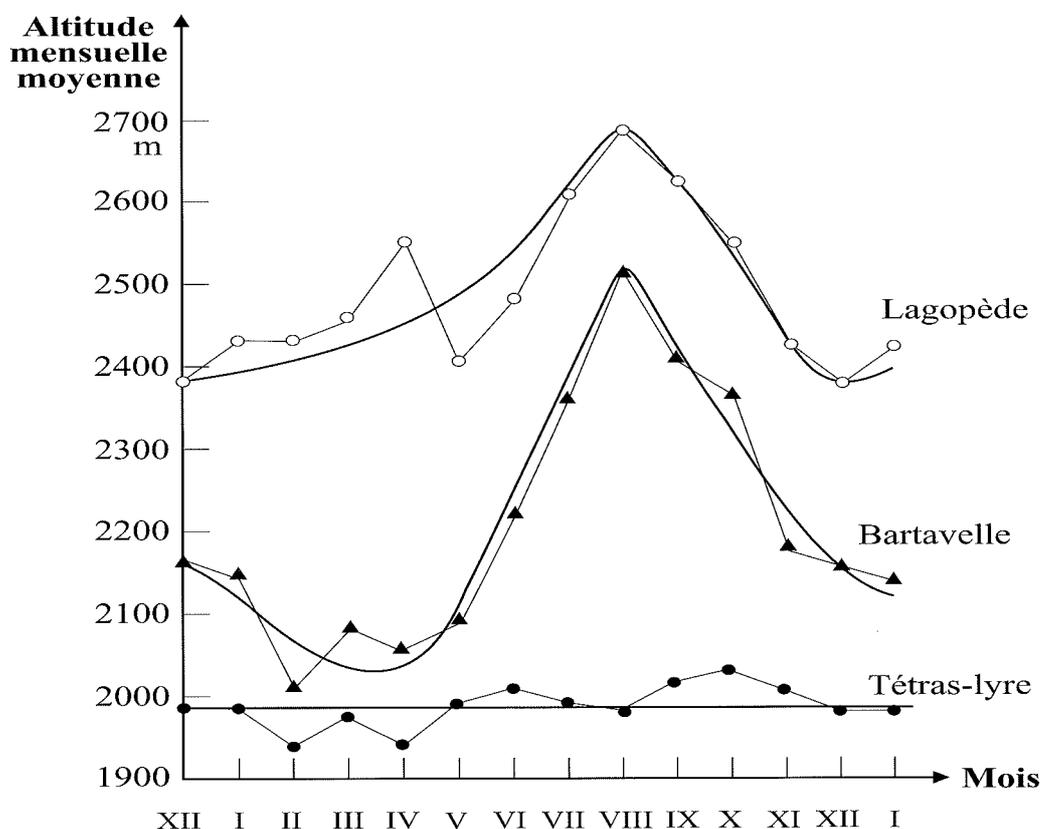


Figure 3. Évolution saisonnière de l'étagement des trois principaux Galliformes en Vanoise

Versant	Surface (km ²)	Surface (en %)	Fiches (n)	Fiches (en %)	Ecart (sur %)
Nord	239	12.2	351	10.3	+ 1.9
Nord-Ouest	287	14.7	628	18.4	- 3.7
Nord-Est	237	12.2	353	10.4	+ 1.8
Ouest	316	16.2	528	15.5	+ 0.7
Est	201	10.3	319	9.4	+ 0.9
Sud-ouest	250	12.8	513	15.0	- 2.2
Sud-Est	181	9.2	269	7.9	+ 1.3
Sud	243	12.5	446	13.1	- 0.6
Total	1 954	100.0	3 407	100.0	-
Moyenne	-	12.5 +/- 2.2 %	-	12.5 +/- 3.7 %	-

Tableau VI. Répartition des versants et des observations de Galliformes dans l'espace Vanoise.

Versant	Lagopède			Tétras lyre			Bartavelle		
	Nbre	% de l'espèce	% du peuplement	Nbre	% de l'espèce	% du peuplement	Nbre	% de l'espèce	% du peuplement
Nord	201	14.1	57	136	11.5	39	14	1.7	4
Nord-Ouest	308	21.6	49	296	25.2	47	23	3.0	4
Nord-Est	157	11.0	44	175	14.9	50	22	2.6	6
Ouest	242	16.9	46	181	15.4	34	105	13.1	20
Est	111	7.8	35	159	13.5	50	49	6.1	15
Sud-Ouest	194	13.6	38	116	9.9	23	203	25.3	39
Sud-Est	96	6,7	36	47	4.0	17	126	15.7	47
Sud	119	8.3	27	66	5.6	15	261	32.5	58
	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
	1 428	100.0	-	1 176	100.0	-	803	100.0	-
Indice U/A		62 / 38 %			73 / 27 %			09 / 91 %	

Tableau VII. Répartition (intraspécifique et interspécifique) annuelle des Galliformes de Vanoise selon les versants

Orientations transverses mises à part, le rapport de la somme des contacts dans les trois secteurs d'ubac à la somme des contacts dans les trois secteurs d'adret, exprimé en pourcentage, permet d'obtenir un "indice U / A" égal à 62 / 38 % pour le Lagopède, 73 / 27 % pour le Tétrás lyre et 09 / 91 % pour la Bartavelle. De plus, le même schéma triangulaire permet de valider la séquence des orientations proposée a priori dans le contexte climatique, soit N / NW / NE / W / E / SW / SE / S (*vide supra*, cadre d'étude), alors que l'enchaînement observé est N / NW / NE / E / W / SW / SE / S (coefficient de corrélation de rangs = + 0,976 ; $p < 0,001$). À chaque espèce peut de même être attribuée une séquence préférentielle, éprouvée par rapport à la séquence générale observée (il y a évidemment redondance avec les indices U / A) :

- pour la Bartavelle : S / SW / SE / W / E / NW / NE / N (coefficient de corrélation de rangs avec la référence : - 0.952 , $p < 0.001$) ; la Bartavelle est donc bien une espèce très nettement d'adret ;
- pour le Tétrás lyre : NW / W / NE / E / N / SW / S / SE (coefficient de corrélation de rangs avec la référence : + 0.667 , $p = 0.05$) ; il s'agit donc surtout d'une espèce d'ubac ;
- pour le Lagopède : NW / W / N / SW / NE / S / E / SE (coefficient de corrélation de rangs avec la référence : + 0.571 , $p = 0.11$) ; le Lagopède penche certes vers l'ubac, mais de manière moins significative. En fait, cette espèce marque ici plutôt une préférence pour les versants W et N, plus arrosés dans le contexte des Alpes internes (probable relation avec le facteur "enneigement"). Peu au nord de la Vanoise, DESMET (1987, p.10) confirme cette préférence pour les versants W et N ; en revanche, dans les Pyrénées, BOUDAREL (1987) comme GONZALEZ et NOVOA (1989), tout en notant l'attractivité des versants N, indiquent que les versants E sont nettement préférés aux versants W. Il est très probable qu'il s'agisse, non pas d'une réelle différence de comportement intraspécifique, mais d'un effet de la disposition respective des Alpes (orientation latitudinale) et des Pyrénées (orientation longitudinale), et de l'origine des masses d'air humides et froides les arrosant.

- Évolution saisonnière

En ce qui concerne l'évolution saisonnière du paramètre "exposition", on peut notamment se demander si la Bartavelle, au sud, ou le Lagopède, à l'ouest, sont vraiment fixés à longueur d'année, ou s'ils "tournent" entre versants comme ils "oscillaient" entre niveaux. Le tableau VIII (homologue du tableau altitudinal VI) montre que les variations observées sont de peu d'ampleur : la Bartavelle reste résolument en adret d'octobre à juin (en moyenne, indice d'ubac égal à 7 +/- 3 %), mais gagne en partie les ubacs de juillet à septembre (indice d'ubac égal à 20 +/- 6 % ; la différence est très significative : $t = 4.49$; $p = 0.002$) : y aurait-il recherche de fraîcheur (ou de nourriture), les nichées achevées ou émancipées ? Le même phénomène est observé pour le Lagopède, un peu plus tardivement, de septembre à novembre (indice d'ubac alors égal à 73 +/- 3 %, contre 59 +/- 4 % pour le reste de l'année ; la différence est significative : $t = 3.54$; $p < 0.01$). Dans les Pyrénées, BOUDAREL (1987, p. 179) signale que le Lagopède présente une "*tendance hivernale et printanière à utiliser les versants Sud*", ce qui correspond parfaitement aux observations de Vanoise couvrant de décembre à avril inclus. À titre d'exemple, une poule suivie par radio-tracking en été au Plan du lac, au-dessus de Termignon, séjourne en hiver à proximité du refuge de Vallonbrun, situé en amont de Lanslevillard, en plein adret.

Pour le Tétrás lyre, on constate ici un relatif abandon des ubacs en mauvaise saison, de décembre à mars (indice d'ubac alors égal à 63 +/- 4 %, contre 76 +/- 8 % pour le reste de l'année ; la différence est significative : $t = 2.73$; $p = 0.02$) (fig. 7).

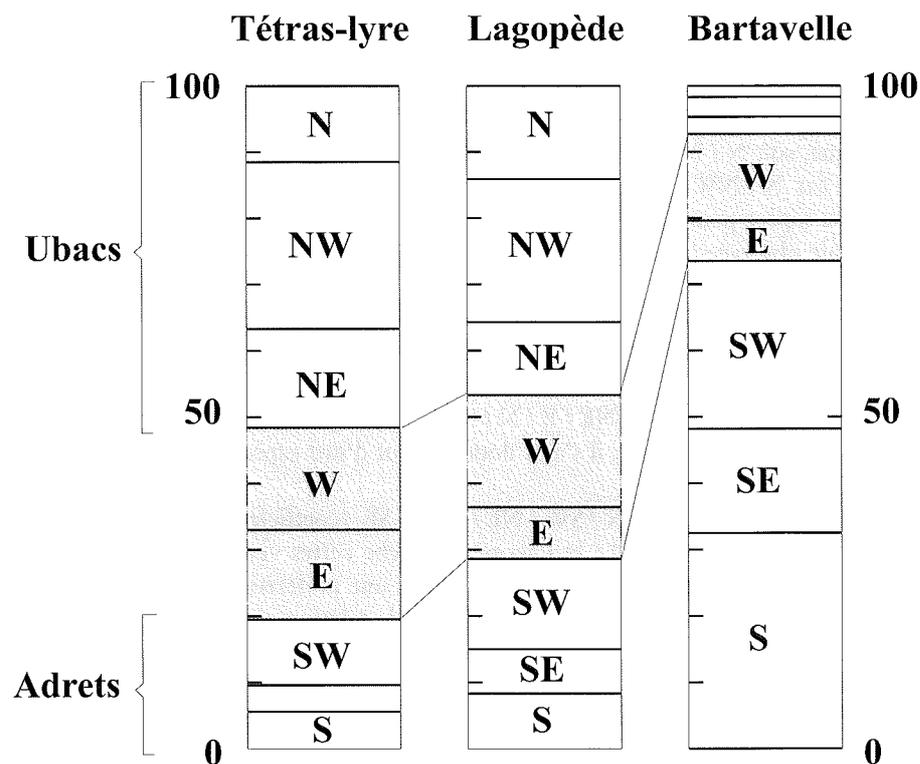


Figure 4. Répartition selon les versants des trois principaux Galliformes en Vanoise.

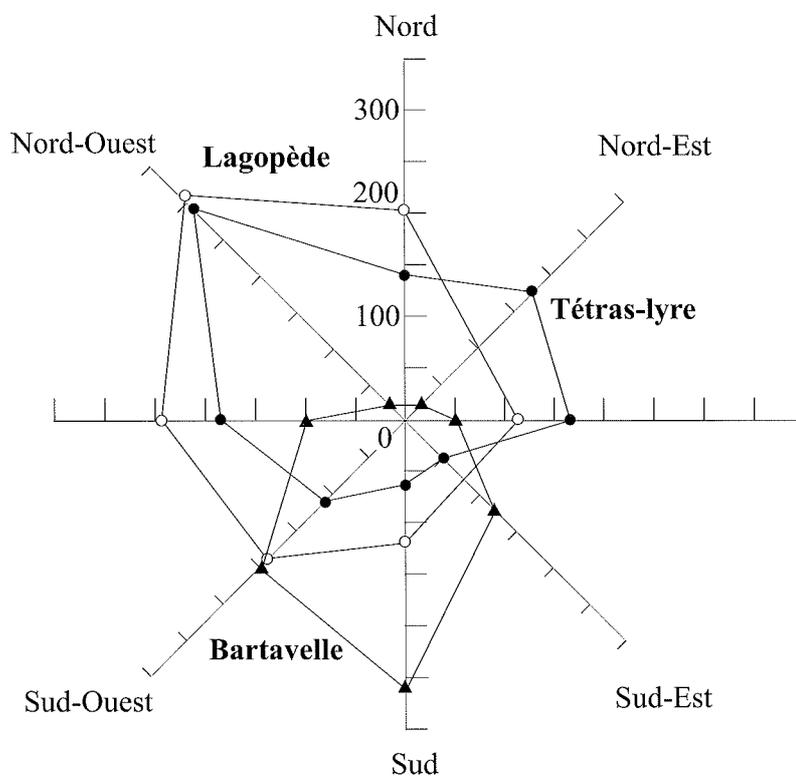


Figure 5. Rose d'orientation des trois principaux Galliformes en Vanoise.

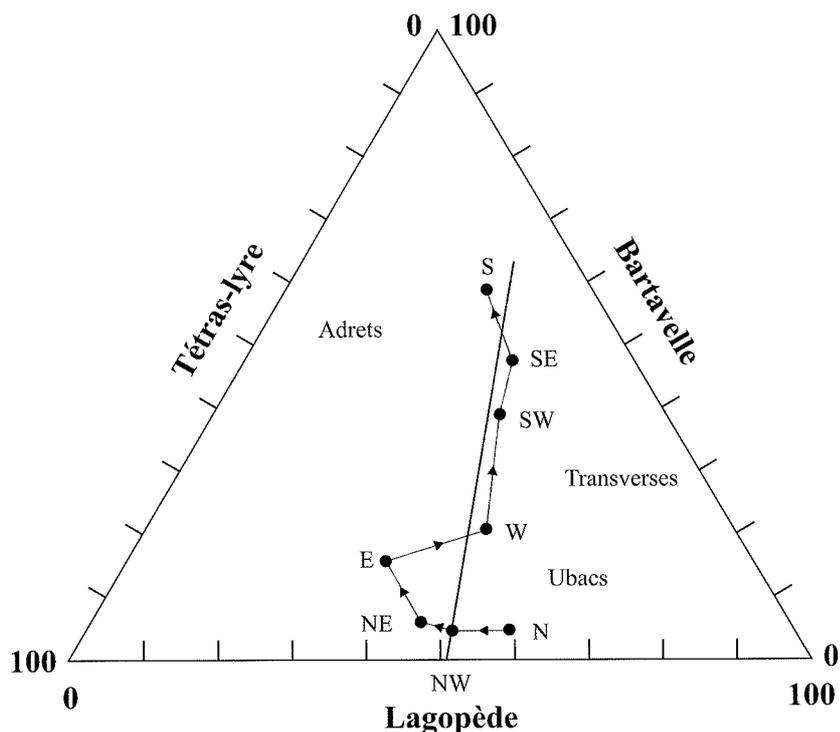


Figure 6. Séparation selon les versants des trois principaux Galliformes en Vanoise

	Lagopède			Tétrasyre			Bartavelle		
	Ubac	Adret	U / A %	Ubac	Adret	U / A %	Ubac	Adret	U / A %
Janvier	29	25	54 / 46	28	13	68 / 32	04	30	12 / 88
Février	29	19	60 / 40	20	17	54 / 46	01	20	05 / 95
Mars	42	37	53 / 47	27	14	66 / 34	02	23	08 / 92
Avril	60	43	58 / 42	68	31	69 / 31	06	55	10 / 90
Mai	83	39	68 / 32	248	88	74 / 26	09	167	05 / 95
Juin	107	89	61 / 39	40	13	75 / 25	07	79	08 / 92
Juillet	97	73	57 / 43	10	6	63 / 27	08	23	26 / 74
Août	55	35	61 / 39	11	2	85 / 15	03	15	17 / 83
Septembre	47	17	73 / 27	39	10	80 / 20	09	48	16 / 84
Octobre	45	14	76 / 24	59	10	80 / 14	07	51	12 / 88
Novembre	48	21	70 / 30	33	13	72 / 28	02	52	04 / 96
Décembre	24	17	59 / 61	21	12	64 / 36	01	28	03 / 97
Année Moyenne			62 / 38			71 / 29			10 / 90
Écart-type			07 %			09 %			07 %

Tableau VIII. Évolution mensuelle des observations ubac / adret et de l'indice U / A (%)

Si l'on traduit en valeurs thermiques les variations saisonnières d'altitude et de versants connues par les trois espèces, on constate que l'amplitude thermique annuelle du Tétrás lyre n'est pas corrigée par rapport aux valeurs physiques, et qu'elle dépasse de plus d'un degré Celsius celles connues par les deux autres Galliformes de montagne. La plus forte compensation est celle connue par la Bartavelle, surtout due aux valeurs de janvier, tandis que le Lagopède, dont la compensation est limitée à un degré Celsius, doit celle-ci surtout aux valeurs de juillet. Mais on n'oubliera pas que ce modèle purement physique néglige les variables comportementales (igloo du Lagopède et du Tétrás) et mésologiques (une falaise est moins thermostatée qu'une aulnaie verte).

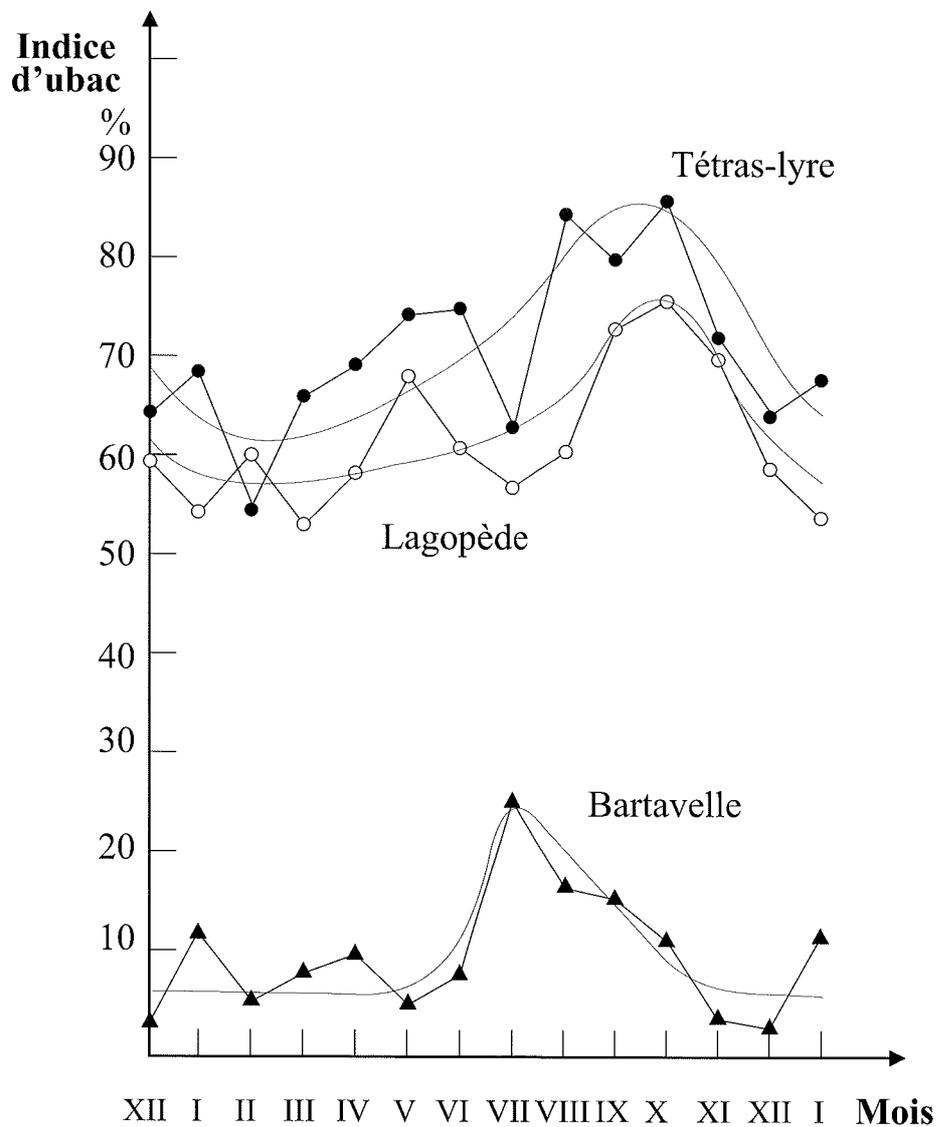


Figure 7. Évolution saisonnière de l'orientation des trois principaux Galliformes en Vanoise.

III.1.3. PARAMÈTRES DE MILIEU (STRUCTURATION PAYSAGÈRE)

- Valeurs moyennes

Il est évident que les Galliformes de montagne, même en faisant abstraction de l'altitude, n'occupent pas les mêmes paysages, végétaux et / ou minéraux (tabl.IX et fig.8). Globalement, la diversité des paysages spécifiques, calculée selon SHANNON et WEAVER, est moyenne pour la Bartavelle (2.12), à mi-chemin de celle du Lagopède (2.24), espèce relativement "mobile", et de celle du Tétrás lyre (1.97), oiseau plus "casanier". La triangulation des trois espèces de Vanoise en fonction de leur fréquence paysagère relative éclaire le phénomène (fig. 9) : outre leur définition et leur regroupement physiologique à priori, l'enchaînement constaté pour les sept types de milieux valide en effet la césure minéral / végétal (entre C et D), et le gradient de fermeture de la végétation conduisant de D (pelouses, une seule strate, herbacée) à G (boisements, quatre strates, dont trois ligneuses).

"Alpin", le Lagopède est quasiment seul à peupler le niveau nival (91 %), cédant progressivement la place à la Bartavelle dans les éboulis B (74 / 24 %) puis dans les rochers C (56 / 42 %). Le Tétrás lyre apparaît avec la végétation herbacée (pelouses D : 12 %), Lagopède et Bartavelle décroissant alors régulièrement, et également, au fur et à mesure que progressent les ligneux : dans les landes E, le Tétrás lyre atteint déjà 63 % (Lagopède et Bartavelle : 21 et 16 %) et devient quasi exclusif au-delà, brousses F (93 % ; Lagopède et Bartavelle : 3 et 4 %) puis boisements G (97 %). La trajectoire conduisant de A à G s'apparente évidemment, ne serait-ce que de manière causale, à celle conduisant des plus hautes aux plus basses cotes (*cf.* fig. 2). Ainsi, les milieux séparent moins bien Lagopède et Bartavelle que ne le faisaient altitude ou versants ; c'est l'inverse pour le Tétrás, pour qui le hiatus D / E (pelouses / landes) est encore plus marqué que ne l'était la discontinuité altitudinale correspondante (2 100 / 2 200 mètres). Une raison peut en être que, sur le terrain, la dite lisière paysagère n'est pas parfaitement horizontale, mais oblique et même sinueuse, compte tenu des versants et des micro-reliefs. En tout cas, ce résultat, au moins pour cette espèce, indique que la physiologie paysagère, même déterminée elle-même par l'altitude (et la température), est plus significative que le simple étagement métrique (ou thermique).

- Évolution saisonnière

Pour quantifier la position de chaque espèce dans le gradient mésologique précédemment reconnu, nous avons calculé le barycentre des observations spécifiques en attribuant la note 1 au milieu "Neige" (A) et la note 7 au milieu "Boisements" (G). Le calcul peut être annuel, saisonnier ou mensuel (tabl. X et XI). Lagopède et Bartavelle connaissent des variations saisonnières parallèles et de faible ampleur, avec un maximum hivernal et minimum automnal de l'indice "milieux" (fig. 10) ; pour le Tétrás lyre, le maximum est également situé en hiver mais le minimum est estival et l'amplitude annuelle est un peu plus marquée : l'oiseau se dirige vers les landes en été, vers des boisements en hiver, autour d'une position moyenne centrée sur les brousses. On assiste donc à un glissement (partiel) des milieux ligneux (en mauvaise saison) vers des milieux plus herbacés (en belle saison), généralisant ainsi les conclusions de BOUDAREL (1987, p.186) relatives au Lagopède dans les Pyrénées, qui évolue "*de milieux à dominantes ligneuses en hiver vers des milieux à dominantes herbacées en été-automne, tout comme le régime alimentaire*".

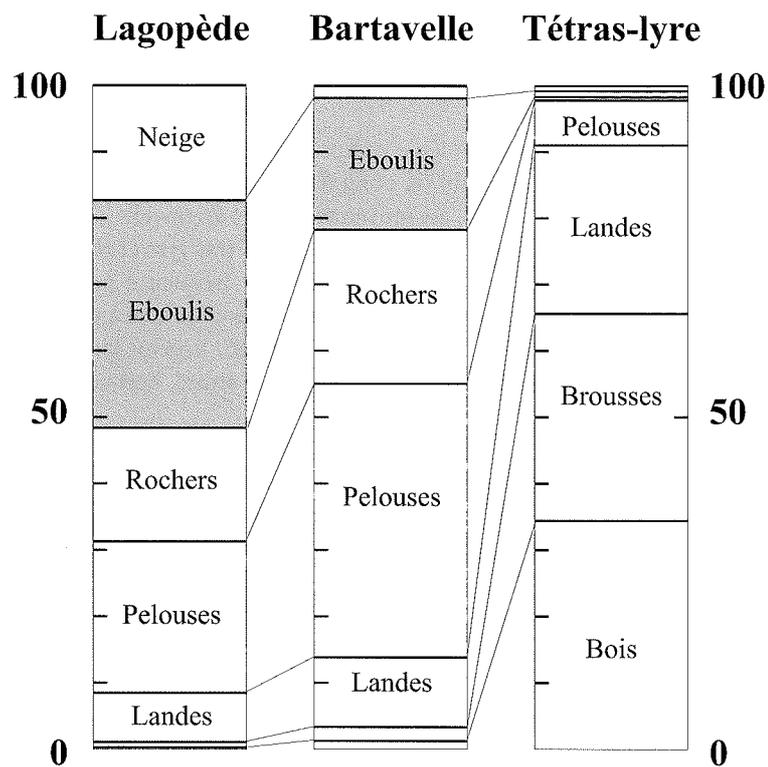


Figure 8. Répartition selon les milieux des trois principaux Galliformes en Vanoise.

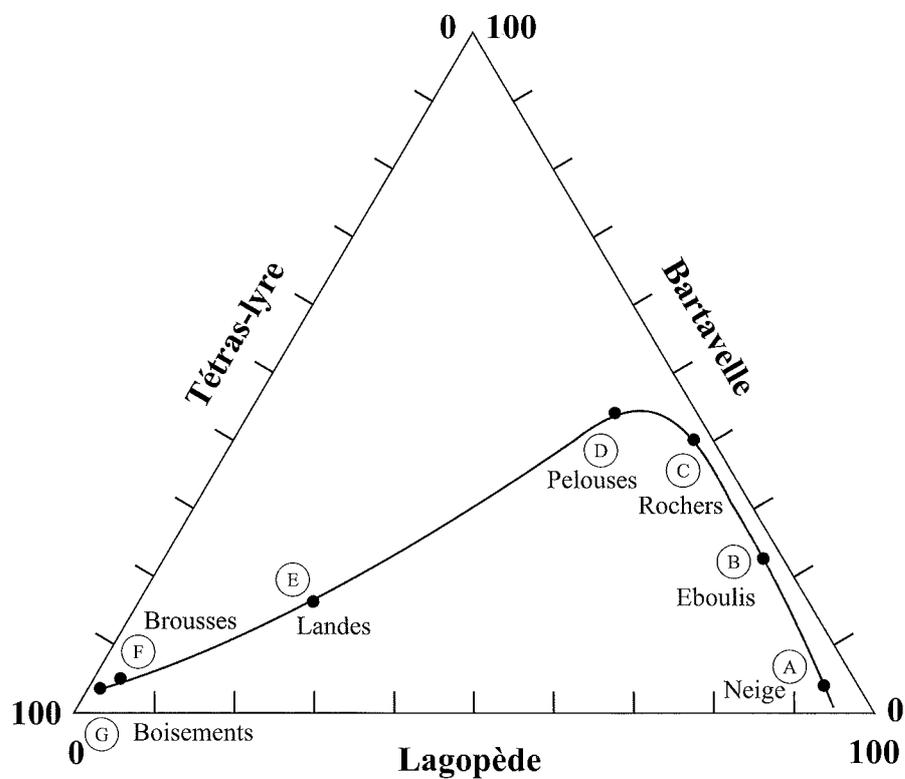


Figure 9. Séparation selon les milieux des trois principaux Galliformes en Vanoise.

Milieu paysager	Observations		Lagopède			Tétras lyre			Bartavelle		
	nombre	en %	nombre	% de l'espèce	% du milieu	nombre	% de l'espèce	% du milieu	nombre	% de l'espèce	% du milieu
A/ Neige (Neige-Glace + Combes à neige)	252	7.9	230	17.6	91	9	0.8	4	13	1.8	5
B/ Éboulis (Éboulis + Moraines)	606	19.0	453	34.3	75	10	0.9	2	143	19.9	23
C/ Rochers (Roc-Bloc + Arêtes + Barres + Falaise)	398	12.5	225	17.1	56	6	0.5	2	167	23.2	42
D/ Pelouses (Pelouse + Prairie)	676	21.3	301	22.8	44	78	6.8	12	297	41.2	44
E/ Landes (Landes + Friches)	464	14.6	98	7.4	21	290	25.4	63	76	10.5	16
F/ Brousses (Fourrés + Clairières + Reboisement + Ripisylve + Taillis)	383	12.0	11	0.8	3	357	31.2	93	15	2.1	4
F/ Boisements (Bois-Futaies)	404	12.7	2	0.2	1	393	34.4	97	9	1.3	2
Total	3 183	100.0	1 319	100.0	-	1 143	100.0	-	720	100.0	-
Indice de diversité H' (SHANNON et WEAVER)				2.24			2.12			1.97	
Divers	294 (11 rubriques)										

Tableau IX. Répartition annuelle des observations des Galliformes de montagne en Vanoise selon les milieux. Les rubriques numériquement essentielles sont soulignées.

Milieu paysager	Lagopède				Tétras lyre				Bartavelle			
	printemps	été	automne	hiver	printemps	été	automne	hiver	printemps	été	automne	hiver
A/ Neige	65	104	08	53	05	00	00	04	04	02	00	07
B/ Éboulis	73	216	84	75	04	02	03	01	61	35	28	16
C/ Rochers	50	77	26	71	02	00	00	04	40	49	25	51
D/ Pelouses	58	127	28	86	37	18	05	13	107	62	65	60
E/ Landes	26	26	06	40	142	38	60	40	27	16	08	25
F/ Brousses	00	04	01	06	177	39	52	84	08	02	01	04
G/ Boisements	01	00	00	01	206	24	36	95	03	01	00	04
Total	273	554	153	332	573	121	158	241	250	167	127	167

Tableau X. Évolution saisonnière des observations des Galliformes de montagne en Vanoise selon les milieux

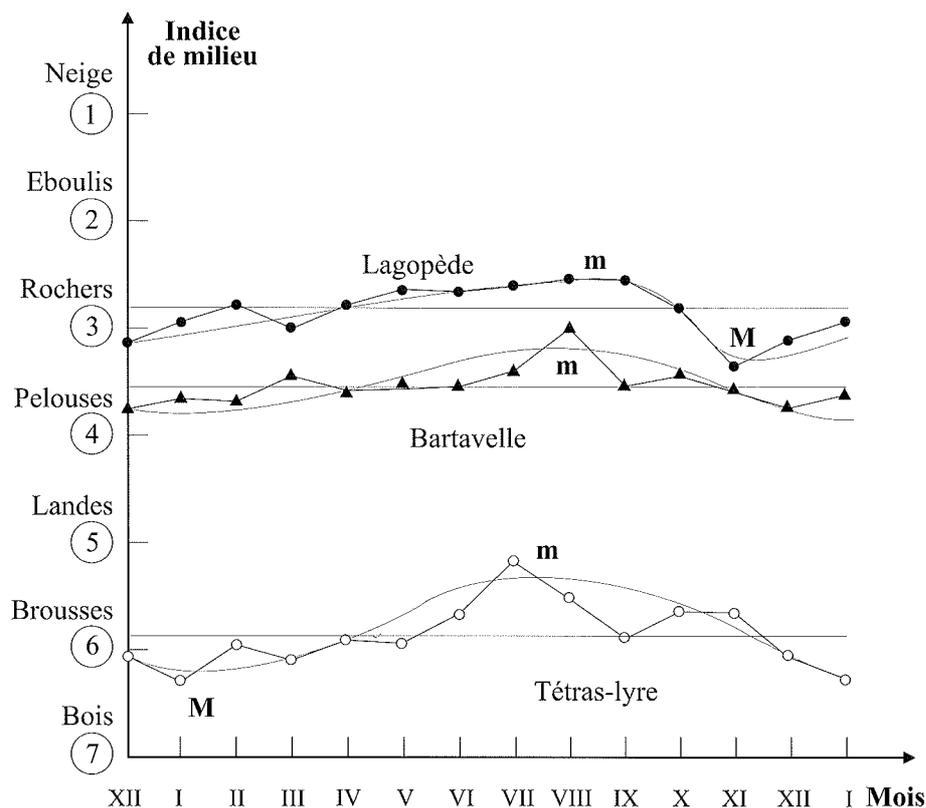


Figure 10. Évolution saisonnière de la répartition des trois principaux Galliformes en Vanoise selon les milieux

	Lagopède		Tétrasyre		Bartavelle	
	nombre	Indice	nombre	Indice	nombre	Indice
Janvier	64	2.91	45	6.27 M	32	3.58
Février	54	2.74	48	5.92	24	3.67
Mars	83	2.96	47	6.09	21	3.43
Avril	114	2.75	129	5.88	64	3.55
Mai	159	2.62	444	5.91	186	3.50
Juin	219	2.63	77	5.65	98	3.53
Juillet	221	2.57	26	5.15 m	44	3.52
Août	114	2.50 m	18	5.50	25	2.96 m
Septembre	79	2.51	60	5.85	63	3.49
Octobre	74	2.77	98	5.64	64	3.39
Novembre	81	3.31 M	63	5.65	56	3.55
Décembre	50	3.20	38	6.08	30	3.70 M
Moyenne		2.78		5.80		3.47
Écart-type		0.25		0.30		0.19

Tableau XI. Évolution mensuelle de l'indice de milieu, calculé comme barycentre des fréquences dans les sept types de milieu reconnus de « neige » (A = 1) à « Boisements » (G = 7) (m = minimum ; M = maximum)

III.2. ANALYSE MULTIDIMENSIONNELLE

III.2.1. RÉPARTITION DES TROIS GALLIFORMES DANS UN PLAN ALTITUDE / VERSANTS

Rappelons qu'en première approche l'altitude opposait le Tétrás lyre au couple Bartavelle / Lagopède, alors que l'exposition opposait la Bartavelle au couple Lagopède / Tétrás ; cette dualité croisée est confirmée par la complémentarité des taux de chevauchement des trois espèces prises deux à deux dans les deux dimensions de niche évoquées. On conçoit donc aisément qu'une représentation cartésienne dans un plan Altitude / Versants (indices Ubac / Adret) doit illustrer la séparation écologique des mêmes espèces. Cette image - qui ne tient pas compte des interférences possibles entre facteurs - est obtenue en assortissant les valeurs de deux écarts-types mensuels (mensuels, pour rendre compte du paramètre "temps" à l'échelle saisonnière, qui contribue à l'individualisation des niches), englobant ainsi 90 % des observations (fig.11a). On constate que ces deux paramètres topographiques de base séparent bien les trois Galliformes : malgré sa forte amplitude altitudinale, la Bartavelle s'isole par ses orientations, tandis que Tétrás et Lagopède, à fort recouvrement de versants, sont mieux séparés par leurs cotes respectives.

III.2.2. RÉPARTITION DES TROIS GALLIFORMES DANS UN PLAN ALTITUDE / MILIEUX

La séparation générale est ici moins bonne que dans le plan Altitude / Versants, ce qui paraît à postériori logique, puisqu'il y a redondance notable entre altitude et milieux, via la température. Si le Tétrás lyre connaît une surface très "serrée" (autour de "2 000 m / Landes"), il y a contact entre Lagopède et Bartavelle en ce qui concerne les milieux, à l'interface "Éboulis / Rochers" (fig.11b).

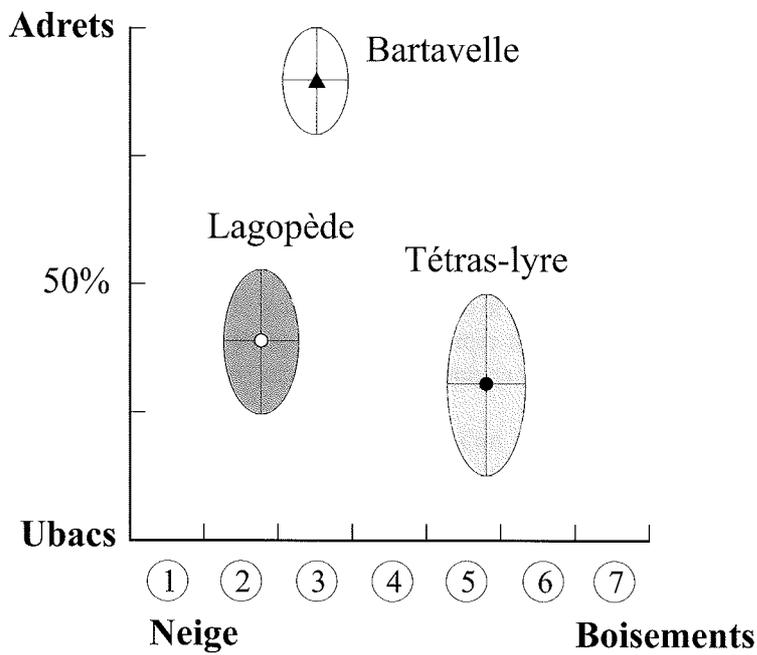
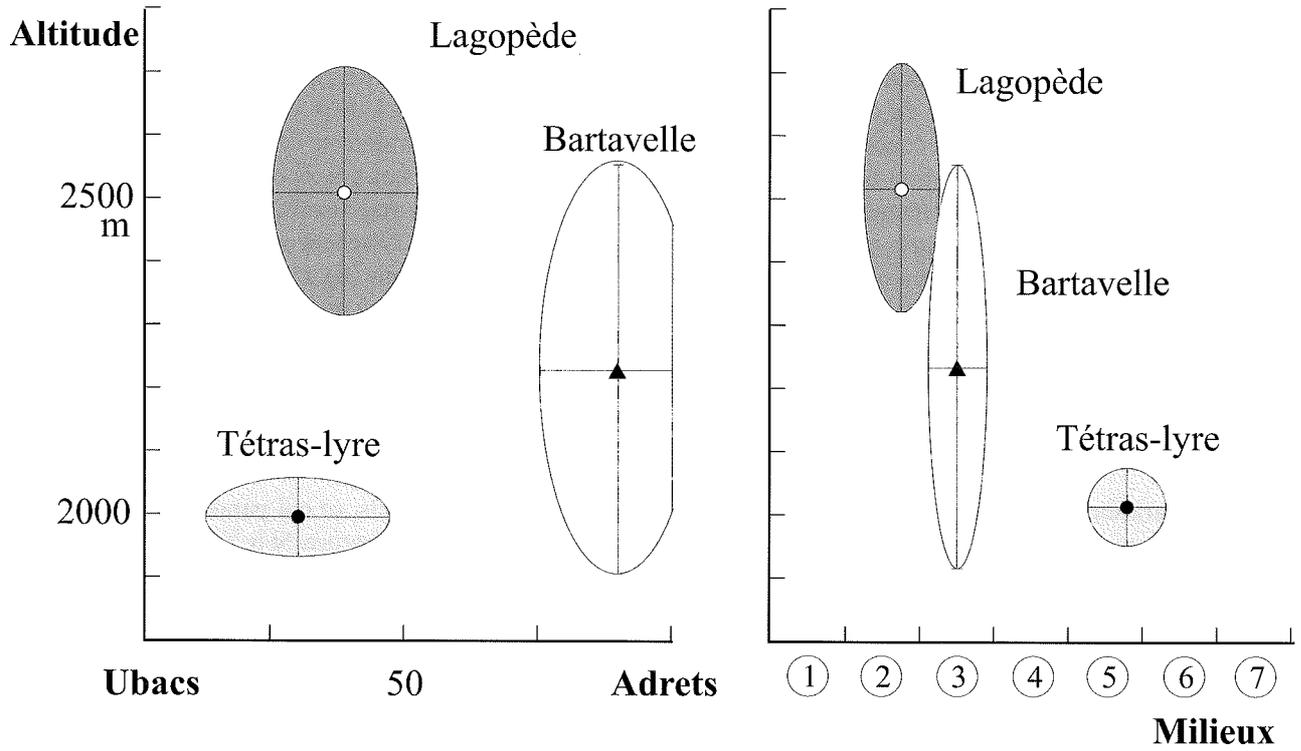
III.2.3. RÉPARTITION DES TROIS GALLIFORMES DANS UN PLAN MILIEUX / VERSANTS

En combinant les deux paramètres "Versants" et "Milieux", on obtient une meilleure séparation que précédemment : non seulement les barycentres sont aussi distants que dans le plan Altitude / Versants, mais les écarts-types sont plus faibles, d'où une nette individualisation des trois aires représentatives (fig.11c). Même qualitativement, le paramètre "milieu paysager" permet de bien individualiser les Galliformes de montagne, grâce à une autre représentation cartésienne des observations disponibles utilisant :

- en ordonnées égales, les sept classes de milieu, remplaçant l'étagement métrique ;
- en abscisses égales, les huit octants, selon la séquence N / NW / NE / E / W / SW / SE / E objectivée par l'analyse de la distribution des contacts spécifiques.

On obtient ainsi une grille à 56 intersections fournissant chacune le nombre de contacts obtenus pour chacun des trois Galliformes. Pour chaque espèce, chaque point est représenté par un cercle de surface proportionnelle au nombre obtenu ; on délimite également le nuage englobant au plus près 90 % des observations (fig.12a,b,c).

Le Lagopède est déterminé essentiellement par l'étagement des milieux (de "Neige" à "Pelouses"), son barycentre "Milieux / Versants" étant situé à l'intersection "Éboulis / N.W." ; il s'oppose à ce titre au Tétrás lyre, qui s'étage de "Landes" à "Boisements", avec un déficit d'adret à ses plus hautes cotes (son barycentre correspond à l'intersection "Brousses / N.W."). Quant à la Bartavelle, elle apparaît comme très complémentaire du Tétrás lyre, par un double effet de milieux et de versants ; son barycentre correspond à l'intersection "Pelouses / S.W.". La séparation Lagopède / Bartavelle se fait à la fois par le milieu nival, favorable au premier, et par les adrets, favorables à la seconde.



Figures 11a, b, c. Séparation des niches écologiques des trois principaux Galliformes en Vanoise

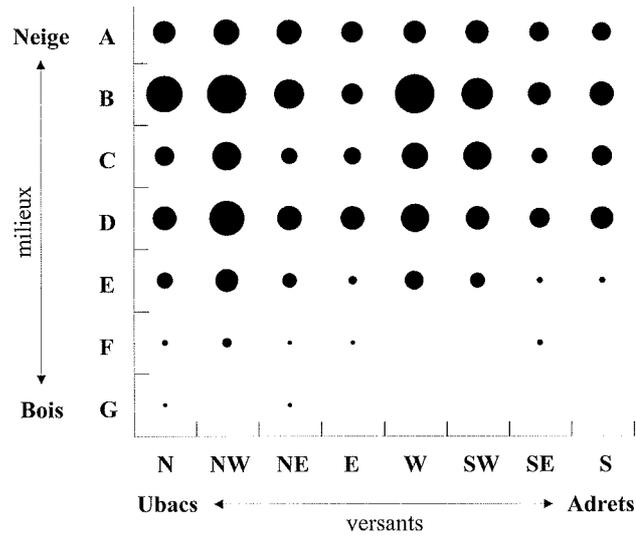


Figure 12a. Niche « milieu / versants » du Lagopède alpin en Vanoise

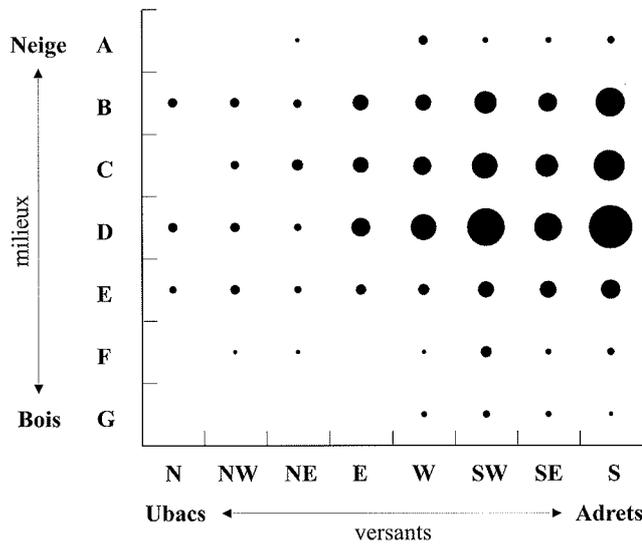


Figure 12b. Niche « milieu / versants » de la Perdrix bartavelle en Vanoise

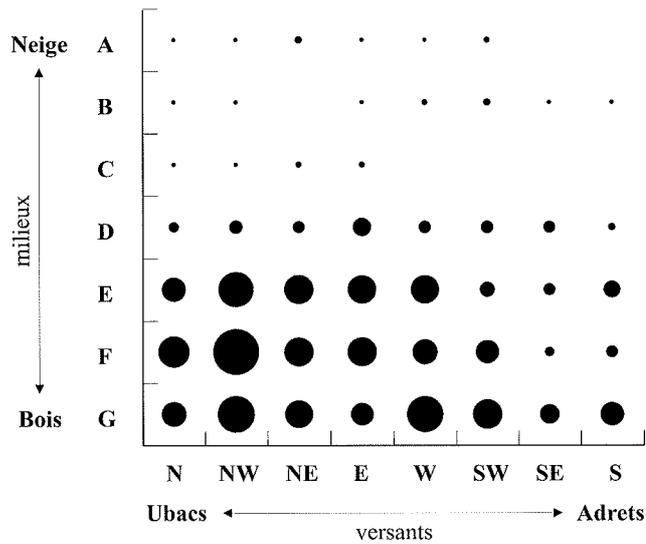


Figure 12c. Niche « milieu / versants » du Tétrás lyre en Vanoise

III.2.4. SUPERPOSITION DES TROIS GALLIFORMES DANS L'ESPACE ALTITUDE / MILIEUX / VERSANTS

La superposition des triangles spécifiques obtenus pour chacun des trois paramètres **altitude** (cf. fig. 2), **versants** (cf. fig.6) et **milieux** (cf. fig. 9) permet de définir trois pôles corrélatifs : dans l'angle "sud-est" des triangles se placent en effet, outre le Lagopède, la neige et les éboulis, le versant N et les cotes supérieures à 2 400 mètres ; vers l'angle "sud-ouest", dévolu au Tétralyre, sont localisés les paramètres brousses et boisements et les cotes inférieures à 2 100 mètres ; vers l'angle "nord" enfin, la Bartavelle est placée à proximité des valeurs SE et S, pelouses et 2 200-2 300 mètres. La séparation des niches devient tridimensionnelle. On peut également superposer les trois grilles spécifiques combinant milieux et octants (cf. fig.12a,b,c), ce qui autorise plusieurs constats :

- plus des neuf dixièmes des intersections disponibles (51 sur 56) sont occupées de manière significative par au moins une espèce : les Galliformes de montagne ont donc "horreur du vide", puisqu'ils investissent globalement la quasi totalité de l'espace offert ;

- mais plus des deux tiers des intersections (38 sur 56) ne sont occupées significativement que par une seule espèce : les Galliformes de montagne se partagent donc l'espace écologique bien plus qu'ils ne s'y superposent ;

- d'ailleurs il n'est que deux intersections (moins de 5 % du total) pour être occupées simultanément par les trois espèces ; il s'agit de milieux (pelouses et landes) et de versants (ouest et est) centraux dans la grille générale.

Ainsi, dans l'espace écologique défini quantitativement par l'altitude, l'indice d'orientation et l'indice de milieux, les trois domaines spécifiques apparaissent-ils parfaitement séparés, malgré la non-prise en compte de la dimension alimentaire et comportementale des niches respectives.

IV. DISCUSSION GÉNÉRALE

Parmi les nombreuses études ayant traité de l'écologie des Galliformes de montagne (voir par exemple BOCCA, 1987 et 1990), une excellente approche, bien que qualitative, est fournie par le traité synthétique de GEROUDET (1978) qui résume comme suit l'écologie de chacune des trois espèces dans le contexte des Alpes moyennes. Les mots-clefs soulignés constituent autant d'allusions à nos propres constats, que nous ne redévelopperons donc pas outre mesure ici.

- Lagopède : "*Des chaos de pierre, des trous pleins de neige, par place un gazon ras*" (p. 184). "*La pierre et la neige modèlent son domaine et son existence. On le rencontre donc sur les arêtes, les croupes et les sommets, plus bas dans les pentes escarpées, les couloirs et les éboulis, sur les moraines, parmi les lappiaz, les rocailles et les chaos rocheux qui empiètent sur les pelouses, dans les combes où la neige s'attarde. Il se plaît dans les lieux les plus froids, sur les versants exposés au nord, en été près des névés persistants ou tardifs, en hiver sur les crêtes balayées par les vents*". Son domaine est compris entre 1 800 et 3 000 m dans les Alpes et les Pyrénées, avec une préférence pour la zone de 2 200 à 2 700 m, où se cantonnent la plupart des nicheurs" (p. 190).

Notre seule remarque concerne le plus large spectre de versants, notamment à l'ouest et au sud en hiver, mis en évidence en Vanoise, dans un contexte climatique plutôt sec, dû à l'internalité du massif. Nos valeurs d'altitude sont comparables à celles fournies par BOCCA (1990) pour le Val d'Aoste où le Lagopède, surtout présent de 2 250 à 2 750 mètres, connaît 57 % de ses observations en ubac (NW à NE ; seulement 17 % en adret. D'où un indice U / A égal à 0.77).

- Tétras lyre : "Malgré les aspects divers que présente le biotope selon les régions, on peut lui reconnaître des traits fondamentaux, qui sont en somme ceux des zones forestières de transition. La diversité y est essentielle : il faut des espaces découverts jouxtant des refuges d'arbres et de buissons, donc un boisement clair, avec une abondance d'arbrisseaux à baies ; un climat humide et froid paraît important. L'habitat alpin s'étend en gros de 1 400 à 2 300 m d'altitude". "Boisements morcelés ... (alternant) tantôt avec des alpages, tantôt avec des formations basses d'aunes, de pins couchés, de bouleaux et de rhododendrons" (p. 243). "L'exposition joue un rôle important dans le choix du Tétras lyre : s'il fréquente en hiver des versants secs et chauds, il les évite dans le reste de l'année et recherche au contraire les pentes et les combes orientées au nord, où il jouit jusqu'en été de l'ombre, de la fraîcheur et de l'humidité. C'est là surtout qu'il se réfugie dans les brousses inextricables d'aunes verts" (p. 244). On sait pourtant que le Tétras lyre peut occuper les versants nord en creusant des loges dans la neige poudreuse (GLUTZ von BLOTZHEIM *et al.*, 1973, p.147). Chaque Galliforme connaît donc un trimestre de "poussée" vers les versants nord, étalée de début juillet (Bartavelle) à fin novembre (Lagopède) selon les espèces, avec repli sur le reste de l'année. Mais le phénomène reste de second ordre pour séparer les niches des trois espèces, et l'on peut parler de mouvements relatifs quasi parallèles à travers les saisons, malgré des valeurs mensuelles parfois bien distinctes.

Nos résultats correspondent donc bien au schéma général ci-dessus. En ce qui concerne l'orientation, nous avons même observé, rappelons le, une augmentation significative de l'indice d'adret de décembre à mars (en moyenne 37 % contre 24 % d'avril à novembre), même si ce comportement ne paraît pas extrapolable aux Alpes du Sud (L. ELLISON, comm. pers.) ou pourrait être (en partie) dû à un "biais-observateur" (Y. MAGNANI, comm. pers.). En Val d'Aoste (BOCCA, 1987), la cote moyenne de l'espèce est de 1 920 m pour les mâles, de l'ordre de 2 000 mètres pour les femelles ; 53 % des observations faites en ubac contre 22 % en adret (d'où un indice U / A égal à 0.71).

- Bartavelle : "Comme il lui faut du soleil et de la chaleur, des terrains pierreux secs et accidentés, elle se fixe de préférence sur les pentes orientées du sud à l'est et au sud-ouest" (p. 259). "L'altitude joue en somme peu de rôle, puisque les nicheurs du massif alpin se répartissent entre 500 et 2 700 m d'altitude, avec une localisation extrêmement variable selon les régions". "L'espèce se cantonne dans les pentes raides zébrées de pierrailles, coupées de ressauts rocheux avec des bandes de gazon maigre ; par places, les génévriers ou les rhododendrons et d'autres arbustes accrochent leurs touffes basses". "En somme, son domaine chevauche sur ceux du Lagopède et du Tétras lyre, mais elle évite la forêt, les sols humides et frais, les massifs d'aunes où se plaît ce dernier" (p. 260). Localement, l'amplitude altitudinale de la Bartavelle est donc plus restreinte qu'indiqué ; tout en débordant les deux autres espèces, la Bartavelle empiète davantage sur le Lagopède que sur le Tétras lyre. Pour le Val d'Aoste, nos données corroborent celles de BOCCA (1990) : en belle saison, la Bartavelle est surtout présente de 1 850 à 2 250 m, avec 90 % des citations en adret ; en hiver (décembre à mars), une forte descente est observée (présence majeure de 1 150 à 1 950 m seulement) tandis que s'accroît la présence aux adrets (95 % des citations).

Plus globalement, cette étude a donc permis de préciser et "d'objectiver", en les replaçant dans leur contexte spatio-temporel, les séparations de niche postulées pour les trois Galliformes de montagne. Ces séparations sont certes d'ordre altitudinal (thermique), directement ou non via la végétation, mais leur principal déterminisme est de nature topographique (effets de versants) et physionomique ("effets de paysages"), ce qui renvoie à la pratique ornithologique et cynégétique. Du point de vue saisonnier, on peut constater que les variations sont minimales en ce qui concerne les milieux, alors qu'elles sont plus notables en ce qui concerne l'altitude (Bartavelle) ou les versants (Tétras lyre) (tabl. XII).

	Lagopède	Tétras lyre	Bartavelle
Altitude	13 % (100 / 800)	4 % (31 / 800)	20 % (161 / 800)
Versants	14 % (07 / 50)	18 % (09 / 50)	14 % (07 / 50)
Milieux	6 % (0,25 / 4)	8 % (0,30 / 4)	5 % (0,19 / 4)

Tableau XII. Amplitude relative mensuelle des paramètres écologiques
Rapport de l'écart-type intermensuel à la médiane (cf. tableaux V, VIII et XI), soit 800 m (1 600-3 200 m) pour l'altitude, 50 % (0-100 %) pour les versants, et 4 (1-7) pour les milieux

CONCLUSION

Malgré les risques de biais que peut comporter l'approche univariée de données brutes (risques étudiés et / ou corrigés par ailleurs), les résultats ici obtenus sont suffisamment nets pour étayer nos propositions premières : les facteurs de milieu déterminant le "paysage" (pris au sens large) sont suffisamment discriminants pour permettre la cohabitation des Galliformes de montagne, avec partage et exploitation optimales des dimensions abiotiques des niches écologiques.

En toute rigueur cependant, les données présentées n'ont valeur que locale, et même actuelle, susceptible d'évoluer en fonction d'un contexte lui-même frappé de variabilité. Le réchauffement climatique repoussera le Lagopède vers le haut, accentuant son "insularisation" ; la déprise pastorale s'ajoutant à la dérive thermique modifiera le domaine pré-forestier du Tétras lyre, à la limite supérieure des boisements. Paysages et versants fourniront donc la meilleure lecture possible de ce nouveau contexte.

Dans le domaine appliqué, il est probable que ces résultats, ainsi dégagés du paramètre "altitude" au sens métrique de celui-ci, soient extrapolables aux massifs montagneux homologues, ouvrant ainsi la voie à une meilleure gestion des espèces, et des espaces adéquats. On songera ainsi aux "unités fonctionnelles" définies à ce propos par l'Observatoire des galliformes de montagne (Office national de la chasse et de la faune sauvage). Il est notamment permis de penser que les résultats obtenus permettront de mieux localiser et délimiter les espaces sensibles, pour mieux satisfaire les dimensions de niches révélées actives pour les trois espèces considérées. Ces données devraient permettre également, à court terme, au service SIG du Parc national de la Vanoise de "modéliser" les habitats potentiels de ces trois espèces de Galliformes et d'ainsi orienter les prospections futures des agents de terrain du Parc. En outre, de telles cartes seront susceptibles d'asseoir les préconisations de gestion en matière de pastoralisme (zones sensibles pour la reproduction) ou encore le Document d'objectif du Parc sur la zone Natura 2000 qui le concerne (zone centrale essentiellement).

REMERCIEMENTS :

M. Yann MAGNANI (Office national de la chasse et de la faune sauvage, "Observatoire des galliformes de montagne") et M. Laurent ELLISON (Office national de la chasse et de la faune sauvage) ont assuré une lecture critique de notre manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

- BERNARD-LAURENT (A.), 1986. Régime alimentaire automnal de la Perdrix bartavelle *Alectoris graeca saxatilis* dans les Alpes-Maritimes. *Revue d'écologie (la Terre et la vie)*, 41 : 39-57.
- BERNARD-LAURENT (A.), 1994. Statut, évolution et facteurs limitant les populations de Tétràs lyre (*Tetrao tetrix*) en France : synthèse bibliographique. *Game wildl. sci. (Gibier faune sauvage)*, 11 (hors-série, vol. 1) : 225-239.
- BERNARD-LAURENT (A.) ET DEL FRANCESCHI (P.-F.), 1994. Statut, évolution et facteurs limitant les populations de Perdrix bartavelle (*Alectoris graeca*) : synthèse bibliographique. *Game wildl. sci. (Gibier faune sauvage)*, 11 (hors-série, vol. 1) : 267-307.
- BOCCA (M.), 1987. Studio nelle popolazioni valdostane del fagiano di monte *Tetrao tetrix*. Aosta : Regione autonoma Valle d'Aosta. 78 p. + 1 carte
- BOCCA (M.), 1990. La Coturnice *Alectorix graeca* e la Pernice bianca *Lagopus mutus* in Valle d'Aosta. Aosta : Regione autonoma Valle d'Aosta. 76 p. + 1 carte
- BOUDAREL (P.), 1987. Recherches sur l'habitat et le comportement spatial du Lagopède alpin (*Lagopus mutus*) dans les Pyrénées-Occidentales françaises. Dans : *Actes du colloque Galliformes de montagne* (1987 ; Grenoble) / Office national de la chasse et SRETIE. Paris : Ministère de l'environnement, 1988. p.163-190.
- CALENGE (C.), BIRKAN (M.) ET LEBRETON (PH.), 2003. Separation of ecological niches of Galliform mountain birds in the Northern Alps (Vanoise national park). *Game wildl. sci. (Gibier faune sauvage)*, 20 : 259-285.
- CRAMP (S.) *et al.*, 1980. Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. Volume II, Hawks to Bustards. Oxford : Oxford University Press. 695 p.
- DESMET (J.-F.), 1987. Le Lagopède alpin (*Lagopus mutus helveticus* Thienemann 1829) dans les Alpes françaises septentrionales. Descriptif de l'habitat en Haute vallée du Giffre (Haute-Savoie, France). Dans : *Actes du colloque Galliformes de montagne* (1987 ; Grenoble) / Office national de la chasse et SRETIE. Paris : Ministère de l'environnement, 1988. p. 129-161.
- GEROUDET (P.), 1978. - Grands Échassiers, Gallinacés, Râles d'Europe. Neuchâtel : Delachaux et Niestlé. 429 p. (Les beautés de la nature).
- GLUTZ VON BLOTZHEIM (U.N.), BAUER (K. M.) ET BEZZEL (E.), 1973. Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 5, Galliformes und Gruiformes. Frankfurt am Main : Akademische Verlagsgesellschaft. 699 p.
- GONZALEZ (G.) ET NOVOA (C.), 1989. Partage de l'espace entre le Lagopède *Lagopus mutus pyrenaicus* et la Perdrix grise *Perdix perdix hispaniensis* dans le massif du Carlit (Pyrénées Orientales) en fonction de l'altitude et de l'exposition. *Revue d'écologie (la Terre et la vie)*, 44 : 347-360.
- HOYO (J. DEL), ELLIOTT (A.) ET SARGATAL (J.), 1994. - Handbook of the Birds of the World. Volume 2, New World Vultures to Guinea-fowl. Barcelona : Lynx. 638 p.
- LEBRETON (PH.), 1982. Quelques remarques d'ordre écologique et biologique formulées à propos des Galliformes de montagne. *Alauda*, 50 : 260-277.
- LEBRETON (PH.), LEBRUN (PH.), MARTINOT (J.-P.), MIQUET (A.) ET TOURNIER (H.), 2000. Approche écologique de l'avi-faune de Vanoise. *Trav. sci. Parc natl. Vanoise*, XXI : 5-304.
- LEBRETON (PH.) ET GIRARD (I.), 2006. Études écologiques des Galliformes de montagne : compléments méthodologiques. *Trav. sci. Parc natl. Vanoise*, XXIII : 147-158.
- MIQUET (A.) ET DEANA (T.), 2004. Étude du Lagopède alpin *Lagopus mutus helveticus* dans le Parc national de la Vanoise : résultats préliminaires. *Trav. sci. Parc natl. Vanoise*, XXII : 137-154.

Prénom et nom	nombre de fiches	Prénom et nom	nombre de fiches
Philippe BENOIT	438	Jacques PERRIER	107
Comptages collectifs Parc national de la Vanoise	339	Daniel BRIOTET	100
Jean-Paul FERBAYRE	320	Jean-Luc ETIEVANT	88
Christophe GOTTI	260	Annie BONATO	74
Pascal LANGER	204	Régis VILLIBORD	74
Benjamin PLUMECOCQ	181	Jean-François DALIX	72
Michel BOUCHE	143	Maurice MOLLARD	57
Marie-Geneviève BOURGEOIS	138	Joël BLANCHEMAIN	56
Sandrine LEMMET	138	Roselyne ANSELMET	53
Joseph RATEL	127	Henry FLANDIN	52
+ 45 personnes ayant fourni de cinquante à une fiche			

Annexe 1. Liste des principaux observateurs "Galliformes de Vanoise" (1990-2000).

Nomenclature "Milieu paysager"	Réalité de terrain Vanoise	Typologie CORINE-Biotopes
A = "Neige"	Neige-glace, combes à neige	36.1 Communautés de combes à neige, p. 82
B = "Éboulis"	Éboulis, moraines	36.2 Communautés des affleurements et rochers désagrégés alpins, p. 83 61.1 Éboulis siliceux alpins et nordiques, p. 171 61.2 Éboulis calcaires alpins, p. 172
C = "Rochers"	Roc-bloc, arêtes	62.1 Végétation des falaises continentales calcaires, barres, falaises, p. 175 62.2 Végétation des falaises continentales siliceuses, p. 176 62.3 Dalles rocheuses
D = "Pelouses"	Pelouse, prairie	36.3 Pelouses acidiphiles alpines et subalpines, p. 83 36.4 Pelouses calcicoles alpines et subalpines, p. 86
E = "Landes"	Landes, friches	31.4 Landes alpines et boréales, p. 48
F = "Brousses"	Fourrés, clairières, reboisements, taillis, ripisylve	31.6 Fourrés subalpins et communautés de hautes herbes, p.49 31.8 F. Fourrés mixtes, p. 55 31.8 G. Prébois de résineux <i>pro parte</i> , p. 56
G = "Boisements"	Bois, futaies	42.3 Forêts de mélèze et d'arolles, p. 119 42.4 Forêts de pins de montagne, p. 122

Annexe 2. Correspondances entre la typologie "Vanoise" et la typologie "CORINE-Biotopes" (cette dernière d'après M. BISSARDON et L. GUIBAL ; sous la direction de J.-C. RAMEAU. Nancy : ENGREF, 1997. 217 p.)

Espèce	Printemps	Été	Automne	Hiver
Lagopède	Début-avril à mi-juin	Mi-juin à mi-septembre	Mi-septembre à mi-novembre	Mi-novembre à fin-mars
Tétras lyre	Mi-mars à fin-mai	Début-juin à fin-août	Début-septembre à mi-novembre	Mi-novembre à mi-mars
Bartavelle	Début-avril à fin-mai	Début-juin à fin-août	Début-septembre à mi-novembre	Mi-novembre à fin-mars
En général	Avril-Mai	Juin-Août	Septembre-Octobre	Novembre-Mars

Annexe 3. Délimitation des saisons biologiques des Galliformes en Vanoise

Printemps : agrégation sexuelle, cantonnement, chants et parades, accouplements

= "agrégation génésique"

Été : pontes, éclosions, élevage des jeunes jusqu'à l'émancipation des couvées normales

= "expression génésique"

Automne : émancipation des couvées tardives (pontes de remplacement), nourrissage individuel, agrégation sociale = "agrégation socio-trophique"

Hiver : survie en milieu contraignant (nourriture, intempéries, prédation), jusqu'à la désagrégation socio-trophique = "survie socio-trophique"

En pratique, on adopte des césures par mois entiers, pour faciliter la comparaison des trois espèces et la représentation graphique.

Degré écologique	Milieu paysager	Nombre d'observations	Altitude moyenne
1	Neige	252	2 505 mètres
2	Éboulis	606	2 514 mètres
3	Rochers	398	2 454 mètres
4	Pelouses	676	2 289 mètres
5	Landes	464	2 070 mètres
6	Brousses	383	1 979 mètres
7	Boisements	404	1 987 mètres
En moyenne : 455 citations / milieu			

Annexe 4. Typologie des 7 milieux paysagers reconnus en Vanoise

La gradation des 7 milieux répond à une première dichotomie entre "végétaux" et "minéraux" avec, à l'intérieur du premier sous-ensemble, une diminution du nombre de strates (de 4 à 1) des boisements aux pelouses, puis une montée en force du minéral. On peut aussi noter que les trois premiers milieux, ligneux, s'inscrivent dans le sous-étage subalpin supérieur, le quatrième, herbacé, dans le sous-étage alpin ; les trois derniers milieux relèvent du sous-étage nival.

Il y a évidemment cohérence et redondance entre nature du couvert, altitude et température. Une relation linéaire hautement significative ($r = -0.957$; $p = 0.001$) relie d'ailleurs degré écologique et altitude moyenne des 7 milieux reconnus.

ÉTUDE ÉCOLOGIQUE DES GALLIFORMES DE MONTAGNE : COMPLÉMENTS MÉTHODOLOGIQUES

par Philippe LEBRETON¹ et Irène GIRARD²

Résumé. Atteignant plusieurs milliers d'observations dans le Parc national de la Vanoise, réparties sur plus d'une dizaine d'années, les données brutes d'occurrence relatives aux trois principaux Galliformes de montagne (Lagopède alpin *Lagopus mutus*, Tétraz lyre *Tetrao tetrix*, Perdrix bartavelle *Alectoris graeca*) peuvent être utilisées telles quelles sans biais majeur d'échantillonnage pour apprécier le rôle des facteurs de milieu que sont altitude et versant.

Une amélioration est néanmoins apportée en prenant en compte les surfaces couvertes par chacun des facteurs mésologiques, accessibles par SIG (Système d'information géographique) ; elle s'impose même pour les milieux marginalement représentés (comme les faibles pentes), qui risquent sans cela de voir sous-estimé leur rôle écologique.

Des résultats nouveaux sont apportés, d'une part sur le facteur "pente" jusqu'alors traité de manière qualitative pour les espèces concernées, d'autre part sur la Gélinotte des bois *Bonasa bonasia* dont les observations (sans atteindre les valeurs des trois autres espèces) dépassent désormais la centaine et permettent ainsi de préciser les constituants de sa niche physique dans le contexte biogéographique considéré.

Mots-clés : Galliformes. Échantillonnage. Densités de facteurs mésologiques. Pente

Complements on the sampling and the effects of exposition concerning Galliform Birds studied in Vanoise.

Summary. Reaching several thousand observations in the Vanoise National Park, spread over more than ten years, the raw relative occurrence data concerning the three main mountainous galliform birds (Ptarmigan *Lagopus mutus*, Black grouse *Tetrao tetrix*, Rock partridge *Alectoris graeca*) can be used as such without major sampling bias for evaluating the role of environmental factors, such as altitude and exposition.

An improvement is nevertheless brought about by taking into consideration the area covered by each of the mesological factors available by SIG (Geographic Information System) ; these are even required for marginal environments (such as weak slopes). Without this crucial information their ecological role may be underestimated.

Fresh results are obtained, on the one side on the factor "slopes", to date considered qualitatively for the species concerned, on the other, on the Hazel grouse *Bonasa bonasia* for which the observations (without reaching the number of the three other species), henceforth, exceed a hundred, allowing precision of the constituents of its physical niche.

Key Words : Galliform birds. Sampling. Densities of mesological factors. Slope.

I - INTRODUCTION

Les notations "spontanées" d'espèces animales faites à l'occasion des tournées de terrain par les personnels du Parc national de la Vanoise ne peuvent être fortement codifiées, hors programmes ciblés tels que les recensements coordonnés par l'Observatoire des galliformes de montagne (Lagopède alpin, Tétraz lyre, Perdrix bartavelle) ou suivi des Bouquetins (lieux et dates reproductibles au fil des ans) ; en l'occurrence, il s'agit plutôt de relevés faits "à la billebaude" (pour user d'un terme de tradition cynégétique). Si les circonstances des observations sont bien documentées sur une fiche comportant la date (année, jour, heure), le lieu (coordonnées géographiques), le site (altitude, versant, pente, milieu végétal et / ou minéral), elles ne se réfèrent pas à un "plan d'échantillonnage" et risquent ainsi de laisser au hasard le soin de structurer les tableaux de données ainsi constitués.

1 - Conseil scientifique. Parc national de la Vanoise, B.P. 705, F 73007 Chambéry cedex

2 - Pôle patrimoine. Parc national de la Vanoise, B.P. 705, F 73007 Chambéry cedex

En d'autres termes, l'analyse risque de révéler tout autant la répartition spatio-temporelle des observateurs que celle des "observés", et d'attribuer à un facteur mésologique (l'altitude en l'occurrence) une influence directe qu'il n'exerce en fait que plus subtilement (sur le milieu, via la température et les versants). Cependant, une partie des fonctions dévolues aux personnels de terrain (surveillance de la faune, de la flore... et des promeneurs) n'ont à priori aucune raison de privilégier ni de délaisser à l'extrême tel ou tel secteur du parc.

Le présent propos fait suite à deux travaux de nature complémentaire : le premier (MARTINOT et LEBRETON, 2006) utilise comme telles quelque 3 000 données "brutes" pour une analyse univariée du milieu et comparative des espèces ; le deuxième (CALENGE *et al.*, 2003) s'efforce au contraire de faire la part des influences réciproques à l'aide d'un "*global multivariate model integrating all the environmental variables in order to determine which variable best contributed to discrimination between niches. Unlike univariate analysis, multivariate analysis can be used to construct a model from several variables taking into account variability explained by inter-variable correlations*".

Plus précisément, nous nous proposons ici, par une démarche très pragmatique destinée à valider ou corriger les pratiques de terrain (afin d'éviter aussi bien les démarches inutiles que celles nocives au propos), de conduire quelques réflexions d'ordre méthodologique pour :

- **éprouver l'influence de la taille** de l'échantillon, passant ici de 3 000 à plus de 5 000 notations, en intégrant les nouvelles observations faites de 2001 à 2003 ;
- **appliquer un correctif** consistant à prendre en compte les surfaces couvertes par tel ou tel facteur de milieu pour mesurer son influence sur la présence des espèces ;
- **envisager un facteur de milieu**, la pente, qui n'a été abordé jusqu'à présent dans la littérature que de manière très qualitative ;
- **considérer une quatrième espèce**, la Gélinotte des bois, dont le faible nombre d'observations empêchait jusqu'alors toute approche statistiquement convenable.

RÉSULTATS et DISCUSSION

1. TAILLE ET DISTRIBUTION TEMPORELLE DE L'ÉCHANTILLON

Le tableau I fournit la répartition inter-annuelle et inter-spécifique des quelque 5 000 observations de Galliformes faites par les personnels de terrain du Parc national de la Vanoise dans les 15 dernières années. Pour éprouver les biais éventuels résultant de notre échantillonnage spatio-temporel, nous avons choisi le paramètre "altitude", plus accessible que l'orientation. A cet effet, le tableau II compare les cotes moyennes (et l'écart-type) obtenues pour chaque espèce à partir des fiches de terrain, dont la répartition annuelle diffère quelque peu selon les études ; par anticipation, nous présentons les données obtenues dans ce travail après correction des surfaces.

Année	Nombre d'observations				Total
	Lagopède	Tétras lyre	Bartavelle	Gélinotte	
< 1990	8	4	6	-	18
1990	21	29	12	-	62
1991	25	35	29	1	90
1992	30	51	33	-	114
1993	27	31	24	2	84
1994	61	20	67	1	148
1995	177	89	159	1	426
1996	227	231	163	3	624
1997	173	256	102	4	535
1998	233	174	96	2	505
1999	236	175	69	3	483
2000	261	199	94	0	554
2001	233	204	93	13	543
2002	196	199	97	39	531
2003	284	257	113	44	698
-----	-----	-----	-----	-----	-----
Total général	2 192	1 954	1 157	113	5 416
Total 1995-2003	2 020	1 784	996	109	4 899
Moyenne (idem)	224	198	110	-	544
(écart-type)	(37)	(51)	(31)	(51)	(79)

Tableau I. Répartition pluriannuelle de la pression d'échantillonnage sur les Galliformes de Vanoise

Publications	Lagopède	Tétras lyre	Bartavelle	Gélinotte
MARTINOT ET LEBRETON, 2006 3 100 à 3 500 obs. (1990 – 2000) (observations métriques)	2 520 (235)* m (ca 1 400 obs.)	2 000 (140) m (ca 1 200 obs.)	2 190 (250) m (ca 800 obs.)	-
CALENGE <i>et al.</i>, 2003 3 110 observations (1990 – 2000) (observations métriques)	2 526 (230) m (1 310 obs.)	1 990 (143) m (1 089 obs.)	2 209 (277) m (711 obs.)	-
LEBRETON et GIRARD (ce travail) 4 910 observations (1995 – 2003) **				
- non corrigé	2 513 (233) m	2 001 (179) m	2 179 (276) m	1 403 (201) m
- corrigé / surfaces (observations hectométriques)	2 513 m (2 026 obs.)	1 972 m (1 789 obs.)	2 123 m (987 obs.)	- (108 obs.)
- non corrigé (observations métriques)	2 504 (230) m (2 021 obs.)	1 994 (147) m (1 788 obs.)	2 198 (264) m (984 obs.)	1 419 (189) m (108 obs.)
Moyenne des 5 méthodes	2 512 (08) m	1 991 (12) m	2 180 (34) m	-

Tableau II. Cotes (annuelles) moyennes obtenues pour les Galliformes de Vanoise selon les méthodes de recueil et / ou de traitement de données

* Moyenne (écart-type), ** Calculé en regroupant les observations par tranches de 100 mètres consécutives, et non par moyenne des observations métriques, obs. = observations

Au vu des faibles différences observées selon les protocoles, on constate la taille apparemment suffisante d'un millier de notations pour chaque espèce (hors Gélinotte, dont la discussion reste à faire) ; au rythme actuel de quelque 200 observations annuelles par espèce majeure, des périodes consécutives de 2 ans, lisant quelque peu les aléas météorologiques, peuvent être considérées comme des échantillons comparatifs indépendants, suffisamment amples et fiables. Dans cet esprit, une simulation a été conduite sur le paramètre altitude, en divisant l'échantillon en 4 périodes bi-annuelles, précédées d'une période quinquennale au début de la décennie 1990 (tableau III).

Période	Lagopède	Tétras lyre	Bartavelle	Gélinotte
1990 - 1995	2 510 (247) m (342 observations)	2 019 (156) m (255 observations)	2 181 (285) m (324 observations)	1 496 (229) m (5 observations)
1996 - 1997	2 511 (212) m (400 observations)	1 995 (143) m (487 observations)	2 190 (265) m (265 observations)	1 492 (196) m (6 observations)
1998 - 1999	2 532 (223) m (466 observations)	1 978 (152) m (348 observations)	2 227 (263) m (163 observations)	1 542 (78) m (5 observations)
2000 - 2001	2 502 (222) m (493 observations)	1 991 (154) m (403 observations)	2 197 (226) m (187 observations)	1 442 (223) m (13 observations)
2002 -2003	2 470 (252) m (485 observations)	2 004 (143) m (461 observations)	2 197 (278) m (210 observations)	1 402 (187) m (83 observations)
Moyenne et écart-type	2 505 (22) m (2 186 observations)	1 997 (15) m (1 954 observations)	2 198 (17) m (1 149 observations)	-

Tableau III. Cotes moyennes obtenues pour les Galliformes de Vanoise pour 5 périodes consécutives entre 1990 et 2003

Sans qu'aucun calcul soit nécessaire, il est évident qu'aucune dérive altitudinale n'est observable sur les 14 années écoulées, malgré un indéniable réchauffement climatique sur la période considérée (la décennie 1990 a connu les 7 plus chaudes années du siècle), localement attesté par le recul des glaciers. Pour autant, ce résultat n'est pas opposable à l'existence d'un réchauffement : d'une part les écarts que l'on pourrait attendre sont à la limite du phénomène (une variation de 0,2°C équivaut à une dénivellation de 37 mètres seulement), d'autre part a pu jouer une inertie du paysage végétal ou des oiseaux eux-mêmes envers une dérive thermique qui reste de second ordre à cette échelle de temps.

2. CORRECTIONS DE SURFACE

Un massif montagneux ne peut être considéré comme un cône régulier, dont tous les versants seraient également représentés sur le terrain. Caricaturalement, le risque encouru dans l'étude d'une montagne pyramidale pourvue de trois faces sud-est, sud-ouest et nord, et d'une arête sud, amènerait "logiquement" à conclure qu'aucune espèce, animale ou végétale, ne présente d'affinités franchement hélio-thermo-xérophiles au prétexte qu'aucune observation n'aurait été faite - et pour cause - pour la dernière orientation ! Il pourrait à priori en être de même pour l'altitude : une falaise verticale occupant toute la tranche 1 800-2 200 mètres pourrait laisser croire à une désaffection générale des espèces non rupicoles pour de telles cotes.

L'examen de la situation de terrain dans l'espace Vanoise permet à priori d'écarter des biais aussi extrêmes (les falaises y sont rares, le relief étant plus nuancé que dans les Préalpes calcaires), bien que la partie orientale du massif, adossée à la ligne de crête faisant frontière avec l'Italie, puisse laisser attendre un déficit des versants Est. La question reste néanmoins posée d'un strict point de vue méthodologique.

2.1. ALTITUDE

La répartition des surfaces occupées en Vanoise (données SIG) dans les tranches hectométriques successives est donnée dans le tableau IV.

Altitude	Surfaces	
	en km ²	en %
< 1 500 mètres	162,0	8,2
1 501-1 600 mètres	50,7	2,6
1 601-1 700 mètres	55,1	2,8
1 701-1 800 mètres	72,6	3,7
1 801-1 900 mètres	76,9	3,9
1 901-2 000 mètres	92,9	4,7
2 001-2 100 mètres	103,8	5,2
2 101-2 200 mètres	116,8	5,9
2 201-2 300 mètres	129,1	6,5
2 301-2 400 mètres	140,3	7,1
2 401-2 500 mètres	150,2	7,6
2 501-2 600 mètres	150,9	7,7
2 601-2 700 mètres	141,0	7,1
2 701-2 800 mètres	129,8	6,6
2 801-2 900 mètres	111,5	5,8
2 901-3 000 mètres	89,7	4,6
> 3 000 mètres	197,2	10,0
-----	-----	-----
Total	1 971,2	100,0

Tableau IV. Répartition altitudinale (par tranches consécutives de 100 m) des surfaces dans l'espace Vanoise

À part les cotes extrêmes, qui n'intéressent qu'un nombre très limité des trois principaux Galliformes (3 % seulement du total, dont 2 % pour la Gélinoite), un déficit de surfaces est noté entre 1 500 et 1 900 mètres, tranches qui regroupent environ 20 % des observations de Tétrasyre ; pour cette espèce, un biais de sous-estimation est donc a priori possible. Entre 1 900 et 2 900 mètres, tranches regroupant de 81 % (Tétrasyre) à 95 % (Lagopède) des observations des trois Galliformes majeurs, les 10 tranches hectométriques représentent en moyenne 6,4 +/- 1,0 % des surfaces, le faible écart-type relevé (coefficient de variation 16 %) ne pouvant laisser attendre que des biais éventuels de second ordre dans le domaine considéré. Néanmoins, pour éprouver cette hypothèse, nous avons corrigé les valeurs en terme de densité d'observa-

tions dans les diverses tranches concernées (tranches extrêmes écartées) (tableau V).

La prise en compte des surfaces couvertes par les différentes tranches d'altitude se traduit donc par un abaissement des valeurs pour le Tétrás lyre et la Bartavelle, mais sans conséquences notables pour le suivi intra- ou inter-annuel dans le même contexte. Les maximums de distribution sont identiques dans les deux approches (Lagopède et Tétrás lyre), ou très proches (Bartavelle).

Tranche (100 m)	Lagopède n / densité	Tétrás lyre n / densité	Bartavelle n / densité	Gélinotte n / densité	Total n / densité
< 1500 mètres	1 / 0.006	12 / 0.074	12 / 0.074	82 / (*)	107 / -
1 501-1 600 m	0 / 0.000	12 / 0.237	8 / 0.158	11 / -	31 / -
1 601-1 700 m	1 / 0.018	36 / 0.653	11 / 0.200	6 / -	54 / 0.980
1 701-1 800 m	2 / 0.028	85 / 1.171	41 / 0.565	2 / -	130 / 1.791
1 801-1 900 m	4 / 0.052	290 / 3.771	59 / 0.767	6 / -	359 / 4.668
1 901-2 000 m	14 / 0.151	476 / 5.124	100 / 1.076	0 / -	590 / 6.351
2 001-2 100 m	50 / 0.482	480 / 4.624	180 / 1.734	1 / -	711 / 6.850
2 101-2 200 m	101 / 0.865	236 / 2.021	146 / 1.250	- / -	483 / 4.135
2 201-2 300 m	187 / 1.448	103 / 0.798	121 / 0.937	- / -	411 / 3.184
2 301-2 400 m	296 / 2.110	28 / 0.200	98 / 0.699	- / -	422 / 3.008
2 401-2 500 m	316 / 2.104	11 / 0.073	83 / 0.553	- / -	410 / 2.730
2 501-2 600 m	337 / 2.233	5 / 0.033	58 / 0.384	- / -	400 / 2.651
2 601-2 700 m	277 / 1.965	4 / 0.028	35 / 0.248	- / -	316 / 2.241
2 701-2 800 m	193 / 1.487	2 / 0.015	25 / 0.193	- / -	220 / 1.695
2 801-2 900 m	167 / 1.498	3 / 0.027	7 / 0.063	- / -	177 / 1.587
2 901-3 000 m	55 / 0.613	1 / 0.011	2 / 0.022	- / -	58 / 0.647
>3 000 mètres	25 / 0.126	5 / 0.025	1 / 0.005	- / -	31 / 0.157
Total	2 026 / 1.028	1 789 / 0.908	987 / 0.501	108 / 0.055	4 910 / 2.491
Altitude moyenne non corrigée	2 513 (233) m	2 001 (179) m	2 178 (276) m	1 403 (201)	-
Altitude moyenne corrigée (densités)	2 513 m	1 972 m	2 123 m	-	-

Tableau V. Densité des observations selon les tranches altitudinales (100 m) successives dans l'espace Vanoise (maximums imprimés en gras). [(*) voir tableau XIII particulier à la Gélinotte]

2.2. ORIENTATIONS

En pratique, chaque octant ne s'écarte que modérément de la répartition équitable de 12,5% (tableau VI, colonnes chiffrées 1 et 2) ; il en est de même pour les observations, avec des écarts relatifs assez faibles (colonnes 3 à 5). On relève certes une plus forte présence des trois octants W par rapport aux trois versants E (au total, 44 vs 32 % des surfaces), mais ce sont aussi les plus riches dans les relevés globaux (48 vs 30 % des occurrences).

Si nous admettons que les niches "orientation" des trois principales espèces sont complémentaires, et que

Versant	Surface (km ²)	Surface (en %)	Fiches (n)	Fiches (en %)	Écart (sur %)
NW	292.4	14.8	895	18.2	- 3.4
N	243.7	12.3	515	10.5	+ 1.8
NE	236.0	12.0	536	10.9	+ 1.1
E	200.5	10.2	518	10.5	- 0.3
SW	254.2	12.9	700	14.3	- 1.4
SE	182.8	9.3	405	8.2	+ 1.1
S	242.8	12.3	603	12.3	- 0.0
W	319.5	16.2	738	15.0	+ 1.2
Total	1 971.9	100.0	4 910	100.0	
Moyenne	-	12.5 +/- 2.2 %	-	12.5 +/- 3.2 %	

Tableau VI. Répartition des versants et des observations (4 Galliformes) dans l'espace Vanoise

tous les versants sont donc occupés pour l'ensemble des fiches, espèces confondues, on obtient une répartition des observations très comparable à celle du terrain.

Plus précisément, il existe une excellente corrélation entre surfaces et occurrences ($r = + 0.848$; $p = 0.008$). À une erreur du second ordre près, l'échantillonnage global est donc représentatif du facteur "orientation" et les données brutes semblent pouvoir être utilisées telles quelles, comme dans les deux travaux précités. En outre, ce résultat tendant à montrer que **la somme des observations** de Galliformes est proportionnelle aux surfaces offertes (bien que chaque espèce possède ses orientations propres) est en accord avec la notion de complémentarité des niches, qui postule que l'ensemble des espèces d'une famille ou d'une guilda occupe sensiblement tout l'espace offert en se le partageant (*cf.* adage de GAUSE).

Néanmoins, nous avons voulu éprouver le bien-fondé de l'approximation ci-dessus en calculant ce qui sont en fait des "densités de versants", les nombres d'observations faites pour chaque espèce dans chaque octant étant divisés par la surface occupée en Vanoise par chacun de ceux-ci (tableau VII). Si nous calculons la densité moyenne de l'ensemble des 4 Galliformes dans chacun des 8 octants (NW = 3,06 obs. / km² ; N = 2,11 ; NE = 2,27 ; E = 2,58 ; SE = 2,22 ; S = 2,48 ; SW = 2,75 ; W = 2,31), la moyenne générale 2,47 obs. / km² (identique à celle directement calculée à partir des fiches, soit 4910 obs. / 1971,9 km² = 2,49 obs. / km²) connaît un écart-type faible de 0,32 obs. / km², soit un coefficient de variation égal à 13 % seulement.

Par ailleurs, les densités relatives d'observations obtenues pour chaque espèce peuvent être exprimées en

Versant	Surface (km ²)	Lagopède n / densité	Tétras lyre n / densité	Bartavelle n / densité	Gélinotte n / densité
NW	292.4	429 / 1.467	406 / 1.389	24 / 0.082	36 / 0.123
N	243.7	291 / 1.194	173 / 0.710	15 / 0.062	36 / 0.148
NE	236.0	251 / 1.064	239 / 1.013	38 / 0.161	8 / 0.034
E	200.5	165 / 0.823	260 / 1.297	80 / 0.399	13 / 0.065
SE	182.8	130 / 0.711	93 / 0.509	181 / 0.990	1 / 0.006
S	242.8	162 / 0.667	125 / 0.515	316 / 1.301	0 / 0.000
SW	254.2	266 / 1.046	202 / 0.795	230 / 0.905	2 / 0.008
W	319.5	332 / 1.039	291 / 0.911	103 / 0.322	12 / 0.038
Total	1 971.9	2 026 / 1.027	1 789 / 0.907	987 / 0.501	108 / 0.055
Moyenne	246.5	253 / 1.001	224 / 0.892	123 / 0.528	14 / 0.053
(écart-type)	-	- / (0.264)	- / (0.329)	- / (0.473)	- / (0.056)

Tableau VII. Densité des observations selon les versants dans l'espace Vanoise

Le coefficient de variation (rapport de l'écart-type à la moyenne, exprimé en %) mesure l'amplitude de la niche d'orientation des espèces : faible pour le Lagopède et le Tétralyre (26 % et 37 % ; la niche est large), il est élevé pour la Bartavelle et la Gélinotte (89 et 106 % ; la niche est étroite).

pourcentages, permettant ainsi une comparaison plus directe des préférendums des espèces entre elles, notamment par superposition des "roses d'orientation" que l'on peut en déduire (tableau VIII).

Versant	Surface (km ²)	Lagopède densité (%)	Tétras lyre densité (%)	Bartavelle densité (%)	Gélinotte densité (%)	Total densité / km ²
NW	292.4	18.3	19.5	1.9	29.1	3.06
N	243.7	14.9	9.9	1.5	35.1	2.11
NE	236.0	13.3	14.2	3.8	8.1	2.27
Somme ubacs		46.4	43.6	7.2	72.3	7.44
E	200.5	10.3	18.2	9.5	15.4	2.58
SE	182.8	8.9	7.1	23.4	1.4	2.22
S	242.8	8.3	7.2	30.8	0.0	2.48
SW	254.2	13.1	11.1	21.4	1.9	2.75
Somme adrets		30.3	25.4	75.6	3.3	7.45
W		13.0	12.8	7.6	9.0	
Indice d'ubac		0.605	0.632	0.087	0.956	
U / (U + A)		soit 61 %	soit 63 %	soit 9 %	soit 96 %	
Idem, non corrigé pour les surfaces		62 %	72 %	10 %	-	

Tableau VIII. Densité des observations de Galliformes selon les versants dans l'espace Vanoise
On notera la similitude des observations globales (densités) faites en ubac et en adret

Plus synthétiquement, on peut regrouper les octants en ubacs, adrets et orientations transverses, et définir un "indice d'ubac", rapport des densités d'ubacs à la somme des densités d'ubacs et d'adrets (les orientations transverses sont neutralisées dans ce calcul). Les valeurs (corrigées) obtenues peuvent être comparées à celles calculées sans correction (MARTINOT et LEBRETON, 2006). Identiques pour le Lagopède et la Bartavelle, les valeurs diffèrent quelque peu pour le Tétras lyre, sans doute en raison de la surestimation des versants W (probablement appréciés par l'espèce pour leur nivrosité) dans les données brutes ; elles n'inversent cependant pas le diagnostic antérieur (CALENGE *et al.*, 2003), qui voyait dans le Tétras lyre une espèce aux affinités d'ubac marquées.

On peut également, disposant de l'information "bivariée" altitude / versant pour chaque espèce, calculer la cote moyenne (annuelle, non corrigée pour les surfaces) des observations dans chaque octant (tableau IX).

Versants	N	NE	E	SE	S	SW	W	NW
Lagopède	2 500 m	2 551 m	2 492 m	2 572 m	2 581 m	2 530 m	2 501 m	2 463 m
Tétras lyre	2 500 m	2 551 m	2 492 m	2 572 m	2 581 m	2 530 m	2 501 m	2 463 m
Bartavelle	2 363* m	2 262* m	2 246 m	2 218 m	2 170 m	2 108 m	2 172 m	2 231* m

Tableau IX. Cotes moyennes observées pour les 3 principaux Galliformes en Vanoise dans les 8 octants
(*) Valeurs statistiquement peu assurées pour la Bartavelle (espèce d'adret) en raison du faible nombre d'observations dans ces 3 octants (de 15 à 38 seulement, contre 80 à 316 pour les 5 autres octants).

Pour le Lagopède (espèce plutôt d'ubac), les trois plus basses cotes sont observées en ubac (de W à N, valeur moyenne : 2 488 +/- 22 m), les trois plus hautes en adret (du SE au SW : 2 561 +/- 27 m) ; la différence (significative : 73 m) correspond à un refroidissement de 0,4°C, corrigeant ainsi quelque peu l'effet de versant, comme le fait plus efficacement le déplacement estival de près de 400 m (*ca* - 2°C) connu par l'espèce. Mais pour la Bartavelle (espèce franchement d'adret), le phénomène est inversé, avec les trois plus basses cotes de S à W (2 150 +/- 36 m), bien que l'oiseau se déplace de plus de 400 m vers le haut en moyenne en été (la faible taille des échantillons NW à NE empêche de pousser plus loin la réflexion). Pour le Tétrás lyre enfin, les deux valeurs maximales sont notées en expositions N et NE (en moyenne 2 065 m), les deux minimales en expositions S et SW (1 950 m).

3. EFFETS DE PENTE

Le SIG fournit 6 classes de pente, très inégalement représentées en Vanoise (tableau X) ; la correction pour les surfaces s'impose donc manifestement ici, alors qu'elle pouvait rester facultative pour altitude et versants. Pour l'exploitation, les valeurs ont été regroupées en 4 classes : pente très faible (ff) : 0 à 4,9° ; faible (f) : 5 à 13,9° ; forte (F) : 14 à 25,9° ; très forte (FF) : 26° et au-delà.

Classe de pente (SIG)	0 - 0,6°	0,7 - 4,9°	5,0 - 13,9°	14,0 - 25,9°	26,0° - 44,9°	45,0 - 69,9°
Surfaces occupées en Vanoise	6,2 km ²	45,6 km ²	316,9 km ²	838,1 km ²	740,9 km ²	23,9 km ²
Classes regroupées des pentes	51,8 = 2,6 % ff		16,1 % f	42,5 % F	764,8 = 38,8 % FF	

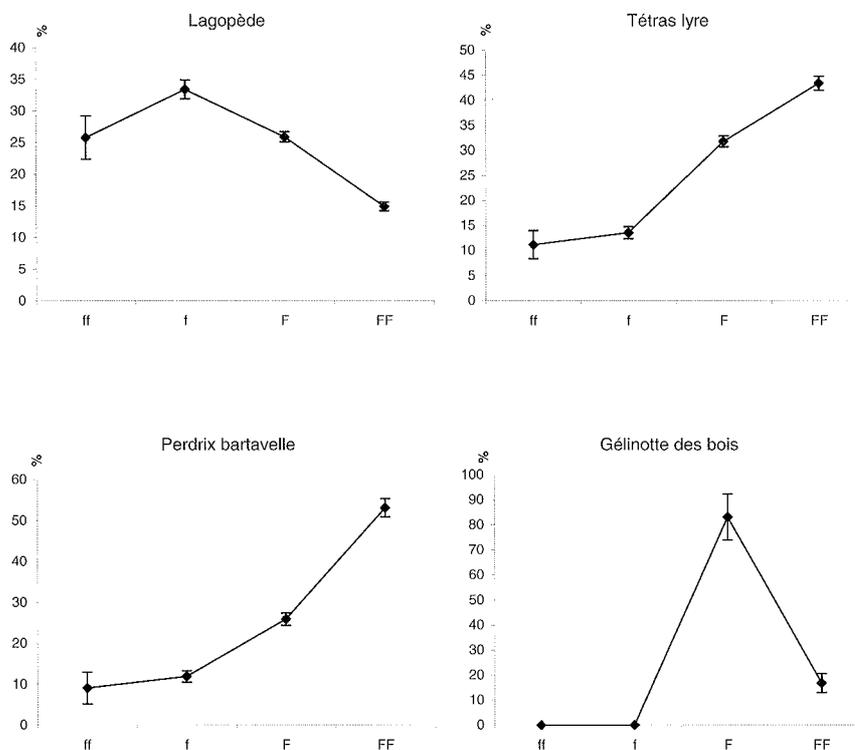
Tableau X. Répartition en surface des pentes observées en Vanoise

Comme pour les versants, des densités d'observations de Galliformes peuvent être calculées pour chacune des quatre classes de pente ici définies. Le présent travail constituant à notre connaissance la première approche quantitative de ce paramètre sur l'écologie des Galliformes, nous avons estimé la variabilité des mesures en prenant comme écart-type, conformément à la loi de POISSON, la racine carrée des effectifs considérés. À titre d'exemple, le Lagopède comptant 476 observations (racine carrée 22) dans la classe de pente f (surface 316,9 km²), la valeur moyenne de la densité assortie d'un écart-type en moins ou en plus est ici égale à 1,502 +/- 0,069 observations, soit des bornes égales à 1,433 et 1,571. Afin de mieux pouvoir comparer les profils des espèces, les densités obtenues sont converties en pourcentage du total obtenu pour chaque espèce (tableau XI).

Comme pour les orientations, on peut condenser l'information en définissant un indice de pente, somme des deux classes fortes (F et FF) comparée à la somme des quatre classes. Maximal pour la Gélinoite, cet indice vaut 79 % pour la Bartavelle et 75 % pour le Tétrás lyre, mais seulement 41 % pour le Lagopède, valeur justifiée par la position plus sommitale de cette espèce (alpages, plateaux). Les courbes jointes (fig. 1 à 4) illustrent le propos. Dans la littérature, la seule mention quantitative, bien que large, que nous ayons trouvée de ce facteur provient du Val d'Aoste (BOCCA, 1990), où la Bartavelle préfère les pentes comprises dans l'intervalle 17-50°.

	Nombre	Écart type	Densité moyenne	Idem en %
Lagopède				
ff	60	8	1.158 +/- 0.154	25.8 (3.4)
f	476	22	1.502 +/- 0.069	33.4 (1.5)
F	977	31	1.166 +/- 0.037	25.9 (0.8)
FF	513	23	0.671 +/- 0.030	14.9 (0.7)
Total	2 026		4.497	100.0
Tétras lyre				
ff	16	4	0.309 +/- 0.077	11.2 (2.8)
f	119	11	0.376 +/- 0.035	13.6 (1.2)
F	736	27	0.878 +/- 0.032	31.8 (1.1)
FF	918	30	1.200 +/- 0.039	43.4 (1.4)
Total	1 789		2.763	100.0
Bartavelle				
ff	7	3	0.135 +/- 0.058	9.1 (3.9)
f	56	7	0.177 +/- 0.022	11.9 (1.4)
F	322	18	0.384 +/- 0.021	25.9 (1.5)
FF	602	25	0.787 +/- 0.033	53.1 (2.2)
Total	987		1.483	100.0
Gélinotte				
ff	0	-	0	0.0
f	0	-	0	0.0
F	91	10	0.109- 0.012	83.2 (9.2)
FF	17	4	0.022/- 0.005	16.8 (3.8)
Total	108		0.131	100.0

Tableau XI. Densité des observations selon les pentes dans l'espace Vanoise



Figures 1 à 4. Profils de pente (corrigés pour les surfaces) pour les Galliformes en Vanoise
1. Lagopède. 2. Tétralyre. 3. Bartavelle. 4. Gélinotte.

4. GÉLINOTTE DES BOIS

Suite aux précédentes réflexions, les trois constituants physiques de la niche de la Gélinotte peuvent être aisément comparés, toutes corrections de surfaces faites, à celles des trois espèces majeures jusqu'à présent considérées en Vanoise (tableau XII).

Espèces	Lagopède	Tétras lyre	Bartavelle	Gélinotte
Cote moyenne	2 513 m	1 972 m	2 123 m	ca 1 400 m
Indice d'ubac	61 %	63 %	9 %	96 %
Indice de pente	41 %	75 %	79 %	100 %
Habitats majoritaires (en % des habitats occupés)	Éboulis + pelouses (57 %)	Boisements + brousses (66 %)	Pelouses + rochers (64 %)	-

Tableau XII. Comparaison des constituants de la niche mésologique des Galliformes de Vanoise
Valeurs corrigées, sauf pour l'habitat. Les valeurs significatives sont présentées **en gras**

Les trois autres espèces étant d'ubac (plus ou moins marqué), la situation préférentielle d'adret suffit à définir la niche physique de la Bartavelle, par ailleurs de cote et d'indice de pente qualifiables de moyens à forts dans le contexte. Espèce la plus alticole, le Lagopède présente le plus faible indice de pente, tandis que le Tétralyre adopte de plus fortes pentes à de plus faibles cotes. En fin de compte, c'est la Gélinotte qui se démarque le plus des trois autres Galliformes en Vanoise : cotes basses (voir tableau XIII), très forts indices de pente et d'ubac ; on rappelle que son milieu d'élection est plutôt la hêtraie-sapinière ou pessière, peu représentée en Vanoise, à la limite supérieure de l'étage montagnard (LEBRETON *et al.*, 2000, p. 101).

Tranche (100 m)	901-1 000	1 001-1 100	1 101-1 200	1 201-1 300	1 301-1 400	1 401-1 500	1 501-1 600	1 601-1 700	1 701-1 800	1 801-1 900	1 901-2 000	2 001-2 100
Nombre d'observations	5	1	1	22	34	19	11	6	2	6	0	1

Tableau XIII. Répartition altitudinale (hectométrique) de la Gélinotte en Vanoise (108 observations)

CONCLUSIONS

Les présents compléments relatifs à l'écologie des Galliformes en Vanoise sont de trois ordres : méthodologique, mésologique et biologique.

Dans le premier cas, la comparaison des 3 000 à 5 000 données obtenues "au hasard" de 1990 à 2003 par les personnels de terrain du Parc national de la Vanoise, référencées "manuellement" ou via le SIG. /

M.N.T., exprimées métriquement ou hectométriquement, montre que, malgré l'absence d'un plan rigoureux d'échantillonnage, des observations spécifiques au nombre de (100) 200 par année fournissent telles quelles une image moyenne satisfaisante au premier ordre des paramètres physiques que sont cote altitudinale et versant. En revanche, le paramètre "pente" étant très inégalement représenté, il convient de procéder à des corrections de surfaces débouchant en fait sur des "densités d'observations" (nombre / km²) ; de telles corrections, également possibles pour cote et versants, améliorent évidemment le tableau tout en restant, facultatives pour un usage courant des données correspondantes.

Dans le second cas, la pente apparaît comme un élément non négligeable de la niche des Galliformes, agissant sans doute soit directement (capacités d'envol), soit indirectement (balance végétale / minérale). Un peu plus de la moitié des observations (corrigées) de la Bartavelle concernent de très fortes pentes (supérieures à 26°), alors qu'il s'agit d'un peu moins de la moitié pour le Tétrás lyre. Avec 60 % de pentes faibles (en dessous de 14°), le Lagopède est l'espèce la plus neutre à l'égard de ce facteur. Sans être déterminant à lui seul, ce facteur de milieu contribue à mieux séparer les niches déjà définies par ailleurs (altitude, versant, paysage).

Bien que la végétation, dimension biotique de l'habitat, soit fortement conditionnée par les paramètres physiques de celui-ci³, ces derniers ne sauraient le remplacer dans la description des biotopes, d'autant que l'animal est très sensible à la "physionomie" du paysage ainsi constitué. Parallèlement au relevé de position géographique faisant suite à l'observation d'un galliforme, il semble donc tout à fait opportun de décrire également, même sommairement, le paysage végétal et minéral localement dominant. À ce propos, on regrettera que la "check-list" utilisée depuis 2002 par les personnels de terrain du Parc national ne comporte plus mention du milieu paysager, d'autant qu'une correspondance avait été établie entre la trentaine de rubriques proposées aux agents et la typologie CORINE-Biotope, via une échelle de 7 formations paysagères couvrant de "boisements" (autour de 2 000 m) à "neige" (autour de 2 500 m) (CALENGE *et al.*, 2003)⁴.

Enfin, bien que fondée sur une centaine de données seulement, la niche de la Gêlinotte des bois apparaît bien distincte de celle des autres Galliformes étudiés en Vanoise : l'oiseau peuple en effet surtout les niveaux supérieurs de l'étage montagnard (cote moyenne 1 400 +/- 200 m) ; il est très nettement d'ubac et manifeste une nette préférence pour les pentes dites fortes (entre 14 et 26°).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

On citera surtout les trois travaux dont procède celui-ci, et dans la bibliographie desquels figurent les références utiles au propos.

BOCCA (M.), 1990. La Coturnice *Alectorix graeca* e la Pernice bianca *Lagopus mutus* in Valle d'Aosta. Aosta : Regione autonoma Valle d'Aosta. 76 p. + 1 carte

CALENGE (C.), BIRKAN (M.) ET LEBRETON (P.), 2003. Separation of ecological niches of Galliform mountain birds in the Northern Alps (Vanoise National Park) - *Game and wildlife science*, 20 : 259-285.

LEBRETON (P.), LEBRUN (P.), MARTINOT (J.-P.), MIQUET (A.) ET TOURNIER (H.), 2000. Approche écologique de l'avifaune de Vanoise. *Trav. sci. Parc natl. Vanoise*, XXI : 5-304.

MARTINOT (J.-P.) ET LEBRETON (PH.), 2006. Sur la séparation des niches écologiques chez les galliformes de montagne en Vanoise. *Trav. sci. Parc natl. Vanoise*, XXIII : 119- 145.

3 - Ainsi l'aulnaie verte (constituant majeur de la formation végétale appelée "brousse" en montagne et représentant l'un des éléments paysagers majeurs de la niche du Tétrás lyre) est-elle surtout présente en versants W; sur pentes moyennes, à la limite des étages subalpin et alpin, autour de 2 100 mètres.

4 - En principe, la situation devrait s'améliorer à moyen terme, la cartographie de la végétation devant être intégrée au SIG du Parc de la Vanoise, comme elle l'est déjà couramment dans les espaces protégés étrangers. Il subsistera néanmoins une solution de continuité de plusieurs années dans des relevés engagés fort opportunément au début de la décennie 90, conformément à ce qui devrait être l'une des missions premières des parcs nationaux au titre de "suivi mésologique".

SÉPARATION DES NICHES ÉCOLOGIQUES CHEZ LES GALLIFORMES DE MONTAGNE EN VANOISE

Clément CALENGE¹, Marcel BIRKAN² et Philippe LEBRETON³

Résumés en français et en anglais de l'article paru sous le titre :

Separation of ecological niches of Galliform mountain birds in the Northern Alps (Vanoise National Park) / C. Calenge, M. Birkan et Ph. Lebreton. Dans : Game and Wildlife Science⁴, décembre 2003, Vol. 20 (4) : 259-285

Mots-clés : Galliformes ; Tétrasy lyre Tetrao tetrix ; Perdrix bartavelle Alectoris graeca ; Lagopède alpin Lagopus mutus ; montagne ; niche écologique ; facteur discriminant ; altitude ; orientation ; habitat ; Alpes du Nord

Résumé. Une étude comparative des facteurs écologiques (altitude, exposition et habitat) déterminant la distribution de Galliformes de montagne (Tétrasy lyre Tetrao tetrix, Perdrix bartavelle Alectoris graeca, Lagopède alpin Lagopus mutus), a été effectuée dans le Parc national de la Vanoise (Alpes du Nord françaises) sur 1 500 km². 3 110 localisations d'individus de ces espèces ont été détectées par observation sur onze années, de 1990 à 2000.

En premier lieu, l'utilisation du milieu par les trois espèces a été décrite séparément pour chaque variable mésologique, à l'aide du modèle linéaire gaussien pour l'altitude et du modèle log-linéaire pour l'orientation et le type d'habitat. L'altitude à laquelle se trouvaient les espèces sépare nettement les niches : le Tétrasy lyre se rencontre en moyenne sur l'année à 1 990 m +/- 4 m (erreur type), la Perdrix bartavelle à 2 209 m +/- 10 m et le Lagopède alpin à 2 526 m +/- 6 m. En été, la Perdrix bartavelle et le Lagopède alpin se déplacent vers des altitudes plus élevées.

La séparation des niches se fait également selon les orientations : la Perdrix bartavelle occupe essentiellement les adrets (orientations sud), alors que le Tétrasy lyre et le Lagopède alpin peuplent surtout les ubacs (orientations nord). Le Tétrasy lyre et le Lagopède alpin utilisent aussi intensivement les orientations ouest, probablement à la recherche d'une couverture neigeuse plus importante. Une forte ségrégation des niches en fonction des habitats a également été mise en évidence, comparable à celle relevée pour l'altitude : le Tétrasy lyre est majoritaire dans les milieux ligneux (landes, fourrés et bois), le Lagopède alpin dans les milieux minéraux (éboulis et rochers) et la Perdrix bartavelle dans les pelouses rocheuses. Une variation saisonnière de l'utilisation de l'habitat a été également constatée, par exemple la présence hivernale du Tétrasy lyre dans les milieux plus ligneux.

Les facteurs altitude, orientation et habitat étant chacun liés au facteur température, un modèle log-linéaire intégrant ces trois variables mésologiques a été utilisé pour estimer leurs interactions et mettre en évidence celles exerçant une influence majeure sur la séparation des niches des trois espèces. Le Lagopède alpin peut être trouvé à plus basse altitude sur les orientations nord et ouest, et la Perdrix bartavelle peut se rencontrer à plus forte altitude sur les orientations sud et est, du fait d'un phénomène d'atténuation thermique. D'une manière générale, la niche du Lagopède alpin est mieux séparée de celle du Tétrasy lyre par l'altitude et l'habitat que par les orientations ; c'est l'inverse pour les niches du Lagopède alpin et de la Perdrix bartavelle d'une part, et pour celles de la Perdrix bartavelle et du Tétrasy lyre d'autre part. La meilleure séparation des niches se fait par le couple de variables orientations-habitat. Le relatif effacement du paramètre altitudinal (au sens thermique) autorise donc probablement l'extrapolation de ces conclusions à d'autres secteurs ou massifs montagneux d'Europe occidentale moyenne.

1 - UMR CNRS 5558, Laboratoire de biométrie et biologie évolutive, Université Claude Bernard (Lyon 1) ;

F - 69622 Villeurbanne cedex. calenge@biomserv.univ-lyon1.fr

2 - Office national de la chasse et de la faune sauvage, 85 avenue de Wagram, F-75008 Paris

3 - Conseil scientifique du Parc national de la Vanoise. Parc national de la Vanoise, B.P. 705, F-73007 Chambéry cedex. Fax : 33 (0)4 79 96 37 18

4 - suite de Gibier faune sauvage. Paris : Office national de la chasse et de la faune sauvage. ISSN 1622-7662.

Key Words : Galliform ; black grouse, Tetrao tetrix ; rock partridge, Alectoris graeca ; ptarmigan, Lagopus mutus ; mountain ; ecological niche ; discriminating factor ; altitude ; orientation ; habitat ; Northern Alps

Abstract. *A comparative study of ecological factors (altitude, orientation, habitat) determining the distribution of mountain galliform birds (black grouse Tetrao tetrix, rock partridge Alectoris graeca, ptarmigan, Lagopus mutus) was performed in the Vanoise National Park, France (Northern Alps) over an area of 1,500 km². During an 11-year observation period (1990-2000), 3,110 bird occurrences were recorded.*

Use of the environment was described separately for each species and for mesological variable, using a Gaussian linear model for altitude and a log-linear model for orientation and type of habitat. Altitude of occurrences distinguished between the birds' niches : mean (+/- SD) altitude of occurrences was 1,990 +/- 4 m for the black grouse, 2,209 +/- 10 m for the rock partridge, and 2,526 +/- 6 m for the ptarmigan. In summer, the rock partridge and the ptarmigan moved to higher altitudes.

Orientations also separate the niches : southern orientations were preferred by the rock partridge, and northern orientations by the black grouse and the ptarmigan. The black grouse and the ptarmigan used western orientations intensively, probably in search of more snow coverage. Niches were also distinguished by type of habitat, with a separation similar to that obtained with altitude : the black grouse was found more frequently in wooded areas (woody moors, thickets, woods), the ptarmigan in rocky areas (stone, fallen rocks), and the rock partridge in area of rocky grass. A seasonal variation in use of habitats was also observed, e.g. presence of the black grouse in more woody areas in winter.

As the factors altitude, orientation, and habitat are all correlated with the temperature variable, a log-linear model integrating these three mesological factors was used to estimate their interactions and distinguish factors having a significant influence on niche segregation. The ptarmigan can be found at lower altitudes on northern and western slopes, and the rock partridge at higher altitudes on southern and eastern slopes because of the temperature attenuation phenomenon. Altitude and habitat distinguish the niche of the ptarmigan from that of the black grouse better than orientation. Conversely, orientation distinguishes better between the niche of rock partridge and those of the ptarmigan and the black grouse. The best discrimination between niches was obtained with the orientation-habitat combination. The relative weak distinguishing power of the variable altitude (temperature) probably allows extrapolation of the present conclusions to other sectors or mid-altitude mountains in mid-latitude Western Europe.

ÉTUDES COMPLÉMENTAIRES
SUR L'AVIFAUNE DE MONTAGNE EN VANOISE

II. COMMENT ET POURQUOI LA RICHESSE AVIFAUNISTIQUE
ÉVOLUE-T-ELLE EN MONTAGNE



Préambule

Un constat très général est celui d'une raréfaction altitudinale du nombre des espèces, végétales et animales, raréfaction souvent homologue entre végétaux et animaux syntopiques. Cependant les hypothèses s'affrontent pour expliquer le phénomène : rôles de la productivité et de la diversité végétales, effets thermo-métaboliques directs, effets d'insularité ou de surfaces. Un profil typologique est proposé suite aux données de la littérature ; il s'appuie également sur un transect avifaunistique et mésologique dans le Parc national de la Vanoise, conduit entre 600 et 2 900 mètres en saison de nidification.

Alors que la température décroît linéairement avec l'altitude, on constate que les étages de végétation se succèdent de manière plus graduée que graduelle, auxquels l'avifaune répond à son tour de manière assez tranchée dans sa composition quali-quantitative ; il semble donc opportun de scinder l'écosystème montagne en deux sous-ensembles, boisé et non-boisé (= alpin-nival), présentant chacun son déterminisme dans une même logique générale. Les paramètres "internes" (= caractères biologiques de taille et de nourriture, de nidification et de migration) sont aussi importants que les paramètres "externes" (= composition végétale et minérale du milieu), les premiers adaptés aux seconds, de manière relativement découplée de l'altitude. Quelle que soit l'approche du phénomène (faunistique, biologique, mésologique), les mêmes profils sont observés dans son évolution altitudinale.

La diminution altitudinale de la richesse avienne résulterait donc de l'adéquation des traits biologiques (au premier chef la taille, via la loi des surfaces corporelles relative aux équilibres thermo-énergétiques) aux paramètres écologiques (milieu thermique et végétal), ainsi que du nombre des espèces répondant à de tels critères dans le contexte biogéographique.

En ce qui concerne l'étage alpin (et ses annexes prairiales et buissonnantes subalpines), entre 1600 et 2 900 mètres, la confrontation des fréquences aviennes aux facteurs mésologiques (végétaux et minéraux) souligne le rôle complémentaire tenu par la couverture végétale d'une part, les facteurs topographiques d'autre part, déterminant ainsi la composition de l'avifaune, sa biodiversité et son évolution en fonction de l'altitude. Deux pôles avifaunistiques apparaissent, l'un qualifié par le Tarier des prés et l'Alouette des champs, l'autre par l'Accenteur alpin et la Niverolle alpine. La composante alticole se caractérise par une biomasse individuelle et une sédentarité plus élevées, corrélées à un régime alimentaire "omnivore / carnivore" et à une stratégie démographique de type K ; l'inverse évidemment pour la composante prairiale. La comparaison est faite entre avifaune alpine "potentielle" et avifaune exprimée dans l'échantillon alpestre ici considéré.

ÉTAGEMENT DE L'AVIFAUNE EN MONTAGNE

A - MISE AU POINT :

COMMENT ET POURQUOI LA RICHESSE AVIFAUNISTIQUE ÉVOLUE-T-ELLE EN MONTAGNE ?¹

par Philippe LEBRETON² et Irène GIRARD³

Résumé. On constate très généralement une diminution altitudinale du nombre des espèces, végétales et animales, particulièrement de la biodiversité avienne. Mais les hypothèses s'affrontent pour expliquer ce phénomène : effets thermo-métaboliques directs, rôles de la productivité et de la diversité végétales, effets d'insularité et de surfaces. Une mise au point est présentée, fondée sur une dizaine de cas relevés dans le Paléarctique. Un modèle typologique général dit AB est proposé, permettant de hiérarchiser les divers paramètres écologiques avancés ; il favorise comme cause le discontinuum végétal engendré par le refroidissement altitudinal à l'interface des étages subalpin et alpin.

Mots-clés : Avifaune. Altitude. Biodiversité. Profil typologique.

How and why bird species diversity varies in mountain areas ?

Summary. A very general observation is that the number of plant and animal species decreases with elevation ; and this rarefaction is often homologous between syntopic plants and animals. But different hypotheses are vying to explain the phenomenon : direct thermo-metabolic effects, role of plant productivity (resources) and diversity (landscape), insularity or surface effects. Whereas temperature decreases in a linear manner with elevation, plants tiers follow one another in a manner that is more graduated than gradual, and to which the birdlife in turn responds fairly clearly in its qualitative and quantitative composition. It therefore seems appropriate to split the mountain ecosystem into two subsets wooded (up to subalpine level) and non-wooded (alpine-nival level). A typological profile "AB" is thus proposed from literature data covering Palearctic range.

Key words : Birdlife. Elevation. Specific diversity. Typological profile.

INTRODUCTION

La raréfaction altitudinale de la richesse spécifique, expression fréquente de la notion plus récente de biodiversité, est un phénomène depuis longtemps documenté, chez les plantes comme chez les animaux (insectes ou oiseaux) : dès 1850, TSCHUDI (cité dans l'Atlas des oiseaux nicheurs de Suisse (SCHIFFERLI *et al.*, 1980, p.17) mentionnait la diminution du nombre des espèces d'oiseaux, de la plaine aux cimes alpestres. Plus récemment, mais dans le même contexte, une baisse moyenne de 60 % (valeurs extrêmes 43 et 71 %) de la richesse avifaunistique est observée entre étages boisés et alpin de quatre situations franco-suisse (voir ci-dessous).

Malgré cette évidence, on achoppe pourtant sur les modalités et les mécanismes susceptibles d'accompagner ou de justifier un phénomène aussi général. Si l'altitude est forcément en cause, l'est-elle directement, de manière thermique, ou indirectement, par le biais de la végétation, considérée comme producteur primaire ou comme paysage ? La même explication vaut-elle d'ailleurs indistinctement pour chaque groupe vivant, homéotherme ou hétérotherme ? La courbe représentative de l'évolution altitudinale de la richesse est-elle régulièrement décroissante (linéaire ou curviligne) ou présente-t-elle une partie initiale verticale, "concave" ou "convexe", une cassure à un ou des niveau(x) particulier(s) ?

1 - Travail en partie publié dans : *Alauda*, 2005, Vol.73, n°2 : 91-106.

2 - Conseil scientifique du Parc national de la Vanoise, rue du docteur Julliand, F-73000 Chambéry

3 - Mission "Patrimoine naturel" du Parc national de la Vanoise, rue du docteur Julliand, F-73000 Chambéry

Ces interrogations ne sont ni formelles ni sectorielles, mais sous-tendent l'idée d'un modèle de structure et de fonctionnement de l'écosystème de montagne ; elles présentent également l'intérêt de permettre d'envisager l'évolution de l'écosystème alpestre dans un contexte de dérive climatique. Dans un premier temps, une mise au point bibliographique initialement anglophone sera enrichie de documents (surtout francophones) apparemment ignorés de la première ; elle sera suivie d'un exposé des diverses hypothèses pouvant expliquer la raréfaction altitudinale de la richesse biologique. Un deuxième volet, expérimental, sera consacré à l'étude d'un transect réalisé en Vanoise, documenté d'un double point de vue ornithologique et mésologique.

En ce qui concerne les mécanismes possibles de cet étagement avifaunistique, quelques travaux anglophones doivent être préalablement cités (surtout basés sur des inventaires néotropicaux et ignorant la littérature européenne, francophone ou germanophone). Ils s'attachent, soit à la méthodologie (RAHBK, 1995), soit à la mise en jeu de phénomènes plus généraux : stabilité de l'environnement et hétérogénéité spatiale (ROTBERRY, 1978), homologation entre effets altitudinaux et latitudinaux ("règle de RAPOPORT") (STEVENS, 1992 ; RAHBK, 1997), appel à la théorie insulaire de McARTHUR et WILSON (STEVENS, 1992), effet de la température sur les ressources et la productivité primaire (ROTBERRY, 1978 ; RAHBK, 1997). Il ne s'en dégage aucun corps de doctrine bien convainquant.

EXPOSÉ DES DONNÉES : RELATIONS BIO-RICHESSE / ALTITUDE

Parmi les diverses références anglophones, l'une pose clairement le problème, à savoir la forme de l'évolution altitudinale de la richesse avienne. À cet effet, RAHBK (1995, 1997) distingue les inventaires à caractères "régionaux" et "locaux". Dans la première catégorie se rangent les Atlas (nationaux ou régionaux), fort nombreux et documentés en Europe depuis une vingtaine d'années, dont un bon exemple est l'Atlas des oiseaux nicheurs de Suisse (SCHMID *et al.*, 1998) ; dans la seconde catégorie se placent au contraire les transects stationnels établis dans des vallées alpestres, comme celui réalisé en Maurienne (BROYER *et al.*, 1983). Dans le premier cas, on peut parler d'inventaires exhaustifs, dans l'espace comme dans le temps, les observateurs ne laissant échapper que peu d'espèces sur une grille de 10 x 10 km, suivie pendant plusieurs saisons consécutives ; mais la liste avifaunistique obtenue place du coup sur le même pied d'égalité les espèces communes et les espèces rares (= très et peu fréquentes, respectivement). Dans le second cas au contraire, il s'agit de "sondages" (en espace et en temps limités : indices ponctuels d'abondance ou de fréquence) qui, s'ils ne peuvent prétendre à l'exhaustivité, fournissent - sur un nombre suffisamment élevé de stations - une image certes tronquée mais proportionnelle de la biocénose ; néanmoins les espèces rares et / ou à grand territoire sont souvent sous-estimées par cette démarche. Ces deux types d'inventaires peuvent donc fournir des résultats un peu différents, sans qu'il soit pour l'instant possible de dénoncer un biais expérimental.

L'analyse des résultats semi-bruts de l'Atlas suisse, nord et sud des Alpes confondus (= "versants" à l'échelle régionale), fournit un profil très simple de la décroissance altitudinale de la richesse avifaunistique : de 200 à 1 400 mètres (étages collinéen et montagnard) où la richesse moyenne y est remarquablement constante (37,4 +/- 0,4 espèces ; 6 tranches de 200 m) ; vers 1 500 mètres se dessine une nette inflexion conduisant à une seconde partie linéairement décroissante, entre 1 600 et 2 400 mètres, niveau où le nombre moyen d'espèces n'atteint plus que 9 par carré de 100 km² (fig.1).

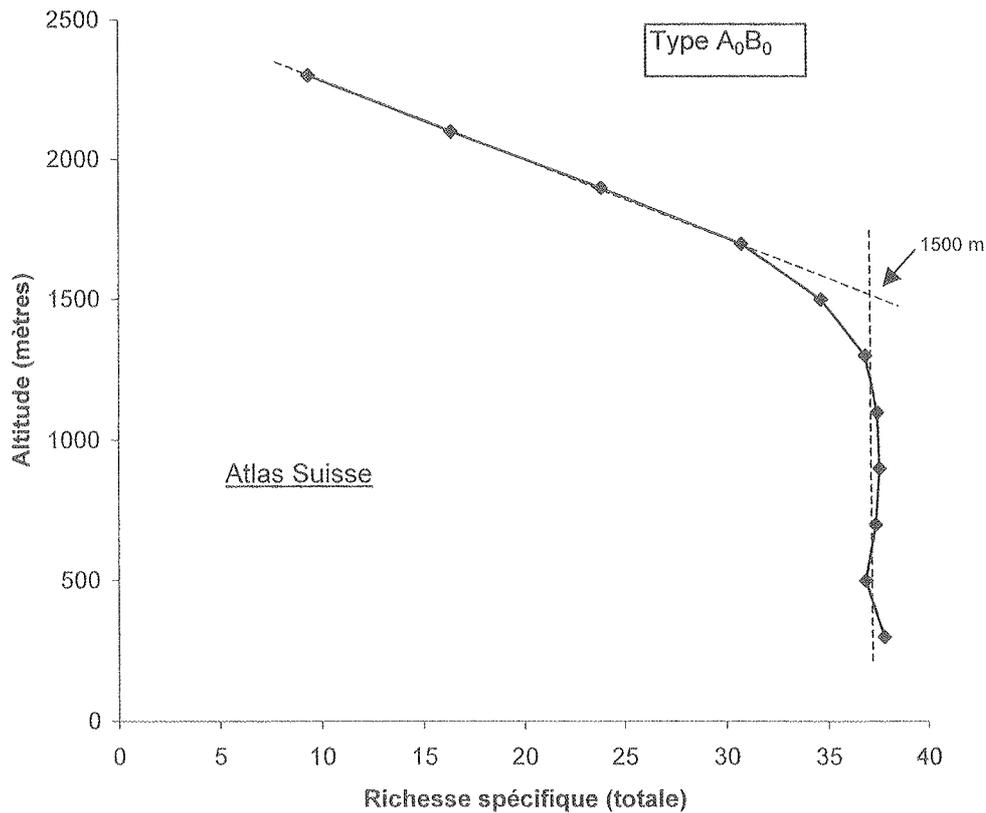


Figure 1. Appauvrissement ornithologique altitudinal en Suisse, versants confondus (calculé d'après SCHMID *et al.*, 1998, p. 114). De l'étage collinéen à l'étage alpin, la richesse spécifique (totale) est divisée par 4, avec inflexion vers 1 500 mètres, à la limite des étages montagnard (feuillus dominants) et subalpin (résineux dominants).

En Maurienne, le transect avifaunistique effectué par BROYER *et al.* (1983) par la technique des E.F.P. semble connaître un maximum de richesse vers 1 000 mètres mais - compte-tenu des écarts expérimentaux - il pourrait aussi s'agir d'une légère décroissance dès la plaine, accentuée au-delà de 1 500 mètres. Dans le même contexte de la Vanoise, une courbe initialement "verticale" puis infléchi est obtenue à partir des données floristiques de GENSAC (1967), tandis que celle concernant les Coléoptères scarabéidés (d'après LUMARET et STIERNET, 1990) connaît un très net maximum de richesse aux cotes intermédiaires (en moyenne 29 espèces à 1 600 m, contre 17 vers 900 m et seulement 9 vers 2 800 m) (*in* LEBRETON *et al.*, 2000, p. 274). Les résultats (de type "exhaustif") obtenus au Maroc, de 400 à 3 600 mètres (BARREAU *et al.*, 1987), sont également sans ambiguïté quant à l'existence d'un maximum intermédiaire, puisque la richesse, égale à 34 espèces à 500 mètres, croît progressivement jusqu'à 48 à 2 100 mètres, pour diminuer au-delà et ne plus atteindre que 3 espèces vers 3 400 mètres (fig.2).

FRAMARIN (1996, p.43), dressant la liste qualitative des oiseaux nicheurs du Parc national du Grand Paradis, recense 81 espèces (de toutes fréquences) de 500 à 1 000 mètres, une quarantaine entre 2 000 et 2 300 mètres, mais seulement 11 au-delà de 2 600 mètres. FERRY et FROCHOT (1990), étudiant les forêts le long d'un transect val de Saône / étage subalpin du Jura, observent une diminution significative du nombre d'espèces aviennes, égal à 0,7 espèces par hectomètre ; entre 500 et 1 500 mètres, la baisse affecte le quart de la richesse globale. Bien plus à l'est, dans le massif de l'Annapurna, sur un transect de plus de 4 000 mètres, THIOLLAY (1980) note également une forte décroissance du nombre des espèces aviennes, divisé par 2 lors du passage aux niveaux asylvatiques ; à l'étage "alpin", la richesse ne vaut que le dixième de celle des niveaux forestiers inférieurs (tabl. I).

Auteurs	BLONDEL (1978)	BROYER <i>et al.</i> (1983)	WARTMANN et FURRER (1977)	THIOLLAY (1980)
Localisations	Mont-Ventoux	Maurienne	Grisons / Nord-Sud 2 700 m / (7) - (**)	Annapurna
	(*)	(*) (**)	2 500 m / (9) - (6)	(**)
	>1 600 m / 6.0	> 2 400 m / 3.0 - 7	2 300 m / 14 - (13)	> 4 600 m / 15
		2 250 m / 5.4 - 20	2 100 m / 14 - 10	4 300 m / 67
Limite boisements	-----			
	1 500 m / 8.2	1 950 m / 8.7 - 33	1 900 m / 27 - 19	3 400 m / 139
	1 300 m / 8.6	1 650 m / 10.3 - 30	1 700 m / 29 - 19	2 500 m / 144
	1 100 m / 9.8	1 350 m / 8.9 - 27	1 500 m / 35 - 31	1 600 m / 135
	900 m / 10.3	1 050 m / 12.4 - 34	1 300 m / 46 - 40	900 m / 128
	700 m / 9.2	750 m / 10.8 - 33	1 100 m / 45 - 40	400 m / 163
	500 m / 11.0	450 m / 11.5 - 35	900 m / 53 - 40	
	300 m / 11.8		700 m / 54 - 43	

(*) = richesse stationnelle (nombre moyen d'espèces par station de recensement)

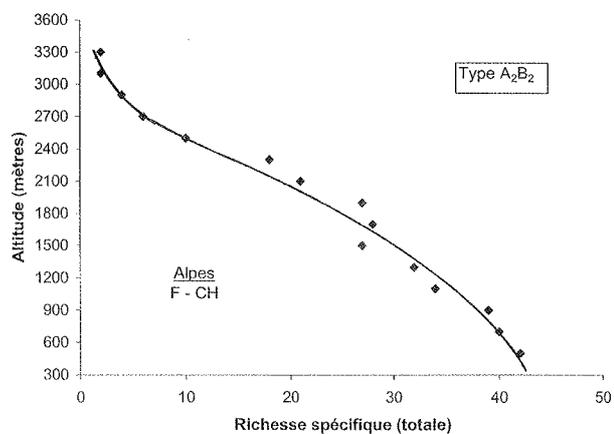
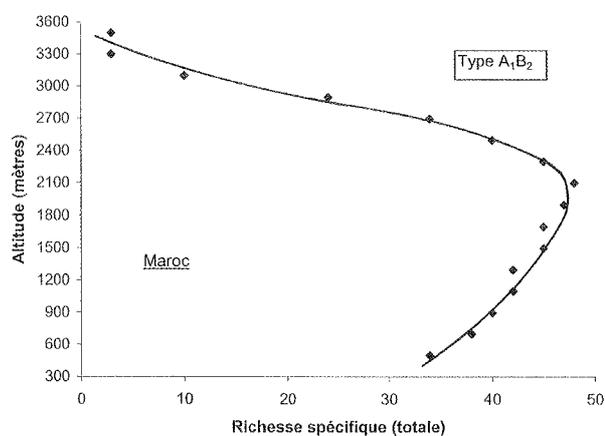
(**) = richesse totale (nombre total d'espèces observées)

Tableau I. Quelques exemples de diminution altitudinale de la richesse avifaunistique (en zone paléarctique)

D'autres profils, tracés à partir de relevés également obtenus dans le Paléarctique, confirment la complexité du problème. BARREAU *et al.* (1987), comparant leurs résultats maghrébins à ceux tirés d'une compilation des inventaires alors disponibles pour les Alpes franco-suissees, notent une diminution de la richesse avifaunistique dès l'étage collinéen : quasi linéaire jusque vers 2 300 mètres (on passe de 42 à 18 espèces), la diminution s'accroît au-delà (10 espèces à 2 500 m) pour se ralentir ensuite (2 espèces encore vers 3 400 m) (fig.3). Il y a plus : si, au lieu de faire la moyenne des données des versants nord et sud des Alpes suisses (SCHMID *et al.*, 1998), on considère ceux-ci séparément, deux profils distincts sont observés. Au nord des Alpes, la diminution est univoque, modérément mais continuellement accélérée (de 42 à 9 espèces, entre 300 et 2 300 m) ; au sud des Alpes en revanche, une courbe de type "Maroc" est obtenue, moins accentuée toutefois : égale à 34 espèces en plaine, la richesse passe par la valeur 38 vers 1 300 mètres (les différences sont significatives, compte tenu de la précision de l'Atlas suisse), pour décroître ensuite quasi linéairement jusqu'à 9 espèces à 2 300 mètres (fig.4a,b).

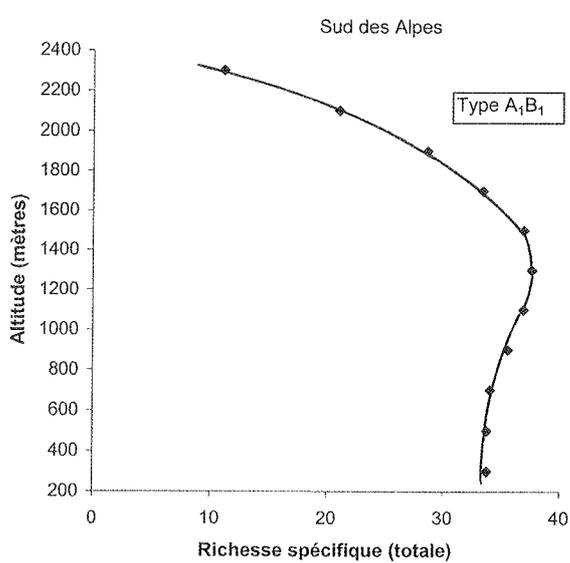
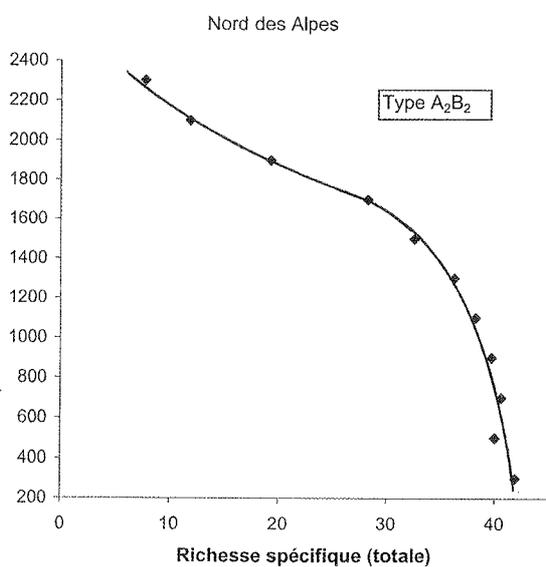
Les données fournies par AFFRE et AFFRE (1980) permettent de tracer les courbes altitudinales de richesse dans les Pyrénées-Orientales (exposition générale sud) et en Ariège (exposition générale nord) ; constamment en faveur des versants sud, les deux courbes évoluent parallèlement, avec un maximum intermédiaire vers 700 mètres, puis une décroissance ralentie au-delà de 2 200 mètres (fig.5). Malgré son caractère assez local, ce profil rappelle celui fourni par BARREAU *et al.* (1987) pour les Alpes franco-suissees. On retrouve le même ralentissement aux plus hauts niveaux dans le travail conduit par WARTMANN et FURRER (1977-1978) dans les Grisons, en ubac comme en adret, sans maximum intermédiaire mais avec une légère supériorité des seconds sur les premiers, comme dans les Pyrénées.

À l'issue de ce tour d'horizon portant sur une dizaine de cas (ornithologiques) relevant tous du Paléarctique, le rapprochement ne peut manquer d'être fait avec la complexité également notée par RAHBK (1997), après compilation de 99 travaux d'origine surtout tropicale (73 sur 99) relatifs à des végétaux (27 travaux), des Invertébrés (37 travaux) et des Vertébrés (29 travaux, dont 19 relatifs à des Oiseaux) ; la distinction est faite entre données continentales (n = 71) et insulaires (n = 19) mais rien n'est formulé quant à d'éventuels effets de versants.



Figures 2 et 3. Appauvrissement ornithologique altitudinal au Maroc et dans les Alpes franco-suissees (calculé d'après BARREAU *et al.*, 1987). On notera la nette différence des deux profils, obtenus par la même méthodologie d'inventaire (richesse totale).

Atlas Suisse



Figures 4a,b. Évolution altitudinale de la richesse ornithologique au nord et au sud des Alpes suisses (calculé d'après SCHMID *et al.*, 1998, p. 114). On notera la différence des deux profils, obtenus par la même méthodologie d'inventaire (richesse totale).

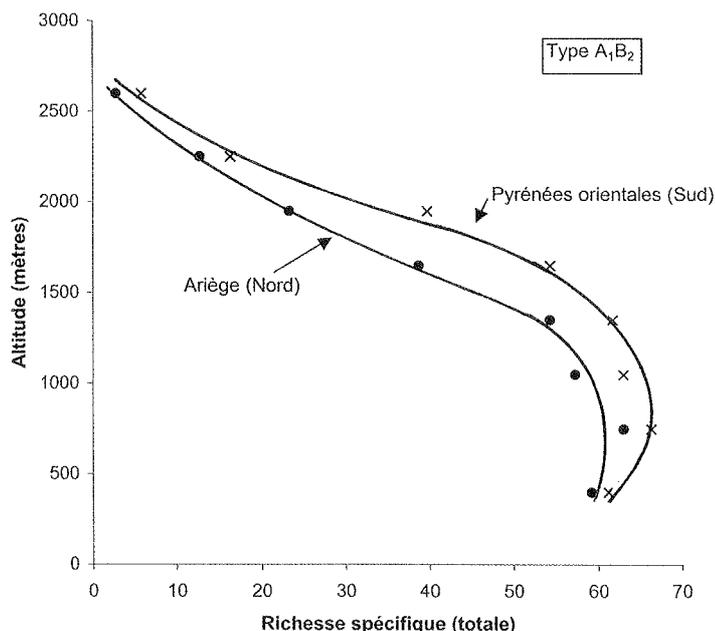


Figure 5. Évolution altitudinale de la richesse ornithologique dans les Pyrénées (calculé d'après AFFRE et AFFRE, 1980) Bien que décalées, les courbes (richesse totale) présentent un profil similaire, qu'elles relèvent de situations nord (Ariège) ou sud dominantes (Pyrénées-Orientales).

Trois profils seraient à considérer : "*monotonically decreasing*", "*horizontal, then decreasing*"⁴, "*hump-shaped*". Dans le premier cas (que l'on ne confondra pas avec une décroissance linéaire), la courbe obtenue est dite encore "concave" ; dans le troisième, elle présente un maximum, une "bosse", aux niveaux intermédiaires.

Bien que l'auteur estime que "*a pattern where the species-richness curve is almost horizontal up to a certain elevation before declining, or is hump-shaped, seems more typical than a monotonic decline*", l'extraction de 26 données - dont seulement 3 non tropicales - relatives aux Vertébrés démontre que l'indécision reste grande, niveaux topographiques confondus (tabl.II).

	Type de décroissance		
	monotone ^a	linéaire / incurvée ^b	Convexe ^c
Niveau régional	6	4	6
Niveau local	3	3	2
Total	9	7	8

a : Monotone = "*monotonically decreasing*" (= A_2B_0 , voir ci-dessous)

b : Linéaire / incurvée = "*horizontal, then decreasing*" (= A_0B_0 et / ou A_0B_1)

c : Convexe = "*hump-shaped*" (= A_1B_0 et / ou A_1B_1)

Tableau II. Types de décroissance altitudinale de la richesse biologique (en zone tropicale)

4 - "Horizontale", car RAHBEK porte la richesse en ordonnée puisqu'elle est fonction de la variable altitude, en abscisse. Nous avons adopté la démarche inverse, eu égard à la lisibilité de l'étagement ; la partie initiale de la courbe est alors "verticale".

Préalablement à l'ordonnancement des références européennes méconnues de RAHBEEK, on proposera - par "principe d'économie" - une typologie fondée sur une double évolution d'un seul et même schéma de base, type "horizontal" de RAHBEEK, comportant deux parties, inférieure "A" et supérieure "B" (fig.6). Chacune de ces deux parties peut à priori évoluer à la hausse ou à la baisse par rapport au profil général, d'où 3 modalités dans chaque cas, et 9 modalités au total : A_0B_0 , A_0B_1 et A_0B_2 ; A_1B_0 , A_1B_1 et A_1B_2 ; A_2B_0 , A_2B_1 et A_2B_2 . La modalité A_0B_0 n'est autre que le type observé pour la moyenne des versants suisses ; le versant nord ressortit au type A_2B_1 et le versant sud au type A_1B_1 . L'étude des 9 cas paléarctiques ici disponibles illustre le propos (tabl. III).

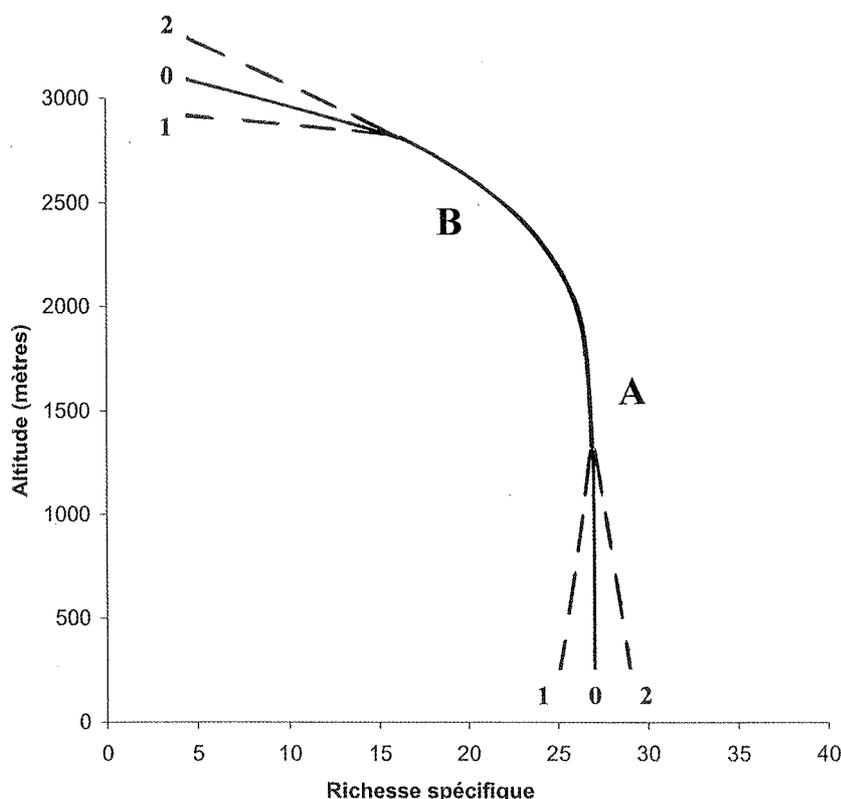


Figure 6. Modèle général "AB" (et variantes 1,2) de l'évolution altitudinale de la richesse avifaunistique en montagne

A_0B_0 :	Suisse (versants confondus), SCHMID <i>et al.</i> , 1998* Annapurna, THIOLLAY, 1980*
A_0B_1 :	non représenté
A_0B_2 :	non représenté
A_1B_0 :	non représenté
A_1B_1 :	Suisse (versant sud), SCHMID <i>et al.</i> , 1998*
A_1B_2 :	Pyrénées (versants sud et nord), AFFRE et AFFRE, 1980* Maroc, BARREAU <i>et al.</i> , 1987* Tarentaise (versants sud et nord), ce travail *,**
A_2B_0 :	Maurienne (moyenne des versants), BROYER <i>et al.</i> , 1983*,**
A_2B_1 :	non représenté
A_2B_2 :	Grisons, WARTMANN et FURRER, 1977* Alpes franco-suissees, BARREAU <i>et al.</i> , 1987* Suisse (versant nord), SCHMID <i>et al.</i> , 1998*
* = Niveau régional ** = Niveau local	

Tableau III. Types de décroissance altitudinale de la richesse spécifique (en zone paléarctique)

L'indécision est donc autant la règle que noté par RAHBK. La répartition est diverse en ce qui concerne les types A (2, 4 et 4 cas pour A₀, A₁ et A₂ respectivement), un peu plus simple pour les types B, où B₂ (5 cas) l'emporte (B₁, un cas seulement ; B₀, 3 cas). Quatre des neuf types possibles ne sont pas (encore) représentés. À ce point, il convient d'aborder les mécanismes possibles de cet appauvrissement altitudinal, dans l'espoir d'une relation explicative entre celui-ci et ceux-là.

DISCUSSION DES DONNÉES : MÉCANISMES DE L'ÉVOLUTION ALTITUDINALE DE LA RICHESSE SPÉCIFIQUE

Les dimensions de la niche écologique d'une espèce sont multiples, et il est rare qu'un seul facteur mésologique puisse expliquer la présence d'une espèce, à plus forte raison la composition d'une biocénose. L'altitude étant le signe le plus évident de la montagne, et la température en découlant directement, il est logique d'aborder l'écologie alpestre par ce facteur, sans négliger pour autant les autres, apparents ou plus discrets. Une relation linéaire rigoureuse et générale existe entre dénivellation et température : la détente adiabatique de l'air entraîne en effet un refroidissement de 0,55°C pour 100 mètres gravis vers le haut ; au second ordre, à une cote donnée, un "effet de versant" est observé, pour lequel un écart de *ca* 2°C est généralement admis entre faces nord (ubacs) et sud (adrets), soit un équivalent altitudinal de près de 400 mètres. À noter que cette linéarité causale entre altitude et température écarte d'emblée un rôle direct de celle-ci sur les biocénoses, même hétérothermes, dans la mesure où la composition de ces dernières, végétales ou animales, ne répond qu'exceptionnellement, pour ne pas dire jamais, de manière linéaire au paramètre altitude, comme déjà vu.

1. EFFETS THERMO-MÉTABOLIQUES

Appliquant aux phénomènes vitaux la loi cinétique de Van't HOFF démontrée pour les systèmes chimiques, les biologistes ont énoncé la loi dite du Q10, qui veut qu'un refroidissement de 10°C s'accompagne d'une baisse de l'activité métabolique de l'ordre de 3 ; en d'autres termes, la courbe représentative de la biomasse (et de la richesse ?) se présenterait comme une exponentielle décroissante des basses aux hautes cotes (forme "concave vers le haut"). À titre de modèle, une flore comptant 450 espèces à 500 mètres d'altitude, n'en posséderait plus que 150 vers 2 300 mètres (ce qui n'est pas déraisonnable) mais encore 50 à 4 100 mètres (ce qui est manifestement surestimé).

Les êtres vivants peuvent réagir de deux manières au refroidissement, préjudiciable à leur activité métabolique : se plier à la contrainte, comme précédemment, c'est l'hétérothermie des plantes, des invertébrés et de certains vertébrés ; la défier, c'est l'homéothermie des mammifères et des oiseaux. Chez les homéothermes, une dépense énergétique est obligatoire (elle aussi liée au métabolisme), sous trois formes plus ou moins exclusives : le "salut dans la fuite" (transhumance et migration, voire hibernation), l'isolation par investissement "plume / poil" (plus ou moins temporaire : mue), la dépense de "maintenance" (récupération thermique de l'énergie dégradée lors du métabolisme respiratoire). Dans ce dernier cas, s'applique la "loi des surfaces corporelles", elle aussi bien connue des biochimistes et des physiologistes. Dans cette optique, l'animal est considéré à la fois comme "chaudière" (dont la puissance est proportionnelle à la biomasse, donc au cube de la taille) et comme "radiateur" (dont la dépense est proportionnelle à la surface, donc au carré de la taille). Grossir est donc un moyen efficace de lutter contre les déperditions thermiques, proportionnelles à la puissance 2/3 de la biomasse individuelle, qui devrait donc augmenter avec l'altitude, mais de manière progressivement décroissante. En milieu alpestre, biomasse et sédentarité aviennes croissent en effet simultanément de la plaine aux cimes (LEBRETON *et al.* 2000, p. 288). À noter que la même loi des surfaces corporelles peut être invoquée pour la transpiration et le bilan hydrique d'où, probablement, l'homologation bio-écologique constatée entre steppes "sèches", en plaine, et steppes "froides" - ou étage arctico-alpin - en altitude.

Quoi qu'il en soit de ces explications strictement thermiques, elles restent simplistes, car monospécifiques. En fait, la courbe représentative de la richesse avifaunistique est l'enveloppe des diverses courbes spécifiques, les espèces prenant le relais systématique de bas en haut. On peut sans doute expliquer ainsi la relative constance de la richesse à travers les étages boisés, des espèces vicariantes (par exemple Pic noir surmontant le Pic vert, Mésange noire surmontant la Mésange charbonnière, etc.) apparaissant lorsque déclinent des espèces plus thermophiles. Mais on notera qu'aucune des courbes expérimentales ne présente la concavité "tournée vers le haut" qu'implique une exponentielle décroissante.

2. PRODUCTIVITÉ VÉGÉTALE

En toute rigueur causale, la dépendance thermique ne concerne directement que la productivité, via la même loi du Q10 que ci-dessus, mais l'examen des biocénoses, de la toundra à la forêt équatoriale, de la steppe aux zones humides, montre que biomasse et nombre d'espèces, végétales et animales, sont en constante relation de quasi proportionnalité : l'opulence (quantitative) induit (ou permet, en diminuant la compétition alimentaire) le foisonnement (qualitatif). Par le biais des chaînes alimentaires évoluent en effet parallèlement les disponibilités alimentaires, soit primaires (pour les "végétivores", par exemple les Galliformes, sédentaires), soit secondaires (pour les insectivores, par exemple les Sylviidés, migrants).

Là encore, la productivité végétale est en filigrane, la "quantité de chaleur" (= produit température x durée) et / ou la longueur de la période de déneigement ou de végétation conditionnant la phytomasse. En Vanoise, la durée de la saison végétative (période durant laquelle la température moyenne dépasse 5°C) est égale à 5 mois à 2 100 mètres (limite supérieure de la forêt) ; la relation est rigoureusement linéaire, avec une pente égale à 6,2 jours / 100 mètres. Cependant, les observations de terrain des botanistes montrent plutôt un maximum de phytomasse (et de diversité) aux niveaux intermédiaires (étage montagnard de nos latitudes) ; le phénomène a été rapporté au maximum pluviométrique lui-même noté, pour raisons de bilan hydrique, aux mêmes niveaux.

Ce rôle de la productivité mis en avant par divers auteurs a été discuté par RAHBK (1997 : 892-894), et critiqué comme trop "mécaniste", par exemple par ROTENBERRY (1978) : "*spatial heterogeneity or habitat patchiness may be more important than resource limitation and subsequent interspecific competition in determining bird community structure*". Par ailleurs, le parallélisme observé entre les refroidissements altitudinaux et latitudinaux d'une part, et la diminution des richesses et biomasses homologues d'autre part, est bien connu sous le nom de règle de RAPOPORT (dans le contexte, voir aussi STEVENS, 1992) ; en l'occurrence, les compositions quali-quantitatives respectives de la toundra lapone et de l'étage alpin-nival des Alpes s'inscrivent bien dans cette problématique. L'ennui est que, si justifiée soit-elle dans les faits, cette homologation reste peu féconde, la diminution latitudinale de la biodiversité n'étant pas mieux expliquée que celle observée en altitude.

3. DIVERSITÉ VÉGÉTALE ET PAYSAGÈRE

En ce qui concerne l'habitat, de nombreuses études convergent pour relier au premier degré la richesse (avifaunistique) à la structure de la végétation, exprimée par le nombre de strates (herbacée, buissonnante, arbustive, arborée). Dès 1969, RECHER (*in* PIANKA, 1988, p. 341) signale une relation de proportionnalité linéaire entre la diversité spécifique avienne et la diversité verticale du feuillage (données d'Amérique du Nord et d'Australie). De même pour TOURNIER et LEBRETON (1979) entre le nombre de strates de végétation (herbacée à arborée) et le logarithme du nombre d'espèces aviennes nicheuses (travail conduit en Savoie, de la plaine aux forêts d'altitude) ; l'épaisseur des strates obéissant elle-même à une progression géométrique de raison 4, il en résulte que les deux "informations" que sont volume végétal et richesse avienne sont en relation de proportionnalité. D'autres exemples et formulations sont disponibles des relations entre diversités végétale et avienne. OZENDA et BORREL (2003 : 56-58) ont récemment commenté le problème des relations richesse floristique / altitude ; la courbe de richesse alpestre obtenue à partir de leurs résultats (fig.7) est de type A_2B_2 , de profil tout à fait comparable à celui noté ci-dessus pour les oiseaux à

partir des résultats de BARREAU *et al.* (1987) (*cf.* fig.3) ; de même la courbe de richesse générique végétale (fig.8) tracée à partir des données du Maroc de EMBERGER (1971) ressemble-t-elle étonnamment à celle également fournie par BARREAU *et al.* (*loc. cit.*) pour les oiseaux du même pays.

Le volume végétal disponible détermine la dimension architecturale de la niche écologique, pour la nidification (espèces arboricoles, cavernicoles, terrestres) comme pour la nourriture (propres niches des insectes, foliivores ou lignivores, par exemple). L'ouverture de la couverture végétale entre aussi en ligne de compte, des peuplements très ouverts ou très fermés n'étant pas des plus favorables à la biodiversité (aspects visuels et mécaniques) ; il en est de même de la "monotonie", spécifique ou paysagère des peuplements ligneux (voir LEBRETON *et al.*, 1987 ; LEBRETON et CHOISY, 1991). Dans la plupart des cas, un continuum arboré feuillu / résineux est noté de la plaine aux cimes, avec nette discontinuité à l'interface des étages subalpin et alpin (lande "subalpine" vue comme écotone, avec éventuel effet de lisière) ; cette rupture était probablement moins nette avant l'intervention de l'homme, celui-ci ayant souvent orienté les boisements (sapin *vs* hêtre, par exemple, à l'étage montagnard) ou défriché la forêt "par le haut" pour étendre vers le bas les surfaces favorables au bétail transhumant (alpages et pâturages).

On ne saurait en effet oublier le rôle de l'homme dans ce contexte de déterminisme fondamentalement thermique, mais aux modalités multiples et parfois antagonistes. Traditionnellement, les activités rurales se sont partagées entre ubacs (froids et humides, relativement parlant) abandonnés à la forêt spontanée, et adrets (chauds et secs) défrichés pour la culture, l'habitat permanent, les transports. Plus récemment, la donne s'est inversée, les adrets étant "défavorisés" par la déprise rurale (transitoirement créatrice de tranquillité et de diversité) tandis que les ubacs se voyaient soumis à l'industrie des sports de neige, à fort impact sur le milieu naturel (GENSAC, 1987).

4. EFFETS D'INSULARITÉ (LES MONTAGNES SONT-ELLES DES ÎLES ?)

Plus rarement évoqué en ornithologie (STEVENS, 1992), le caractère éventuellement insulaire des massifs montagneux a fait depuis longtemps l'objet d'âpres discussions chez les phytogéographes, notamment dans le secteur méditerranéen qui se prête particulièrement bien au propos. Deux auteurs français se sont longtemps affrontés à ce sujet : pour Louis EMBERGER (1971), les montagnes ne sont à considérer que comme des variantes froides du biome au sein duquel elles sont insérées, soumises qu'elles sont aux mêmes rythmes bioclimatiques ; pour Henri GAUSSEN (1955) en revanche, les sommets du Globe constituent un authentique "biome d'altitude", ce qui privilégie le facteur thermique commun à "l'archipel de massifs" ainsi constitué au sein d'un "océan planitiaire".

Or la restriction spécifique est un phénomène régulièrement constaté dans les îles, chez les plantes comme chez les animaux. Ainsi la Corse, avec 2 179 espèces de phanérogames, accuse un déficit de 25 % par rapport aux 2 900 espèces reconnues à la zone méditerranéenne française ; en particulier, chez les conifères, la comparaison des 8 terres et îles de Méditerranée occidentale montre un déficit de 32 % (6,5 contre 9,5 espèces, la différence est significative ; LEBRETON et MURACCIOLE, 1999). Chez les Oiseaux, la Provence et la Corse, de surfaces, de climats et de milieux très comparables, comptent respectivement 174 et 138 espèces d'oiseaux nicheurs (BLONDEL et FROCHOT, 1976). Les 6 grandes îles de Méditerranée (de la Sicile aux Baléares) ne comptent en moyenne que 106 espèces nicheuses, contre 200 pour les 6 terres homologues ; les biomasses avifaunistiques y valent en moyenne 396 et 538 grammes respectivement (la différence est significative ; LEBRETON et LEDANT, 1980).

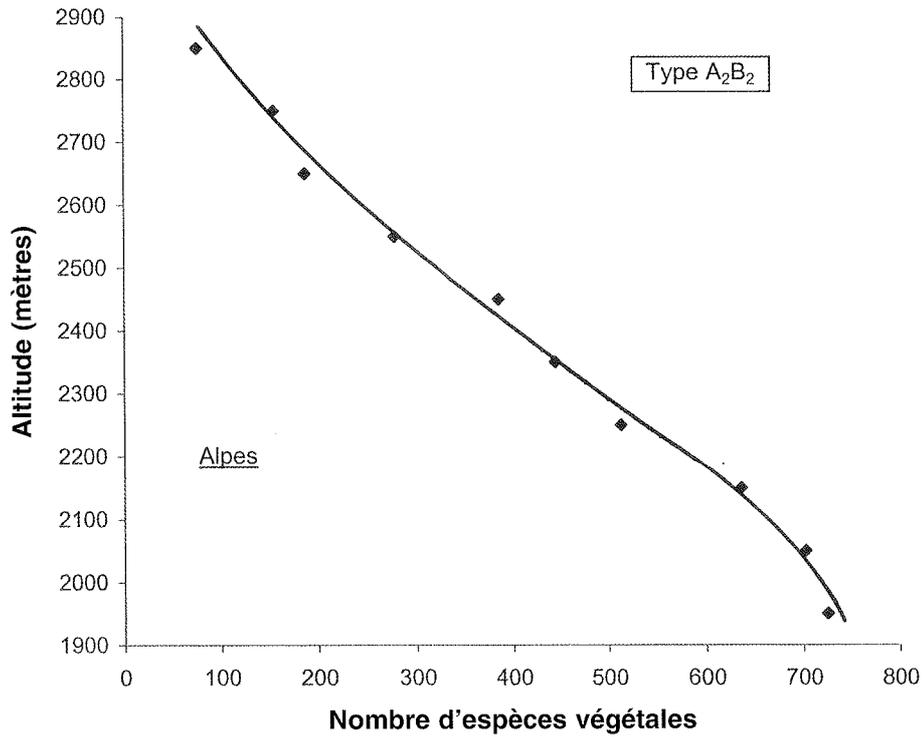


Figure 7. Évolution altitudinale de la richesse botanique (spécifique) dans les Alpes (calculé d'après OZENDA et BOREL, 2003). Entre 2 150 et 2 650 m (partie linéaire), le gradient de décroissance est de 90 espèces / 100 mètres.

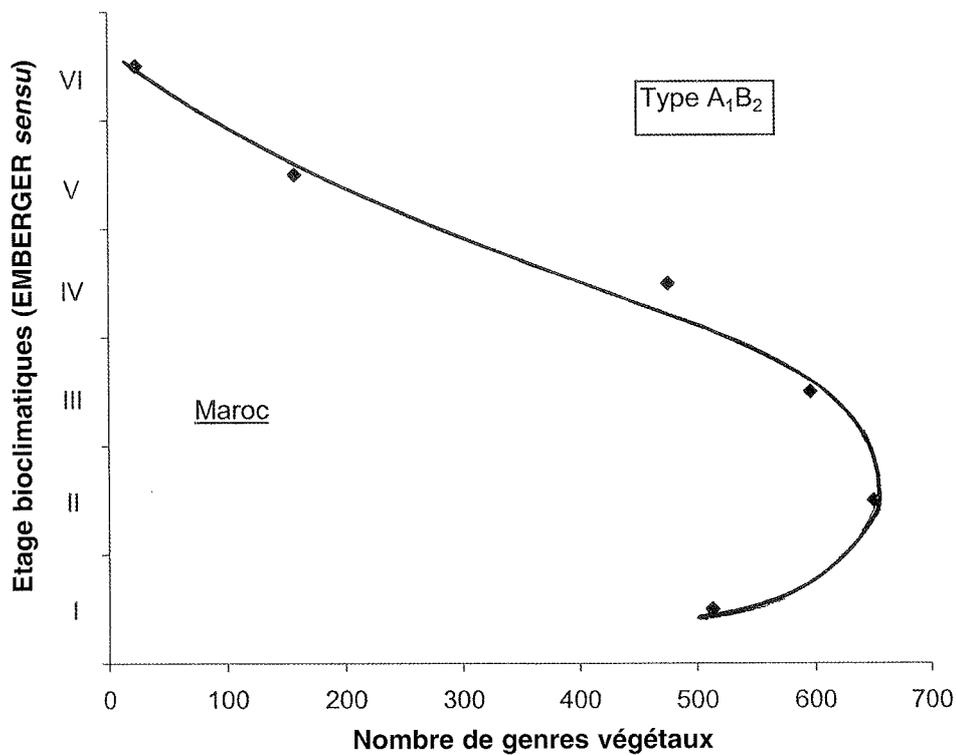


Figure 8. Évolution altitudinale de la richesse botanique (générique) au Maroc (calculé d'après EMBERGER, 1971, p. 188).

Dans le cadre de la théorie de l'équilibre dynamique entre les processus de colonisation et d'extinction spécifiques, formulée par McARTHUR et WILSON pour expliquer les peuplements insulaires (voir BLONDEL, 1979 et 1986), il existe certes des points communs entre les deux syndromes d'insularité et d'altitude : dans les deux cas, les espèces aviennes sont moins nombreuses et plus sédentaires. Mais les constats faits en montagne vont à l'encontre de deux autres traits insulaires, la diminution de la taille moyenne et l'élargissement des niches écogéographiques ; ainsi, dans les Alpes, c'est à l'étage alpin-nival que les oiseaux présentent - et de loin - la plus forte biomasse moyenne et la plus faible amplitude écologique (exemple du Lagopède).

5. EFFETS DE SURFACE (LES MONTAGNES SONT-ELLES DES CÔNES ?)

Le nombre d'espèces rencontrées lors d'un inventaire croît évidemment avec la surface inventoriée (par simple effet de probabilité de rencontre, puis par apparition de nouveaux milieux), bien que moins rapidement que celle-ci, et la comparaison rigoureuse de deux peuplements doit se faire à surfaces égales (notion de richesse aréale et "loi des surfaces" énoncée par GLEASON dès 1922), d'où la distinction méthodologique faite par RAHBK entre inventaires dits locaux et régionaux. Symétriquement, il en est d'ailleurs de même dans le temps, les inventaires exhaustifs décelant les espèces peu "apparentes", peu fréquentes et / ou à grand territoire, qui échappent le plus souvent aux inventaires conduits en temps limité (Rapaces, Galliformes). Chez les végétaux (voir par exemple OZENDA, 1994 : 33-35) comme pour les animaux (voir par exemple BLONDEL, 1979 : 16-20), des relations de type semi-logarithmique ont été avancées, de forme $S = a \cdot \log A + b$, ou loi de DARLINGTON (S = richesse spécifique, A = surface, a et b = constantes dépendant du milieu et des espèces)⁵.

Les montagnes sont plus souvent des massifs que des pics (les premiers n'excluant pas les seconds) ; nonobstant, si l'on assimile une montagne à un cône, il est évident que l'étage alpin y est de moindre surface que l'étage collinéen. En modélisant sur un cône régulier, projeté à plat, les cercle (alpin) et couronnes (sub-alpine, montagnarde, collinéenne) sont dans des rapports de surface 1, 3, 5, 7. La courbe logarithmique de richesse obtenue répond évidemment au modèle "*monotonically decreasing*", ou variante A_2B_1 du modèle général A_0B_0 . Si nous considérons le cas des Alpes suisses, versant Nord, les valeurs expérimentales permettent de calculer dans un premier temps les paramètres particuliers a et b , puis de comparer les richesses observées et calculées par l'équation $S = 37.4 (+/- 2.6) \cdot \log A + 9.8 (+/- 2.0)$ (tabl. IV) : l'accord est tout à fait satisfaisant.

Étage de végétation	Richesse observée	Richesse calculée
1/ alpin (2 000-2 400 m)	9.8 (+/- 2.0)	9.8
2/ subalpin (1 400-2 000 m)	26.6 (+/- 6.8)	27.6
3/ montagnard (800-1 400 m)	38.0 (+/- 1.8)	35.9
4/ collinéen (200-800 m)	40.8 (+/- 1.0)	41.4

Tableau IV. Variations altitudinales, calculées et observées, de la richesse avienne sur le versant Nord des Alpes suisses (hypothèse d'une "loi des surfaces")

5 - Il existe aussi une formulation \log / \log plus récente, tirée de la théorie des équilibres insulaires, mais les situations de terrain laissent rarement trancher nettement entre l'une ou l'autre.

CONCLUSION

À l'issue de ce tour d'horizon des hypothèses explicatives de la diminution altitudinale de la richesse spécifique, si la plupart des mécanismes avancés (fig. 9) peuvent à priori justifier le phénomène, les profils attendus diffèrent selon le cas (régulier ou segmenté, convexe, plus ou moins "bossu", etc.). À ce niveau, aucun mécanisme ne paraît exclusif des autres, et si la température est forcément en cause, on ne saurait dire si c'est de manière directe (= métabolique) ou indirecte (via la végétation, quantitativement ou qualitativement). Tout au plus peut-on discréditer certaines hypothèses à partir de certains constats, la biomasse individuelle moyenne des oiseaux, essentielle d'un point de vue éco-physiologique, s'inscrivant ainsi en faux contre la théorie des montagnes considérées comme des îles. À cette pluralité des causes possibles correspond d'ailleurs une grande diversité de terrain, même si certains profils paraissent moins fréquents que d'autres en l'état actuel de nos connaissances. L'étude expérimentale fine d'un cas particulier mais bien documenté est donc susceptible de faire avancer la réflexion en ce domaine, comme celle d'un transect réalisé dès les années 1980 en Tarentaise, dans le Parc national de la Vanoise.

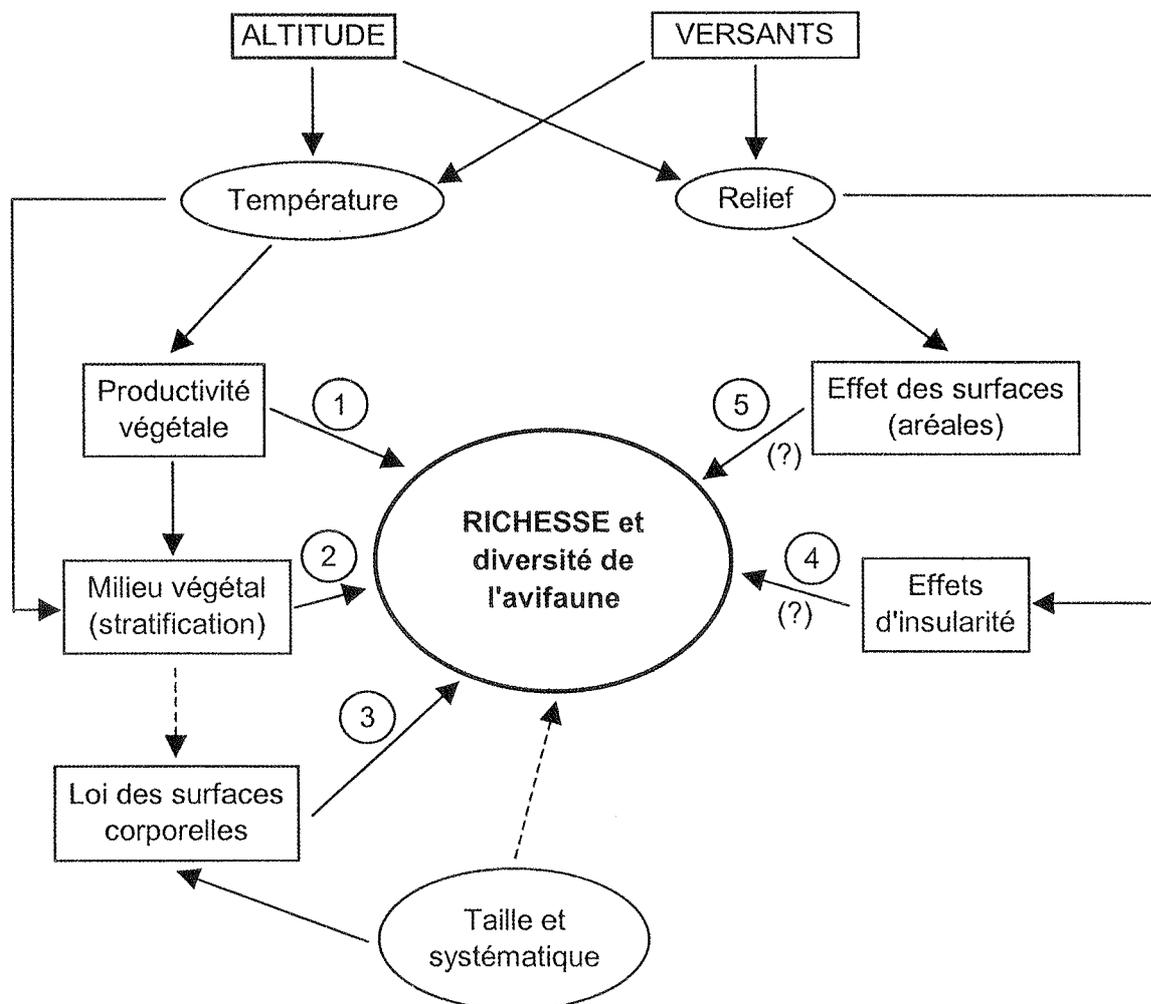


Figure 9. Représentation systémique des relations pouvant exister entre facteurs de milieu (altitude, versants, ...), paramètres biologiques (taille et surfaces corporelles, ...) et richesse de l'avifaune en montagne

BIBLIOGRAPHIE

- AFFRE (G.) ET AFFRE (L.), 1980. Distribution altitudinale des oiseaux dans l'Est des Pyrénées françaises. *Ois. rev. fr. Ornith.*, 50 : 1-22.
- BARREAU (D.), BERGIER (P.) ET LESNEL (L.), 1987. L'avifaune de l'Oukaïmedem, 2 200-3 600 m (Haut-Atlas, Maroc). *Ois. rev. fr. Ornith.*, 57 : 307-367.
- BLONDEL (J.), 1979. *Biogéographie et écologie*. Paris : Masson. 173 p. (Collection d'écologie ; 15).
- BLONDEL (J.), 1986. *Biogéographie évolutive*. Paris : Masson, 221 p. (Collection d'écologie ; 20).
- BLONDEL (J.) ET FROCHOT (B.), 1976. Caractères généraux de l'avifaune corse ; effets de l'insularité et influence de l'homme sur son évolution. *Bull. soc. hist. nat. Corse*, n° 619-620 : 163-74.
- BROYER (J.), LEBRETON (PH.) ET TOURNIER (H.), 1983 - Étude de l'avifaune du Parc national de la Vanoise. IX Les enseignements d'un transect ornithologique en Maurienne. *Trav. sci. Parc natl. Vanoise*, XIII : 183-210.
- EMBERGER (L.), 1971. Considérations sur les genres de la flore marocaine. Dans : *Travaux de botanique et d'écologie : recueil de textes extraits pour la plupart de diverses revues et publications 1930-1968, choisis et présentés par les soins d'un groupe de ses amis et élèves à l'occasion de son jubilé scientifique*. Paris : Masson. p. 183-190.
- FERRY (C.) ET FROCHOT (B.), 1990. Bird communities of the forests of Burgundy and the Jura, in : *Biogeography and ecology of forest bird communities* / A. KEAST Edit., Acad. Publish., The Hague, Netherlands. p. 183-195.
- FRAMARIN (F.), 1996. *Gli uccelli del Gran Paradiso*. Turin : Eda. 175 p.
- GAUSSEN (H.), 1955. *Montagnes : la vie aux hautes altitudes*. Paris : Horizons de France., 270 p.
- GENSAC (P.), 1987. La conservation du patrimoine biologique et l'aménagement touristique de la haute montagne. *Bull. écol.*, 18, p. 464.
- LEBRETON (Ph.) ET LEDANT (J.-P.), 1980. Remarques d'ordre biogéographique et écologique sur l'avifaune méditerranéenne. *Vie et Milieu*, 30 : 195-208.
- LEBRETON (Ph.), BROYER (J.) ET PONT (B.), 1987 - L'avifaune des boisements résineux du Haut-Beaujolais. Relations structurales Végétation / Avifaune. *Rev. écol. (la Terre et la vie)*, suppl. 4 : 71-81.
- LEBRETON (Ph.) ET CHOISY (J.-P.), 1991. Incidences avifaunistiques des aménagements forestiers : substitutions *Quercus / Pinus* en milieu sub-méditerranéen. *Bull. écol.*, 22 : 213-220.
- LEBRETON (Ph.) ET MURACCIOLE (M.), 1999. Contribution chimiotaxonomique à l'étude de l'endémisme des conifères de Corse. *Bull. soc. hist. nat. Corse*, n° 686-687 : 165-196.
- LEBRETON (Ph.), LEBRUN (Ph.), MARTINOT (J.-P.), MIQUET (A.) ET TOURNIER (H.), 2000. Approche écologique de l'avifaune de Vanoise. *Trav. sci. Parc natl. Vanoise*, XXI : 5-304.
- LUMARET (J.-P.) ET STIERNET (N.), 1990. Inventaire et distribution des Coléoptères scarabéidés coprophages dans le massif de la Vanoise. *Trav. sci. Parc natl. Vanoise*, XVII : 193-228.
- OZENDA (P.) ET BORREL (J.-L.), 2003. The Alpine Vegetation of the Alps. *Ecolog. Studies*, 167, 3.4. : 53-64.
- PIANKA (E. R.), 1988. *Evolutionary Ecology*. New York : Harper and Row, Publis. 468 p.
- RAHBK (C.), 1995. The elevational gradient of species richness : a uniform pattern. *Ecography*, 18 : 200-205.
- RAHBK (C.), 1997. The relationship among area, elevation, and regional species richness in neotropical birds. *Am. nat.*, 149 : 875-902.
- ROTENBERRY (J.T.), 1978. Components of avian diversity along a multifactorial climatic gradient. *Ecology*, 59 : 693-699.
- SCHIFFERLI (A.), GEROUDET (P.) ET WINKLER (R.), 1980. *Atlas des Oiseaux nicheurs de Suisse*. Sempach, Suisse : Station ornithologique/Schweizerische Vogelwarte. 462 p.
- SCHMID (H.), LUDER (R.), NAEF-DAENZER (B.), GRAF (R.) ET ZBINDEN (N.), 1998 - *Atlas des oiseaux nicheurs de Suisse*. Sempach, Suisse : Station ornithologique/Schweizerische Vogelwarte. 574 p.
- STEVENS (G. C.), 1992. The elevational gradient in altitudinal range : an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *Am. nat.*, 140 : 893-911.
- THIOLLAY (J.-J.), 1980. L'évolution des peuplements d'oiseaux le long d'un gradient altitudinal dans l'Himalaya central. *Rev. écol. (la Terre et la vie)*, 34 : 199-269.
- TOURNIER (H.) ET LEBRETON (PH.), 1979. Étude synécologique des milieux humides savoyards et de leur avifaune. *La Terre et la vie*, 33 : 275-305.
- WARTMANN (B.) ET FURRER (R.-K.), 1977 ET 1978. Zur Struktur der Avifauna eines Alpenteales entlang des Höhengradienten. *Ornithol. Beob.*, I. Veränderungen zur Brutzeit, 1977, 74 : 137-160. II. Ökologische Gilden, 1978, 75 : 1-9.

ÉTAGEMENT DE L'AVIFAUNE EN MONTAGNE

B - TRANSECT AVIFAUNISTIQUE :

ÉVOLUTION DE L'AVIFAUNE SUR UN GRADIENT D'ALTITUDE EN VANOISE

par Philippe LEBRETON¹ et Hubert TOURNIER²

"Le sentier qui peinait dans la pente boisée s'infléchit peu à peu : à travers les arbres désormais clairsemés, le ciel puis les cimes se révèlent progressivement. Le chant des derniers pinsons s'éteint soudain ; à portée de vue voici les alpages. (...) Un silence d'une autre valeur emplit l'espace, rythmé par les sonnaillles des troupeaux et le chant monotone du pipit spioncelle".

(Extrait de : "Savoie vivante". SAEF, 1973, p. 110)

Résumé. Un transect a été réalisé dans le Parc national de la Vanoise (Tarentaise, Savoie, France) grâce à 377 stations étagées de 600 à 2 900 mètres, au niveau desquelles ont été notées non seulement les cortèges ornithologiques mais les diverses variables mésologiques déterminant le paysage végétal et minéral. L'analyse des profils altitudinaux éclaire l'autécologie des principaux oiseaux, préjudant à leur regroupement en sous-ensembles faunistiques respectivement forestier, prairial et anthropophile ; dans un second temps, l'étude de la richesse avifaunistique montre une décroissance de la plaine aux cimes selon un profil A₁B₁ (voir article précédent : Étagement de l'avifaune / Ph. Lebreton et I. Girard) (au sens de la typologie générale du phénomène), avec rupture vers 2 100 mètres, à l'interface des étages subalpin et alpin. Suite à l'analyse mésologique conduite selon le même transect, la même coupure fondamentale est observée entre étage alpin *sensu lato* (rochers et neige) et étages boisés représentés par l'ensemble des ligneux feuillus (qui restent notables jusqu'à 2 100 mètres, même en sous-bois) ; une seconde dichotomie, vers 1 500 mètres, est notée à l'interface des étages subalpin et montagnard. Les résineux s'opposent ainsi à la fois à l'herbe (en haut) et aux feuillus (en bas), d'où trois sous-ensembles biocénologiques relativement distincts.

La mise en corrélation directe des deux profils homologues, avifaunistique et mésologique, amène à reconnaître un rôle prépondérant à la stratification végétale pour déterminer la richesse avienne tout au long du transect ; plus précisément, la meilleure relation (de type logarithmique) est obtenue entre la richesse avienne et le taux de recouvrement de la végétation (somme des recouvrements des strates herbacée, buissonnante, arbustive, arborée), corrigé par l'importance des habitations humaines. Le rôle de l'Homme dans l'étagement biocénologique est d'ailleurs largement mis en relief dans la discussion de ces résultats, qui éclaire et confirme la validité du modèle AB d'étagement à profil relativement discontinu.

Mots clés : Alpes, France. Étagement paysager et avifaunistique.

Evolution of the avifauna on the altitudinal gradient in Vanoise

Summary. A mesological and avifaunal transect has been set up in the Vanoise national park (Tarentaise, Savoie, France) along 377 stations spread over 600 to 2 900 meters, from which, not only ornithological but also diverse mesological characters determining the vegetal and mineral landscape are recorded. The analysis of the altitudinal profile throws light on the autecology of the main bird species, preceeding their regrouping into faunal subgroups respectively forest, grassland and anthropophilic. In a second step, the study of avifaunal richness shows a decrease from the plain to the summits according to a A₁B₁ profile, with a break around 2 100 meters at the interface between the subalpine and alpine levels. Following a mesological analysis along the same transect, a similar fundamental break was observed between the two alpine *sensu lato* (grass, rock and snow) and wooded levels. The broadleaf vegetation remain important up to 2 100 meters, especially in the undergrounds ; nevertheless, a second dichotomy is observed around 1 500 meters, at the interface of the subalpine and mountain levels. The resinous trees differentiate themselves from the grasses on the other side (at the top) and broad-leaf trees (at the bottom) on the other, thus generating three relatively distinct biocenotic subgroups. The direct comparison of the two homologous profiles, avifaunistic and mesological, lead to recognize an important role of the vegetal segregation for determining the avifaunistic richness all along the transect ; more precisely, the best relationship (logarithmic) is obtained between the avian richness and the coverage of vegetation (sum of the coverage of herbaceous, bushy, shrubby and tree strata), corrected by the importance of human habitations. The role of man in the biocenotic terracing is in fact largely put into context in the discussion of these results, which throw light and confirm the validity of the model AB of tiering and relatively discontinuous profiles.

Key words : Alps, France. Altitudinal gradient. Birdlife and landscape tiering.

1 - Conseil scientifique du Parc national de la Vanoise - B.P. 705 - F- 73007 Chambéry Cedex.

2 - Laboratoire Dynamique des écosystèmes d'altitude, Université de Savoie, F- 73376 Le Bourget-du-Lac cedex.

INTRODUCTION

Pour éprouver la typologie qui vient d'être proposée afin de rendre compte de l'évolution de la richesse avifaunistique en fonction de l'altitude, un transect a été réalisé dans le Parc national de la Vanoise (Tarentaise, Savoie, France) grâce à 377 stations étagées de 600 à 2 900 mètres, au niveau desquelles ont été notées non seulement les cortèges ornithologiques mais les diverses variables mésologiques déterminant le paysage végétal et minéral ; ceci dans l'espoir d'établir des modèles de relation entre structures faunistique et paysagère, pour mieux comprendre et expliquer les relations sous-tendant l'écosystème de montagne dans le phénomène d'étagement.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les informations biologiques ou mésologiques utilisées dans ce travail mais non précisées à la suite sont tirées de notre connaissance du contexte local de la Vanoise (LEBRETON *et al.*, 2000). Le détail des relevés conduits tout au long du transect est accessible via le site internet : <http://pbil.univ-lyon1.fr/pps/ppt3.pdf>.

1. CONTEXTE GÉOGRAPHIQUE.

Les relevés ont été effectués sur le territoire de 10 communes de moyenne Tarentaise (cantons d'Aime - 45°33' N / 06°40' E - et de Bourg Saint-Maurice - 45°37' N / 06°47' E -, département de Savoie, France) en zone périphérique du Parc national de la Vanoise. L'étude porte sur 377³ stations relevant du même bassin versant et s'inscrivant aux angles et au centre de rectangles contigus de 1 000 m (latitude) x 700 m (longitude) ; étagées de 640 à 2 880 mètres, elles couvrent ainsi du sous-étage collinéen au sous-étage nival, sur une surface totale de *ca* 130 km².

2. MATÉRIEL ORNITHOLOGIQUE.

L'avifaune a été étudiée par la méthode des E.F.P. (Échantillonnage fréquentiel progressif ; BLONDEL, 1975) : dans chaque station (surface couverte : environ 5 ha), la liste (qualitative) est dressée des espèces contactées pendant 20 minutes consécutives en temps opportun (matinée, météorologie convenable) ; les Rapaces nocturnes sont exclus *de facto* de l'inventaire (tableau I). Les relevés ornithologiques ont été conduits entre le 15 mai et le 15 juillet (1980 et 1982), coeur de la saison de nidification locale. Huit observateurs du Centre ornithologique Rhône-Alpes. section Savoie (CORA Savoie) ont participé aux relevés, répartis aléatoirement sur l'ensemble des stations. Nous échappons ainsi aux critiques méthodologiques de RAHBK (1995) relatives à l'absence de standardisation des relevés et aux biais des listes avifaunistiques résultantes. La liste générale des espèces et leur répartition numérique dans les niveaux consécutifs de 150 mètres sont fournies par le tableau I.

De la distribution des espèces découlent deux caractéristiques : la fréquence spécifique (une espèce est-elle rare ou fréquente ?) et l'amplitude altitudinale (une espèce est-elle ubiquiste ou sténoque ?). La première est traduite par l'importance numérique de l'espèce, ramenée ou non au total des observations, au nombre de 3 444 (= fréquence interspécifique) ; la seconde, qui rend compte de la largeur de la niche écologique dans sa dimension altitudinale et / ou thermique, est traduite par le nombre de sous-étages (= niveaux de 300 m, au nombre de 7) occupés par chaque espèce, indépendamment du nombre d'observations. Définies pour chaque espèce, fréquence et amplitude peuvent être intégrées à une échelle avifaunistique (taxons, guildes, niveaux, etc.).

3 - Une seule station s'est révélée dépourvue de tout contact avien (2 870 m, versant SW, 99 % de couverture minérale).

	Nom vernaculaire	a	b	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	Cote
1	Tichodrome	<i>Tmu</i>	1														1	2750 m
2	Niverolle alpine	<i>Mni</i>	16											1	5	6	4	2466 m
3	Lagopède muet	<i>Lmu</i>	2													2		2465 m
4	Accenteur alpin	<i>Pcl</i>	50									1	2	4	10	20	13	2450 m
5	Chocard à bec jaune	<i>Pgr</i>	46									2	6	9	9	10	10	2351 m
6	Crave à bec rouge	<i>Ppx</i>	17							1			1	2	6	4	3	2347 m
7	Traquet motteux	<i>Ooe</i>	29							1	2		3	3	8	9	3	2297 m
8	Merle de roche	<i>Msa</i>	4										1		3			2350 m
9	Aigle royal	<i>Ach</i>	2											1	1			2235 m
10	Pipit spioncelle	<i>Asp</i>	127							3	9	11	20	25	27	25	7	2199 m
11	Cinle plongeur	<i>Ccl</i>	2										2					2025 m
12	Cassenoix moucheté	<i>Nca</i>	13								1	5	5	2				1967 m
13	Rougequeue noir	<i>Poc</i>	119	4	5	3	7	5	3	10	6	5	10	16	17	20	8	1928 m
14	Grand Corbeau	<i>Ccx</i>	10		1			2			1		1	1	2	1	1	1913 m
15	Fauvette babillarde	<i>Scu</i>	6							1	1	2	1	1				1875 m
16	Merle à plastron	<i>Tto</i>	67						4	12	11	14	15	7	2	2		1867 m
17	Sizerin flammé	<i>Afl</i>	41					1	2	6	8	10	8	6				1838 m
18	Alouette des champs	<i>Aar</i>	43	4		1	1	1	4	5	3	5	7	6	4	2		1760 m
19	Venturon montagnard	<i>Cct</i>	30					2	2	6	8	8	2	2				1735 m
20	Accenteur mouchet	<i>Pmd</i>	108		1	1	2	4	13	26	16	20	16	8	1			1721 m
21	Beccroisé des sapins	<i>Lcu</i>	48			2			5	11	11	13	5		1			1713 m
22	Linotte mélodieuse	<i>Aca</i>	51	1	1	1	4	5	5	8	5	5	9	5	1	1		1666 m
23	Rousserolle verderolle	<i>Apa</i>	8	1				1		1	3		1	1				1613 m
24	Tétras lyre	<i>Lte</i>	1							1								1550 m
25	Hirondelle de rochers	<i>Hrp</i>	5					1	1	2		1						1545 m
26	Troglodyte mignon	<i>Ttr</i>	92	1	8	9	1	7	8	19	14	11	9	4	1			1538 m
27	Berger. des ruisseaux	<i>Mci</i>	1							1								1535 m
28	Mésange huppée	<i>Pcr</i>	41		2	3		3	6	15	5	6	1					1524 m
29	Bondrée apivore	<i>Pap</i>	3					1	1			1						1522 m
30	Pigeon ramier	<i>Cpl</i>	3				1	1	1				1					1513 m
31	Grimpereau des bois	<i>Cfa</i>	17			2	1	1	3	6	2	2						1487 m
32	Roitelet huppé	<i>Rre</i>	47		3	4		3	10	14	7	5	1					1486 m
33	Mésange boréale	<i>Pmo</i>	65	1	4	6	3	8	8	16	5	8	5	1				1476 m
34	Pic noir	<i>Dmt</i>	3						2	1								1475 m
35	Grive draine	<i>Tvi</i>	54	2	2	5	5	9	7	7	4	5	5	1	2			1467 m
36	Faucon crécerelle	<i>Fti</i>	18	2		2	3	2	2		2		2	3				1450 m
37	Bouvreuil pivoine	<i>Ppy</i>	66		3	8	4	10	12	14	6	5	4					1432 m
38	Caille des blés	<i>Cct</i>	4				1		2		1							1430 m
39	Mésange noire	<i>Pat</i>	113	2	11	10	9	14	16	21	10	11	7	2				1420 m
40	Choucas des tours	<i>Cmo</i>	3			1		1				1						1410 m
41	Fauvette des jardins	<i>Sbo</i>	89	6	8	5	8	9	12	15	11	8	6	1				1405 m
42	Pouillot véloce	<i>Pco</i>	79	1	10	7	6	10	11	13	7	8	4	2				1404 m
43	Rougegorge	<i>Eru</i>	99	3	11	10	7	10	14	16	10	12	5	1				1041 m
44	Grive litorne	<i>Tpi</i>	44	2	7	1	7	2	6	8	3	2	4		2			1394 m
45	Grive musicienne	<i>Tph</i>	44	1	4	6	4	3	7	10	3	2	3	1				1388 m
46	Tarier des prés	<i>Sru</i>	71	7	4	4	9	8	11	13	6	3	3		2		1	1377 m
47	Hirondelle de fenêtre	<i>Dur</i>	16		4	1	2	1	1	1	2	3	1					1369 m
48	Epervier	<i>Ani</i>	4		1				1	2								1350 m
49	Pinson des arbres	<i>Fco</i>	215	16	28	22	21	20	21	33	19	18	12	5				1340 m
50	Roitelet triple-bandeau	<i>Rig</i>	31		3	6	1	4	7	9	1							1304 m

Tableau I. Liste et répartition des espèces aviennes dans les 14 niveaux successifs du transect (de 600 à 2 900 m)

a = initiales du nom scientifique (genre et espèce) (exemple : *Tmu* = *Tichodroma muraria*, Tichodrome échelette).

b = nombre de contacts sur l'ensemble du transect.

Note : les plus fortes valeurs (regroupant les deux tiers des observations de chaque espèce) sont imprimées en gras.

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

	Nom vernaculaire	a	b	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	Cote
51	Coucou gris	<i>Ccn</i>	59	4	5	10	6	9	7	7	4	4	1	1	1			1298 m
52	Pipit des arbres	<i>Atr</i>	111	4	13	15	18	15	17	13	7	6	2	1				1272 m
53	Bruant jaune	<i>Ect</i>	15		1	2	4	4	2	2								1225 m
54	Bruant fou	<i>Eci</i>	33	1	7	5	3	6	5	2	3	1						1202 m
55	Més. à longue queue	<i>Acd</i>	4		1			2	1									1200 m
56	Buse variable	<i>Bbu</i>	7		2			3	2									1189 m
57	Bergeronnette grise	<i>Mal</i>	37	6	6	1	7	3	4	7	2		1					1186 m
58	Merle noir	<i>Tme</i>	143	14	24	22	19	19	14	19	4	7	1					1176 m
59	Milan noir	<i>Mmi</i>	3		1			1	1									1153 m
60	Gobemouche gris	<i>Mst</i>	6		1		2	3										1150 m
61	Corneille noire	<i>Ccr</i>	91	8	22	14	14	10	8	4	3	4	3	1				1146 m
62	Pic épeiche	<i>Dmj</i>	28	2	10	5	1	2		4	1	2	1					1141 m
63	Chardonneret	<i>Cca</i>	70	8	12	9	15	11	5	10								1112 m
64	Pic épeichette	<i>Dmi</i>	1				1											1090 m
65	Pouillot de Bonelli	<i>Pbo</i>	31	1	9	7	5	5	1	2		1						1077 m
66	Geai des chênes	<i>Ggl</i>	21		8	5	1	3	1	3								1075 m
67	Fauvette à tête noire	<i>Sat</i>	106	14	27	18	12	13	9	9	3	1						1070 m
68	Alouette lulu	<i>Lar</i>	5		1	1	2	1										1065 m
69	Bruant ortolan	<i>Eho</i>	33	5	4	7	9	6	2									1034 m
70	Martinet noir	<i>Aap</i>	67	11	20	10	9	7	5	2	2		1					1022 m
71	Hirondelle de cheminée	<i>Hru</i>	24	4	6	3	4	4	3									1019 m
72	Moineau domestique	<i>Pdo</i>	28	4	8	4	5	4	1	2								1018 m
73	Pic vert	<i>Pvi</i>	11	1	3	2	2	1	2									1007 m
74	Sittelle torchepot	<i>Seu</i>	40	4	12	9	7	6	1		1							1001 m
75	Mésange nonnette	<i>Ppa</i>	20	1	6	5	5	3										998 m
76	Pie-Grièche écorcheur	<i>Lco</i>	39	8	11	3	9	4	2	2								990 m
77	Rougequeue front blanc	<i>Ppb</i>	21	3	5	6	5	1	1									968 m
78	Grimpereau des jardins	<i>Cbr</i>	20	2	5	7	5	1										960 m
79	Mésange bleue	<i>Pce</i>	35	5	10	11	4	3	2									958 m
80	Mésange charbonnière	<i>Pma</i>	91	15	29	18	15	10	4									957 m
81	Etourneau	<i>Svu</i>	60	13	17	11	12	5	1	1								940 m
82	Pouillot siffleur	<i>Psi</i>	2		1	1												935 m
83	Gobemouche noir	<i>Fhy</i>	5		2	3												915 m
84	Moineau friquet	<i>Pmt</i>	3	1		1	1											912 m
85	Serin cini	<i>Sca</i>	9	4	2		1	1	1									908 m
86	Torcol fourmilier	<i>Jto</i>	29	9	7	4	7	2										903 m
87	Fauvette grisette	<i>Sco</i>	6		4	1	1											900 m
88	Pouillot fitis	<i>Ptr</i>	1		1													880 m
89	Bruant zizi	<i>Ecl</i>	7	2	3	1		1										868 m
90	Grosbec	<i>Cco</i>	6	2	2	1	1											850 m
91	Pie bavarde	<i>Ppi</i>	1		1													840 m
92	Huppe fasciée	<i>Uep</i>	6	1	4	1												825 m
93	Rosignol	<i>Lmg</i>	27	13	11	2	1											775 m
94	Loriot	<i>Oor</i>	2		2													771 m
95	Tàrier pâtre	<i>Sto</i>	1		1													770 m
96	Canard colvert	<i>Apl</i>	2	1	1													765 m
97	Verdier	<i>Cch</i>	8	5	2	1												750 m
98	Bruant proyer	<i>Mca</i>	1	1														730 m

Tableau I. Liste et répartition des espèces aviennes dans les 14 niveaux successifs du transect (de 600 à 2 900 m) (suite et fin)

a = initiales du nom scientifique (genre et espèce) (exemple : *Tmu* = *Tichodroma muraria*, Tichodrome échelette).

b = nombre de contacts sur l'ensemble du transect.

Note : les plus fortes valeurs (regroupant les deux tiers des observations de chaque espèce) sont imprimées en gras.

Une certaine redondance existe entre ces deux notions : une espèce largement distribuée a peu de chance d'être rare, globalement parlant ; inversement, une espèce présente à un seul niveau - comme l'Aigle - a peu de chances d'être commune. Il existe néanmoins des oiseaux de forte amplitude altitudinale, comme la Linotte ou le Coucou (présents dans 7 et 6 sous-étages respectivement), dont les effectifs globaux (51 et 59 citations respectivement) ne sont guère plus importants que ceux d'espèces d'amplitude moyenne ou faible, comme l'Accenteur alpin et le Chocard (3 sous-étages, 46 et 50 observations).

3. FACTEURS MÉSOLOGIQUES

Le milieu est enregistré par 12 variables qui codent respectivement :

L'altitude. Donnée en mètres, elle a été partagée en 14 classes (ou "niveaux") de 150 mètres d'amplitude (hormis la dernière), de I = 601-750 mètres à XIV = 2 551-2 900 mètres. L'échantillonnage est bien stratifié : 17 / 31 / 24 / 21 / 24 / 25 / 36 / 25 / 28 / 31 / 29 / 31 / 30 / 24, avec une moyenne de 27 stations et un écart-type de 5. Cette opération préalable est faite de manière neutre, en respectant les coupures locales des étages de végétation (600-900 m = sous-étage collinéen ; 900-1 500 m, étage montagnard ; 1 500-2 100 m, étage subalpin ; > 2 100 m, étage alpin-nival). La variable altitude peut être convertie en valeurs thermiques, compte tenu de l'équation locale ($t^{\circ}\text{C} = 13,5 - 0,52^{\circ}\text{C} \cdot \text{hectomètre}$), corrigée pour les versants (de -1°C pour Nord à $+1^{\circ}\text{C}$ pour Sud).

L'orientation est une variable d'essence qualitative à 9 modalités N / NE / E / SE / S / SW / W / NW / Sans (horizontal), recouvrant la dichotomie fondamentale Adret / Ubac ; on utilise l'indice photique qui vaut 1 pour l'orientation N, 2 pour les orientations NW et NE, 3 pour les orientations W, E et horizontales, 4 pour les orientations SW et SE, 5 pour l'orientation S. L'échantillonnage est bien stratifié : 44 / 74 / 127 / 69 / 62 (effectif moyen 42 stations, écart-type 11), à comparer à l'équipartition : 42 / 84 / 124 / 84 / 42. Un léger excès des stations d'adret est noté aux basses cotes, tandis que les stations horizontales deviennent (logiquement) prédominantes aux plus hauts niveaux.

Le paysage physique

- L'importance de l'élément rocheux, avec 4 classes de présence : recouvrement en dessous de 5 %, 5-20 %, 20-50 %, au-dessus de 50 %, réparties comme suit sur les 376 stations : 208, 103, 38, 27.
- L'importance des habitations (villages, hameaux, chalets), avec 3 modalités, de 0 (absent) à 2 (important), réparties selon 305, 51, 20.
- La présence d'eau libre (courante ou stagnante), avec 2 modalités (présence, absence), réparties selon 281, 95.
- Le recouvrement nival (neige, névés), avec 3 classes de recouvrement : en dessous de 5 %, 5-20 %, au dessus de 20 %, réparties selon 303, 48, 25.
- La penne, avec 5 classes : nulle, 0-1 % ; 1-10 % ; 10-30 % ; 30-60 % ; au dessus de 60 %, réparties selon 11, 65, 158, 98, 44.

Le paysage végétal. (échelle logarithmique)

- Le recouvrement de la strate arborée ($h > 8$ m), avec 3 modalités (de 0, absent, à 2, moyen) pour les feuillus, et 4 (de 0 à 3, important) pour les résineux.
- Le recouvrement de la strate arbustive ($h = 2-8$ m), avec 3 modalités pour les feuillus, et 2 (de 0, absent, à 1, faible) pour les résineux.
- Le recouvrement de la strate buissonnante ($h = 0,5-2$ m), avec 4 modalités pour les feuillus, et 2 pour les résineux.
- Le recouvrement de la strate herbacée ($h < 0,5$ m), avec 4 modalités, de 0 (absent) à 3 (important).

Toutes les variables d'environnement sont ainsi exprimées de manière qualitative, et l'on peut exprimer leur occurrence dans chacun des niveaux.

4. TRAITEMENT DE DONNÉES

Aux techniques classiques d'analyse statistique (moyennes et écart-types, profils écologiques, corrélations linéaires, épreuves diverses, analyses multivariées) ont été adjointes des méthodes plus puissantes et adéquates (THIOULOUSE *et al.*, 1997) ; de plus, la régression logistique réalisée à partir de la distribution des oiseaux selon les divers paramètres de milieu permet de "lisser" leurs profils altitudinaux tout en dégageant les paramètres les plus actifs pour chaque espèce.

RÉSULTATS

1. ÉTAGEMENT ORNITHOLOGIQUE

Dans le traitement autécologique qui suit, on négligera les espèces de fréquence générale inférieure à 2 % (7 notations et moins), au nombre de 34, le tiers du tableau. Les courbes de réponse des espèces à l'altitude sont très variables (fig.1a,b,c) ; elles peuvent être précisées par régression polynomiale. Cette stratégie de modélisation prend l'altitude comme un facteur continu ; c'est utile, sans être pleinement exact. En effet, la stratification altitudinale de la végétation ou de l'élément rocheux est un facteur dominant pour nombre d'espèces (Pinson des arbres *vs* Rougequeue noir, par exemple), si bien que les courbes de réponse des oiseaux mélangent ce qui relève de l'attachement d'une espèce à un milieu végétal représenté dans une (ou plusieurs) tranche(s) altitudinale(s), et ce qui revient éventuellement au gradient lui-même, en particulier par le biais de la température. La régression polynomiale permet de faire la part des diverses influences. Pour cela, la part de responsabilité des différents paramètres analysés a été calculée en élevant au carré les coefficients significatifs fournis (on accède donc à la variance) et en les exprimant en % du total. On distinguera 4 types principaux :

- A. Espèces à **profil décroissant** depuis la plaine ou les niveaux moyens, comme la Mésange charbonnière et le Pinson des arbres.
- B. Espèces à **maximum intermédiaire**, avec une première phase de croissance avec l'altitude, comme le Troglodyte et le Pipit spioncelle.
- C. Espèces à **profil croissant** avec l'altitude, comme le Crave à bec rouge.
- D. Espèces à **profil non significatif**, "stable par défaut", comme le Faucon crécerelle et le Grand Corbeau ; par analogie avec l'écologie végétale, on parlera d'espèces "azonales", souvent liées à des biotopes particuliers (rochers, eau). Ces espèces présentent la plus grande amplitude altitudinale, 2 100 mètres et plus pour le Rougequeue noir et le Grand Corbeau.

Sur les 62 espèces "zonales", l'altitude intervient chez 21 espèces pour 95 % et plus de la variance totale. Pour 17 espèces l'influence est négative, pour 4 elle est positive (Crave et Chocard ; Traquet motteux et Niverolle, oiseaux de l'étage alpin). Rien n'est choquant, tout au plus peut-on s'étonner de ne pas voir émerger statistiquement certains paramètres :

- arbres et / ou arbustes pour Pouillot de Bonelli et Venturon ;
- rochers et / ou pente pour Crave, Chocard et Traquet motteux ;
- neige pour Niverolle et Chocard.

Viennent ensuite 29 espèces où l'altitude est, comme précédemment, le paramètre (apparemment) majeur (de 95 à 50 % de la variance totale). La grande majorité subit négativement l'altitude, paramètre positif pour seulement deux espèces (Pipit spioncelle et Accenteur alpin) de la pelouse supra-forestière. Là non plus, rien de surprenant à voir l'altitude tenir un tel rôle, si ce n'est qu'elle semble "écraser" les autres paramètres.

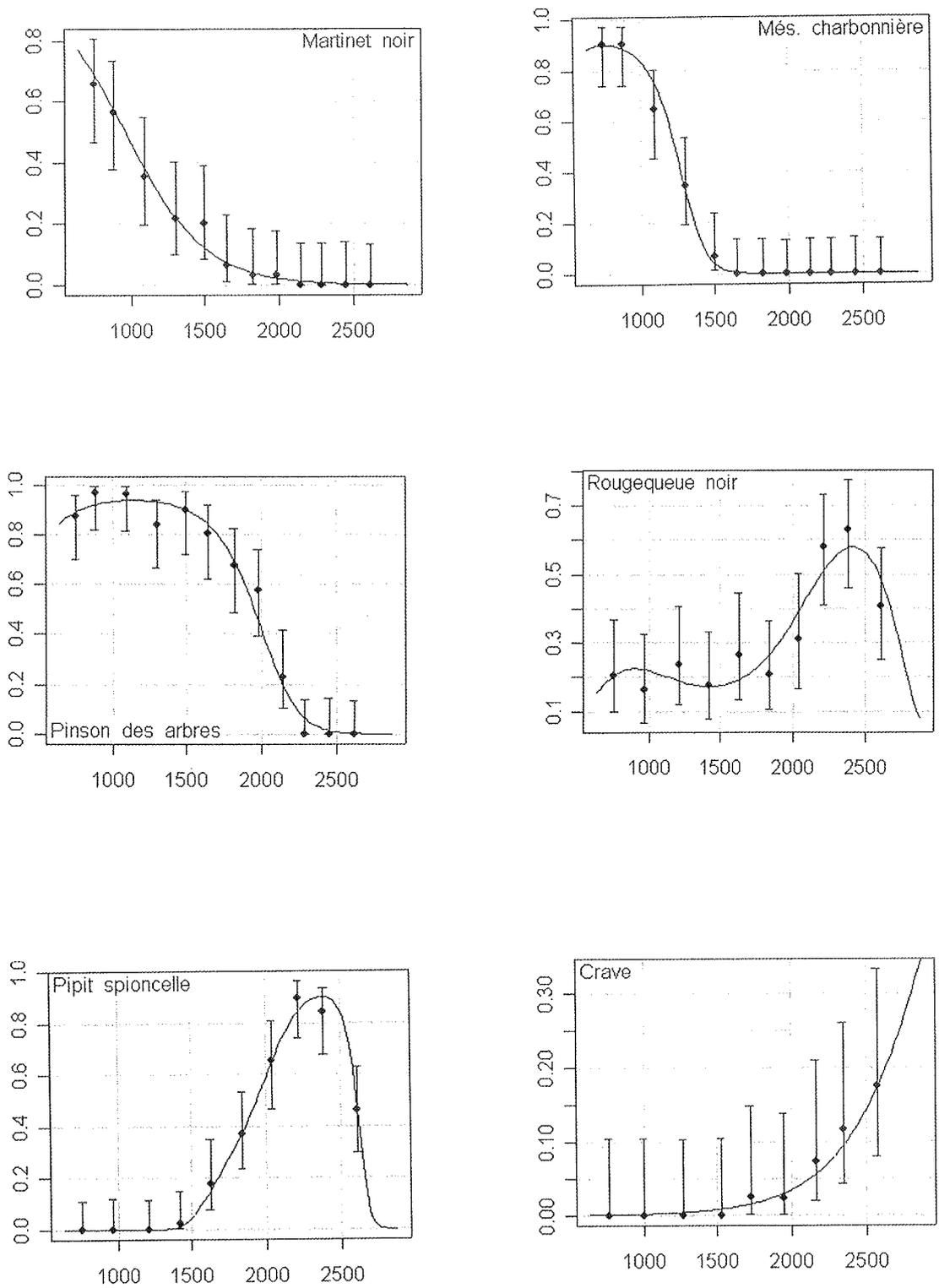


Figure 1. Réponse de quelques oiseaux au paramètre altitude : du Martinet noir, en haut à gauche, au Crave, en bas à droite

On traitera en outre de quelques cas particuliers (tableau IIa, espèces forestières) :

- le Pic épeiche et la Grive draine sont liés à la strate arborée. On peut se demander par contre pourquoi le Geai, le Bouvreuil, le Merle noir ou la Grive musicienne (espèces surtout de feuillus plus que de résineux) ne le sont pas davantage ;
- l'Accenteur mouchet et le Troglodyte sont bien inféodés à la strate buissonnante, la Fauvette à tête noire à la strate arbustive, le Pouillot véloce aux deux strates conjuguées (et à l'ubac). Mais on pouvait s'attendre à ce que le Sizerin et la Linotte fussent davantage attachés aux strates arbustives et buissonnantes respectivement ;
- s'il est normal que le Pipit spioncelle et l'Accenteur alpin, déjà cités, soient positivement attachés à l'altitude, on aurait pu s'attendre à ce que l'un et l'autre manifestent quelque lien avec la strate herbacée (voire avec la neige, comme déjà dit pour deux autres espèces alpines, mais il y a sans doute redondance entre neige et altitude, via la température).

Enfin il est 12 espèces (seulement) dégagées de l'altitude, dans la mesure où celle-ci devient un paramètre mineur (de 50 à 0 % de la variance totale). Certes on trouve encore ici quelques oiseaux forestiers (Pinson, Mésange boréale, Cassenoix, Rougegorge), mais il s'agit aussi, fort logiquement, de la plupart des espèces praticoles (Alouette des champs, Rousserolle verderolle ; tableau IIb) et anthropophiles (Moineau domestique, Rougequeue noir, Bergeronnette grise ; tableau IIc).

Trois espèces ont un profil particulièrement illustratif de la puissance de la régression logistique :

- dans le sous-ensemble forestier, le Pinson dit des arbres, avec les paramètres positifs Arbres (45 %) et Arbustes (31 %) ;
- dans le sous-ensemble praticole, l'Alouette dite des champs, avec les paramètres négatifs Arbres (68 %) et Rochers (26 %) (mais on aurait préféré voir apparaître positivement la strate herbacée) ;
- dans le sous-ensemble anthropophile, le Moineau dit domestique, avec les paramètres Habitations (39 %, positif), Altitude (45 %, négatif) et Pente (16 %, négatif) : l'Homme traditionnel permanent habite en effet la plaine plus que la montagne, et ne cherche pas les difficultés de terrain pour implanter ses demeures ; le tryptique est identique pour la Bergeronnette grise : Habitations, 43 %, positif ; Altitude, 20 %, négatif, Pente, 37 %, négatif.

On trouve donc sans doute ici l'une des raisons de l'importance générale du paramètre altitude, qui n'agit pas seulement de manière (probablement thermique) directe sur l'oiseau (comme pour toutes les espèces collinéennes thermophiles d'adret : Pie-grièche écorcheur, Rossignol, Bruant zizi, Serin cini, Verdier, etc.), mais de manière indirecte et multiple :

- en éliminant l'arbre, feuillu (en dessous de 1 500 m) puis résineux (en dessous de 2 100 m), surtout en adret (comme l'a également fait l'Homme, d'ailleurs) ;
- en éliminant l'Homme permanent (et ses corrélats : habitations, cultures), surtout en ubac ;
- en favorisant l'émergence du "minéral" pris au sens large : rochers, pente, neige, tout en se substituant à lui dans l'expression statistique (cas probable du paramètre neige).

Espèce (n)	STRATE				
	arborée	arbustive	buissonnante	herbacée	ubac
Cassenoix (13)	77 %	-	-	-	-
Rougegorge (99)	44 %	-	-	-	-
Mésange huppée (41)	34 %	-	-	-	-
Roitelet huppé (47)	32 %	-	-	-	4 %
Pic épeiche (28)	28 %	-	-	-	-
Grive draine (54)	18 %	-	-	-	-
Roitelet à triple bandeau (31)	5 %	-	1 %	-	-
Bouvreuil (66)	5 %	-	-	-	8 %
Pinson des arbres (215)	45 %	31 %	-	10 %	-
Mésange noire (113)	27 %	6 %	-	-	8 %
Mésange boréale (65)	18 %	36 %	-	-	23 %
Grive musicienne (44)	6 %	7 %	-	-	-
Troglodyte (92)	49 %	-	38 %	-	-
Beccroisé (48)	12 %	-	5 %	-	-
Accenteur mouchet (108)	3 %	-	12 %	-	2 %
Fauvette à tête noire (106)	-	14 %	-	-	-
Geai (21)	-	5 %	-	-	-
Pouillot véloce (79)	-	10 %	25 %	-	13 %
Merle noir (143)	-	7 %	-	-	-
Grimpereau des bois (17)	-	-	-	-	44 %
Grimpereau des jardins (20)	-	-	-	-	7 %

Tableau IIa. Espèces forestières (n = 21). Paramètres actifs (variance en % du total) autres que l'altitude

Espèce (n)	STRATE				
	arborée	arbustive	buissonnante	herbacée	ubac
Alouette des champs (13)	(-) 68 %	-	-	-	-
Faucon crécerelle (18)	(-) 46 %	-	-	-	-
Linotte (51)	(-) 23 %	-	-	-	-
Pipit spioncelle (127)	(-) 19 %	-	-	-	-
Tarier des prés (71)	-	(-) 14 %	(+) 4 %	-	-
Rousserolle verderolle (8)	-	(+) 100 %	-	-	-
Fauvette des jardins (89)	-	-	(+) 30 %	(+) 7 %	-
Grive litorne (44)	-	-	(+) 13 %	-	6 %
Bruant fou (33)	-	-	-	-	8 %

Tableau IIb. Espèces práticoles (n = 9). Paramètres actifs (variance en % du total) autres que l'altitude

Espèce (n)	Habitations	Rochers	Pente	altitude
Bergeronnette grise (37)	(+) 43 %	-	(-) 37 %	(-) 20 %
Moineau domestique (28)	(+) 39 %	-	(-) 16 %	(-) 45 %
Rougequeue noir (119)	(+) 48 %	(+) 36 %	-	(-) 7 %
Rougequeue à front blanc (21)	(+) 11 %	-	-	(-) 89 %
Hirondelle de cheminée (24)	(+) 10 %	-	-	(-) 90 %

Tableau IIc. Espèces anthropophiles (n = 5). Paramètres actifs (variance en % du total)

L'analyse multicausale ci-dessus peut être complétée pour certaines espèces par des "profils écologiques" visant les paramètres révélés actifs. Ainsi, le Moineau domestique ne peuple-t-il que 2 des 305 stations dépourvues d'habitations, 9 des 51 stations cotées 1 pour Habitations et pas moins de 17 des 20 stations cotées 2, soit un profil 01 / 18 / 85 % tout à fait démonstratif de son anthropophilie. Même phénomène pour la Bergeronnette grise, avec un profil 03 / 21 / 80 %, le Chardonneret, 12 / 25 / 100 % et le Rougequeue à front blanc, 03 / 08 / 45 %.

Le Rougequeue noir présente un profil 25 / 53 / 85 % pour le même paramètre Habitations (toutes cotes), mais aussi un profil 0 / 50 / 58 / 69 % pour Rochers (140 stations herbacées au dessus de 1600 m), ce qui souligne un déterminisme minéral plus que vraiment anthropique. Si l'on compare l'évolution altitudinale de la fréquence de l'espèce et celle des indices des deux paramètres évoqués (fig.2), on voit nettement comment l'oiseau, déterminé par le premier paramètre aux plus basses cotes (niveaux I à IX), passe ensuite (niveaux X-XIV) sous la dépendance du second. Une nuance toutefois : alors que dans les étages ligneux les habitations contribuent à la biodiversité en s'ajoutant à celle résultant de l'architecture végétale, les rochers se substituent quasiment à cette dernière dans l'étage alpin-nival. Les autres paramètres sont moins bien documentés ; on citera néanmoins l'inféodation de la Fauvette à tête noire à la strate arbustive, cotée de 0 à 3 : 01 / 38 / 52 / 65 %, et celle de l'Accenteur mouchet à l'ubac (échelle à 5 niveaux, du plein nord au plein sud) : 36 / 34 / 15 / 06 / 05 %.

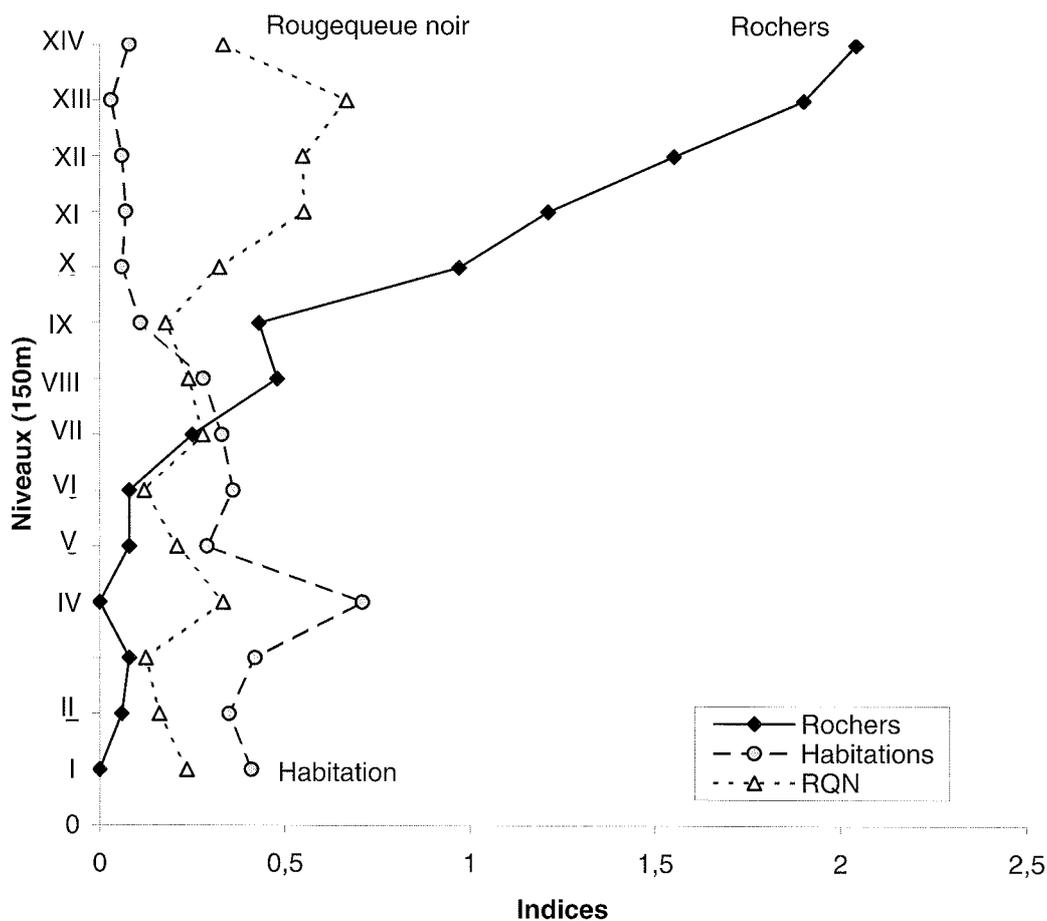


Figure 2. Déterminisme "rupicole" (habitations et rochers) du Rougequeue noir selon l'étagement

2. ÉTAGEMENT AVIFAUNISTIQUE

La richesse spécifique des peuplements est l'indicateur le plus fréquemment employé de la biodiversité des communautés vivantes, bien qu'elle ignore l'abondance des individus. On fait aussi souvent appel à la diversité informatique selon SHANNON et WEAVER, également discutable par l'absence de toute référence à l'originalité (amplitude de niche éco-géographique) des espèces constitutives (voir LEBRETON, 1998, pour discussion).

Approche directe

Les listes stationnelles obtenues comptent entre 1 et 24 contacts spécifiques, au total 3 444 pour 98 espèces, en moyenne 9,2 espèces par station. On observe une distribution bimodale nettement liée à l'altitude (fig. 3), due en fait à la superposition de trois sous-ensembles. La richesse moyenne des peuplements vaut 11,9 (2,9) espèces en dessous de 2 100 mètres, seulement 3,3 (0,9) au-delà (tableau III).

Richesse (nombre d'espèces)	1-3	4-6	7-9	10-12	13-15	16-18	19-21	22-24
Tranches I-IV (600 - 1 350 m)	-	1	7	20	54	27	7	1
Tranches VI-X (1 350 m - 2 100 m)	12	22	36	38	27	9	1	-
Tranches XI-XI (> 2 100 m)	80	27	4	3	-	-	-	-
Total	92	50	47	61	81	36	8	1

Tableau III. Distribution (respectivement gaussienne, pseudo-gaussienne et poissonnienne) de la richesse avienne dans les sous-ensembles boisé et non-boisé.

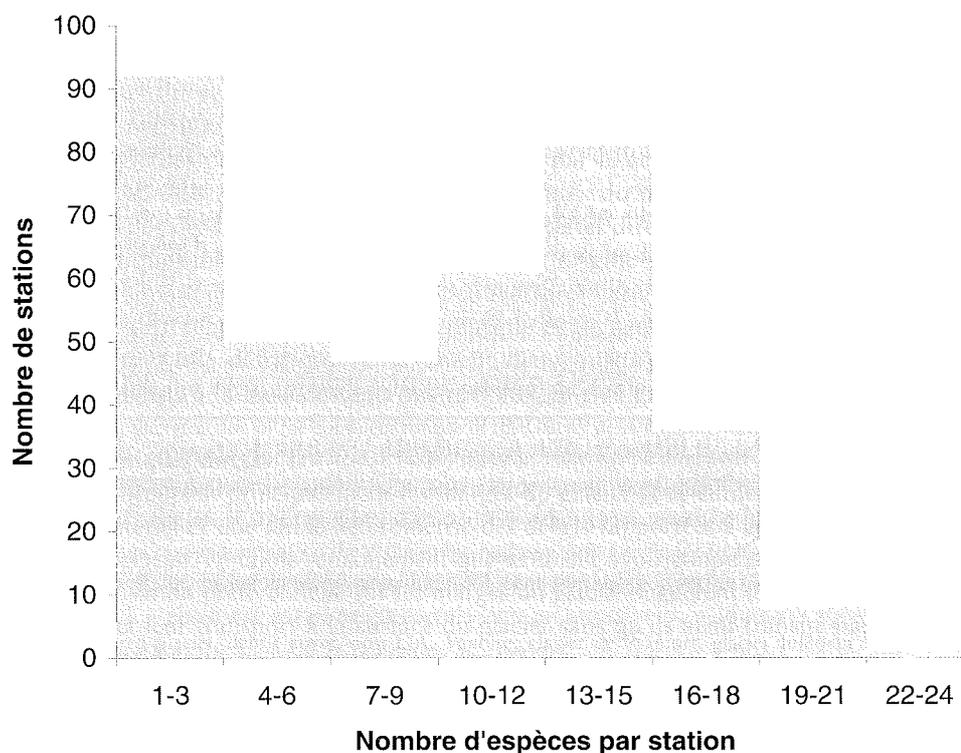


Figure 3. Distribution bimodale de la richesse avienne (cf. tableau III)

Une diagonalisation peut être obtenue dans les 14 niveaux (tableau IV) ; elle dénote l'existence d'une structuration certes forte, mais non uniforme et non univoque.

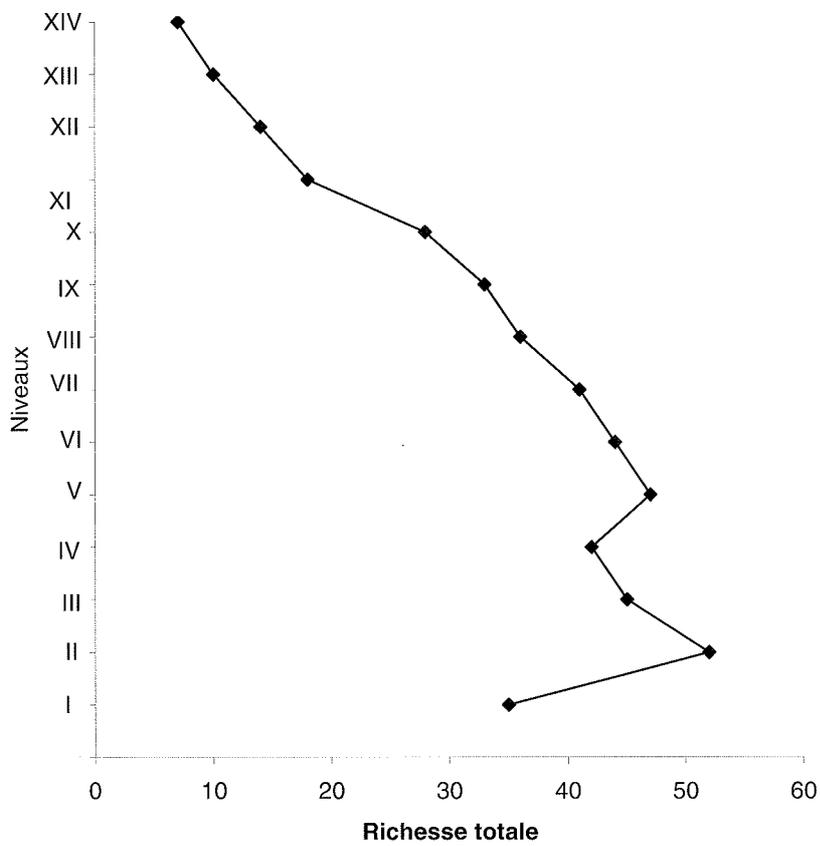
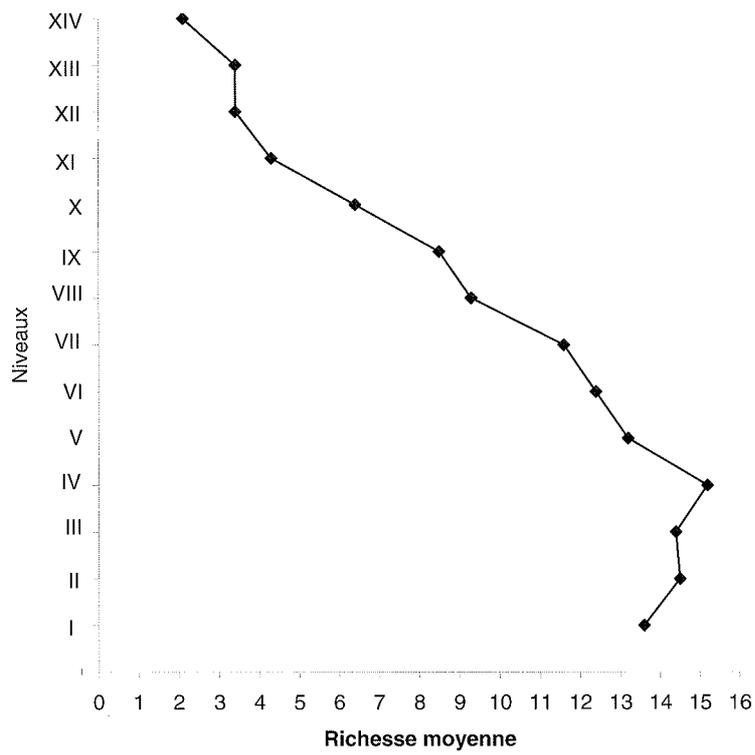
Nombre de stations	17	31	24	21	24	25	36	25	28	31	29	31	30	24
Niveau	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV
Richesse 1-3 sp.	-	-	-	-	-	-	1	1	2	8	16	20	21	23
4-6	-	-	-	-	1	2	1	5	6	8	8	9	9	1
7-9	1	3	1	-	2	4	7	7	9	9	2	2	-	-
10-12	4	3	5	3	5	7	14	6	6	5	3	-	-	-
13-15	10	13	10	11	10	6	10	5	5	1	-	-	-	-
16-18	1	10	7	4	5	5	3	1	-	-	-	-	-	-
19-21	1	2	1	2	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-
22-24 sp.	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Richesse moyenne	13.6	14.6	14.4	15.2	13.2	12.4	11.6	9.3	8.5	6.4	4.3	3.4	3.4	2.1
écart-type	2.8	2.8	2.4	3.4	3.4	4.0	3.3	3.7	3.7	3.3	3.0	1.6	1.0	0.8
Richesse totale	35	52	45	42	47	44	42	36	33	29	18	14	10	7

Tableau IV. Répartition de la richesse avienne, exprimée par niveaux consécutifs de 150 m.

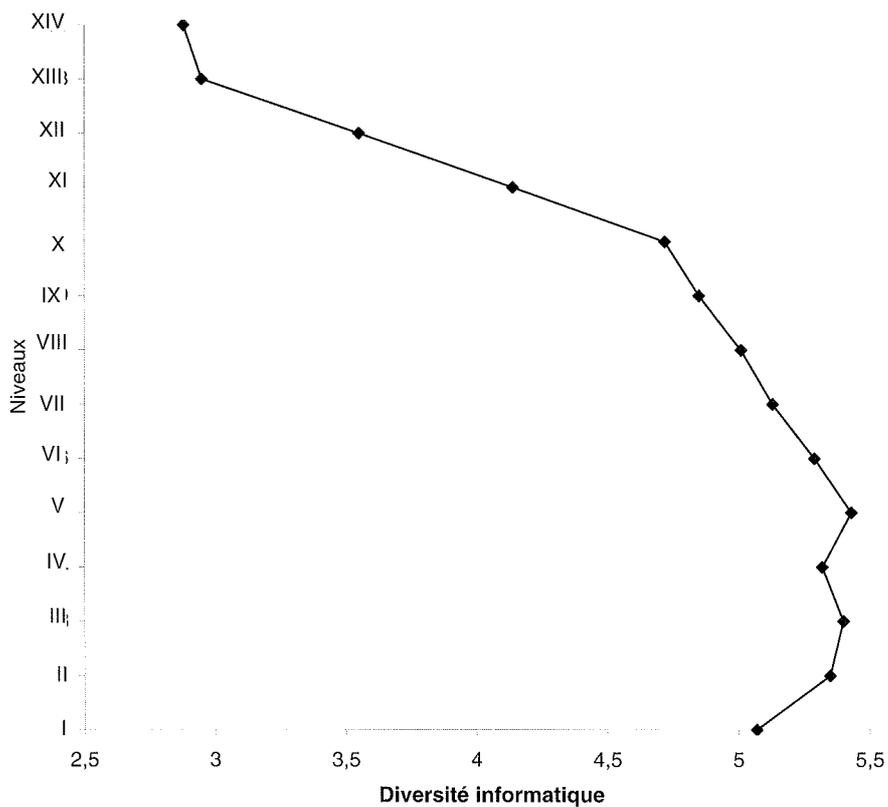
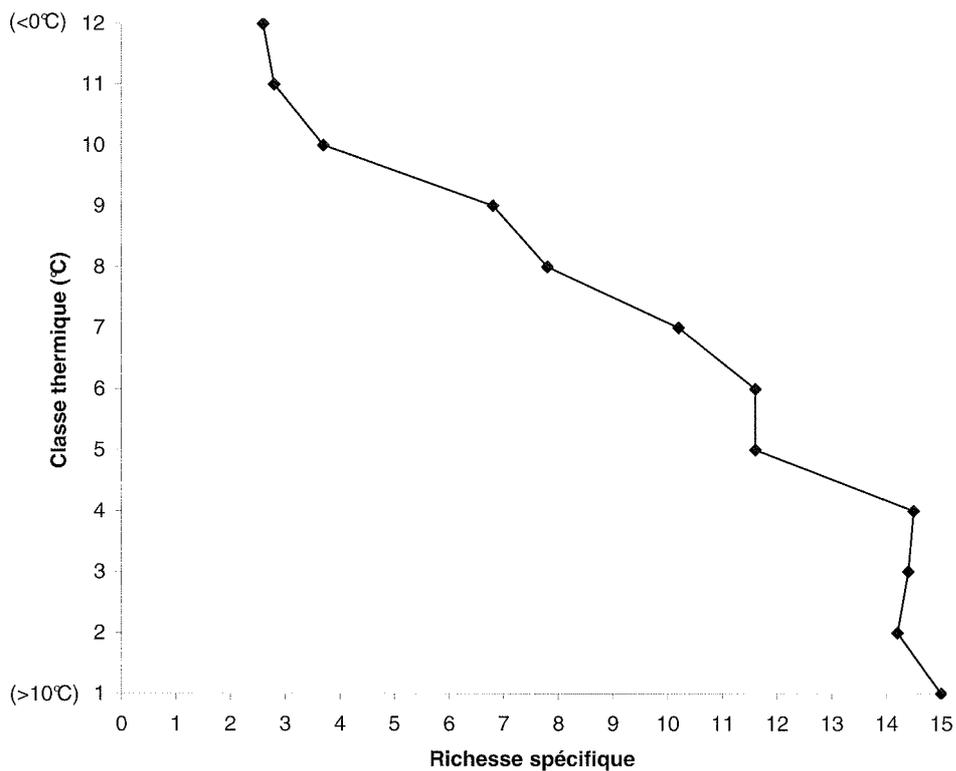
Les plus fortes valeurs de chaque niveau (regroupant les deux tiers des observations) sont imprimées **en gras**. Les valeurs moyennes et leurs écarts-types sont donnés à la suite. Pour la richesse totale, pour chaque espèce seuls ont été pris en compte les niveaux comportant au moins 2 citations. Appliquée à l'ensemble de la matrice, cette disposition restreint la liste à 82 espèces, éliminant l'Aigle royal, le Colvert ou le Bruant proyer, ainsi considérés comme accidentels ou exceptionnels dans le contexte (cf. ci-dessous tableau V).

Déjà perceptible dans ce tableau, le profil des courbes richesse (moyenne ou totale) / altitude est de type A_1B_2 (fig.4a et b). Des profils identiques (existence d'un déficit initial) sont obtenus en considérant des tranches de 200 ou 300 mètres. Des nuances sont néanmoins à exprimer :

- il n'y a pas de différence statistiquement assurée entre la richesse du premier niveau (600-750 m) et celle du niveau le surmontant (750-900 m), ou celle du niveau de richesse maximale (1 050 - 1 200 m) ; dans le premier cas, 13.6 (2.8) vs 14.6 (2.8) espèces ($t = 1.16$, d.d.l. = 46 ; $p = 0.20$), dans le second, 13.6 (2.8) vs 15.2 (3.4) espèces ($t = 1.52$; d.d.l. = 36 ; $p = 0.10$) ;
- les courbes d'ubac et d'adret (tracées de 300 m en 300 m, pour raison d'échantillonnage) sont bien distinctes au niveau médian, avec une plus grande richesse en ubac (de 1500 à 1 800 m, 12.7 (2.8) vs 8.7 (3.8) espèces ; $t = 4.10$; $p < 0.001$ et de 1 800 à 2 100 m, 9.4 (2.9) vs 7.0 (3.5) espèces ; $t = 2.20$; $p = 0.01$). Ce schéma diffère à la fois de celui des Pyrénées (les ubacs sont constamment plus pauvres) et de celui de Suisse (les ubacs sont plus pauvres jusqu'à 1 200 mètres, plus riches au-delà) ;
- aux niveaux supérieurs et inférieurs, rien ne permet ici vraiment de trancher : à l'étage alpin-nival, la courbe des ubacs se rapproche de celle des adrets ; à l'étage collinéen-montagnard inférieur, un profil A_1 est possible en ubac, un profil A_2 en adret, mais un profil neutre A_0 n'est pas à exclure dans les deux cas.
- transcrite en valeurs thermiques (classes de 1°C), la courbe de richesse est de type nettement A_2B_2 , avec trois sous-ensembles correspondant aux classes thermiques 1 à 4 (de + 12 à + 7 °C : 14.5 +/- 0.3 espèces), 5 à 9 (de + 7 à + 2 °C : 9.6 +/- 2,2 espèces) et 10 à 12 (de + 2°C à - 2°C : 3.0 +/- 0.6 espèces) (fig.5a). La courbe de diversité tracée selon SHANNON et WEAVER présente un profil A_1B_2 identique à celui de la courbe de la richesse spécifique (fig.5b).



Figures 4a et 4b. Évolution altitudinale de la richesse avienne (moyenne et totale, exprimée par niveaux d'altitude [150 m])



Figures 5a et 5b. Relation entre température (moyenne annuelle) et richesse avienne (exprimée par niveaux).
Évolution altitudinale de la diversité avifaunistique calculée selon SHANNON et WEAVER

Approche globale

Diverses approches multivariées (A.F.C. et A.C.P. du tableau avifaunistique ; analyse des correspondances non symétriques, profils "espèces" ou profils "relevés") fournissent des images quasi identiques. Ce qui frappe est la permanence d'une structure principale, indépendamment des choix techniques : présence de deux branches, homogénéité de la branche 1 950-2 900 mètres, groupement ordonné de la branche 600-1 350 mètres, le tout à partir d'un pôle médian. Dans toutes ces analyses, la partition en 14 classes d'altitude de 150 mètres est un mode de lecture, en rien une contrainte introduite.

Pour ne conserver qu'une analyse, prenons ici la plus simple : on dispose dans l'espace les relevés avec des codes de variance unité pour maximiser l'éloignement moyen à l'origine de l'ensemble des espèces ; l'essentiel s'exprime dans le plan F_1 - F_2 de l'A.C.P. (fig.6). On observe une disposition en V (renversé) avec deux branches issues des niveaux VI et VII (1 350 -1 650 m), à la limite des étages montagnard et subalpin ; une branche "basse" regroupant les niveaux V à I, une branche "haute" regroupant les niveaux VIII à XIV. La "cassure" de la courbe de richesse est donc légitimée, ainsi que les deux branches A et B de notre formulation générale.

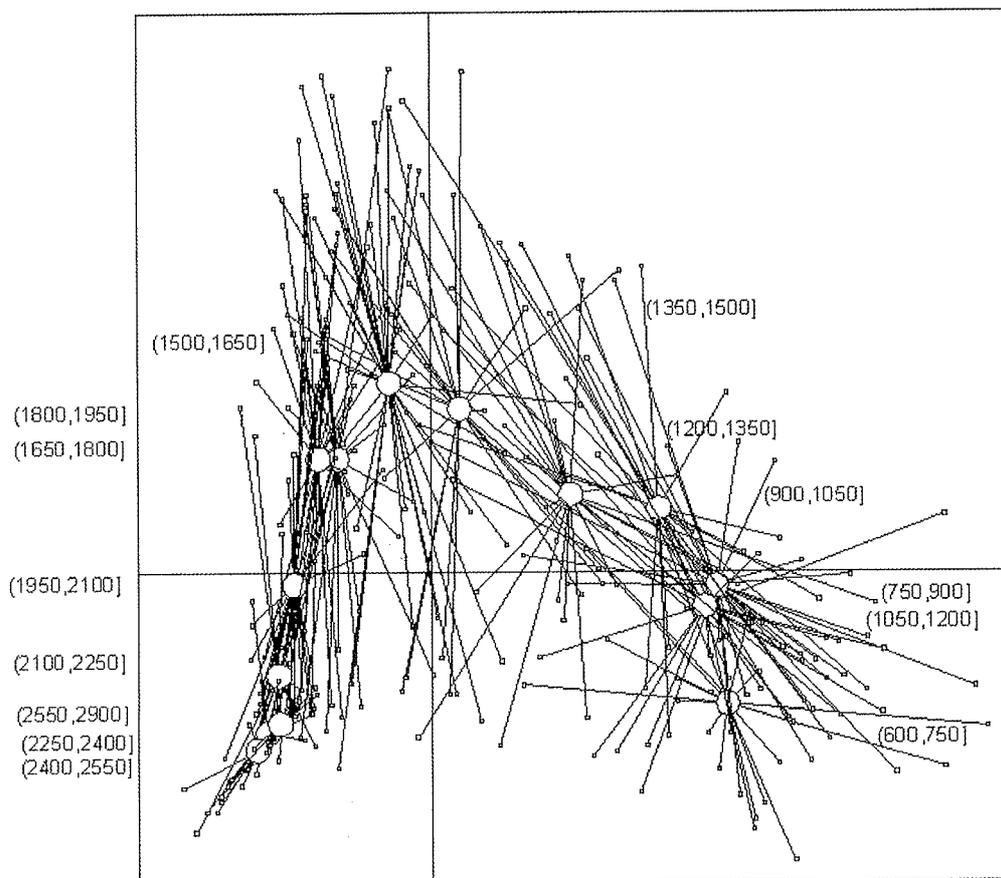


Figure 6. Analyse multivariée (plan F_1 - F_2 d'une A.C.P.) du matériel ornithologique du transect, avec représentation des stations (points) rattachées aux niveaux successifs (cercles blancs) (à partir de la droite, en bas)

Le repliement de la courbe reliant les niveaux stationnels évoque un effet GUTMANN, qu'explique "l'étoile" de dispersion de certaines espèces (fig.7) : la Pie-grièche écorcheur s'exprime dans la seule branche basse, le Pipit spioncelle dans la branche haute, le Merle à plastron majoritairement dans le pôle médian. Deux oiseaux de milieux ouverts, le Rougequeue noir et l'Alouette des champs, absents du pôle boisé mais présents "en bas" (ouverture anthropique) et "en haut" (ouverture par le froid) provoquent le rapprochement des deux branches de la tenaille.

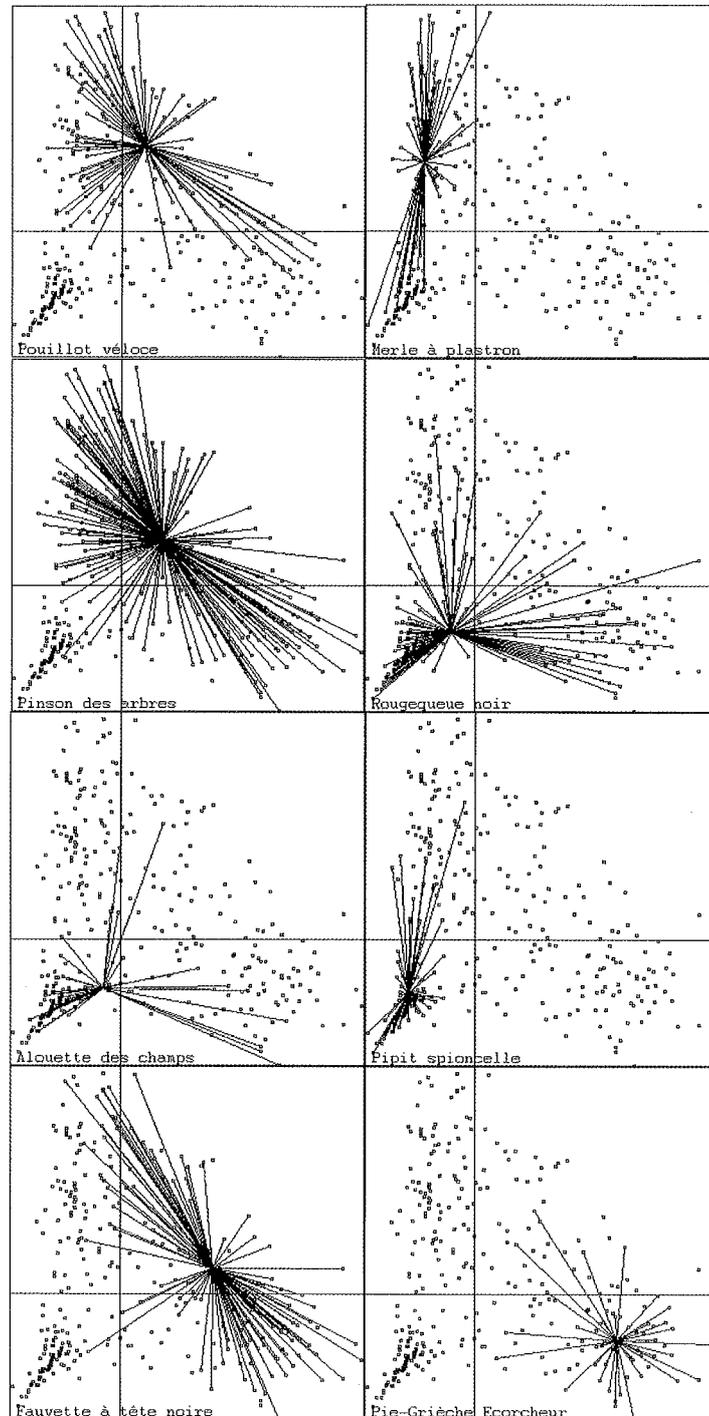


Figure 7. Analyse multivariée (plan F_1 - F_2 d'une A.C.P.) du matériel ornithologique du transect, avec représentation du centre de gravité et de la dispersion stationnelle de 8 oiseaux.

Du haut à gauche, à droite en bas : Pouillot véloce, Merle à plastron, Pinson des arbres, Rougequeue noir, Alouette des champs, Pipit spioncelle, Fauvette à tête noire, Pie-Grièche écorcheur.

La superposition des espèces et des niveaux améliore la lecture ; trois sous-ensembles peuvent être distingués : le premier, de 600 à 1 350 mètres (niveaux I à V), occupe la droite du plan, depuis le Bruant proyer jusqu'au Pouillot fitis ; le deuxième, de 1 500 à 1 950 mètres (niveaux VI à IX), occupe le quadrant "NW", depuis la Grive draine jusqu'au Sizerin ; le troisième, de 1 950 à 2 900 mètres (niveaux X à XIV), occupe le quadrant "SW", depuis l'Aigle royal jusqu'au Crave à bec rouge.

Plus précisément, la séparation avifaunistique vise plutôt les espèces alpines (ou pseudo-alpines), au nombre de 8 (+ 8), et les autres, plus ou moins arboricoles et thermophiles, au nombre de 82. Le groupe alpin strict comporte : le Lagopède, le Crave, la Niverolle, l'Accenteur alpin, le Traquet motteux, le Chocard, le Merle de roche et le Tichodrome ; le groupe pseudo-alpin comporte le Cincle, le Pipit spioncelle, le Rougequeue noir, le Grand Corbeau, l'Alouette des champs, l'Aigle royal, la Linotte mélodieuse, et le Choucas des tours (dans le contexte local). En fait, compte tenu des oiseaux ne comptant pas plus d'une mention dans quelque niveau que ce soit (16 espèces sont en cause), la liste générale se réduit à 82 espèces, et le groupe alpin-nival à 8 + 5 espèces (tableau V).

Niveaux	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV
NIVAL														
Lagopède (2 465 m)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
Niverolle (2 466 m)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+
Accenteur alpin (2 450 m)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+
... (suite)...														
ALPIN														
Chocard (2 351 m)	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+
Crave (2 347 m)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+
Motteux (2 297 m)	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+	+	+	+
Merle de roche (2 350 m)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Spioncelle (2 199 m)	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+
... (suite)...														
AZONAUX														
Cincle (2 025 m)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
Rougequeue noir (1 928 m)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Grand Corbeau (1 913 m)	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Merle à plastron (1 867 m)	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-
Alouette des champs (1 760 m)	+	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-
... (suite)...														
SUBALPIN	14 espèces, du Cassenoix (1 967 m) au Grimpereau des bois (1 487 m)													
MONTAGNARD	42 espèces, de la Mésange boréale (1 476 m) au Grimpereau des jardins (960 m)													
COLLINEEN	13 espèces, de la Mésange bleue (958 m) au Verdier (750 m)													
Nombre total d'espèces	35	52	45	42	47	44	41	36	33	28	18	14	10	7
Nombre moyen d'espèces	13.6	14.5	14.4	15.2	13.2	12.4	11.6	9.3	8.5	6.4	4.3	3.4	3.4	2.1
Coefficient d'affinité J %	79	84	81	84	80	81	84	84	79	74	50	75	82	

Tableau V. Ségrégation altitudinale des 82 espèces majeures du transect et caractéristiques avifaunistiques des 14 niveaux successifs

Le tableau ainsi dressé permet de mesurer les affinités avifaunistiques entre niveaux (coefficient de JACQUARD, $J\% = 2a / (b+c)$, où a est le nombre d'espèces en commun entre deux niveaux, b et c leurs nombres d'espèces respectifs). On observe (fig.8a,b) une décroissance régulière des affinités du niveau basal I avec ceux le surmontant : il n'y a plus que 5 % d'espèces en commun entre les deux niveaux extrêmes I et XIV, et des affinités sensiblement égales (81 +/- 3 %) entre niveaux successifs, à l'exception des niveaux XI et XII, autour de 2 250 mètres, qui ne présentent que 50 % d'affinité. Il s'agit clairement de la charnière des deux sous-étages alpin *sensu stricto* et nival, et des deux groupes avifaunistiques ci-dessus qualifiés d'alpin strict (8 espèces) et d'azonal (5 espèces).

En ce qui concerne l'orientation de l'avifaune, les 8 espèces strictes de l'étage alpin-nival sont assez éclectiques, avec 2 espèces d'ubac (Lagopède et Niverolle), 3 espèces d'adret (Merle de roche, Crave et Chocard) et 3 espèces plutôt mésophiles. Il en va différemment en dessous, où s'opposent très nettement une avifaune "résineuse", subalpine-montagnarde (de 1 250 à 2 100 m) et une avifaune "feuillue", montagnarde-collinéenne (de 1 250 m à 600 m) ; la première ne compte que 6 espèces d'adret (et 14 espèces d'ubac) sur 37, la seconde une seule d'ubac (et 23 d'adret) sur 37 espèces également. Ainsi, le hiatus feuillus / résineux (pour partie bocage / forêt) serait-il plus marqué s'il était exprimé en température et non en altitude ; on peut également être surpris de constater que l'arrivée des migrants est en général plus tardive aux basses cotes qu'en forêt résineuse (et dans les alpages), ce qui peut mettre en cause, soit les espèces (les plus thermophiles - Rossignol ou Bruant zizi - ne seraient que "tolérées" en milieu de montagne), soit le milieu (avant la repousse printanière, le paysage feuillu serait moins accueillant que le résineux).

En conclusion, si l'analyse avifaunistique ne fait que confirmer ce que l'ornithologue connaît du phénomène d'étagement, au moins souligne-t-elle la légitimité de scinder l'avifaune en (au moins) deux sous-groupes à déterminisme surtout physiologique :

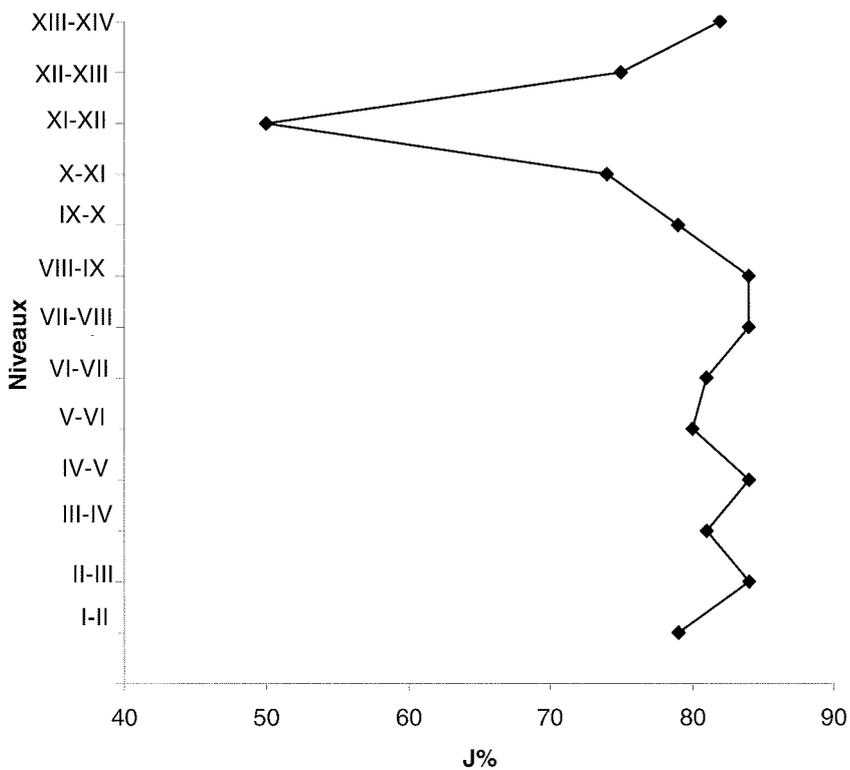
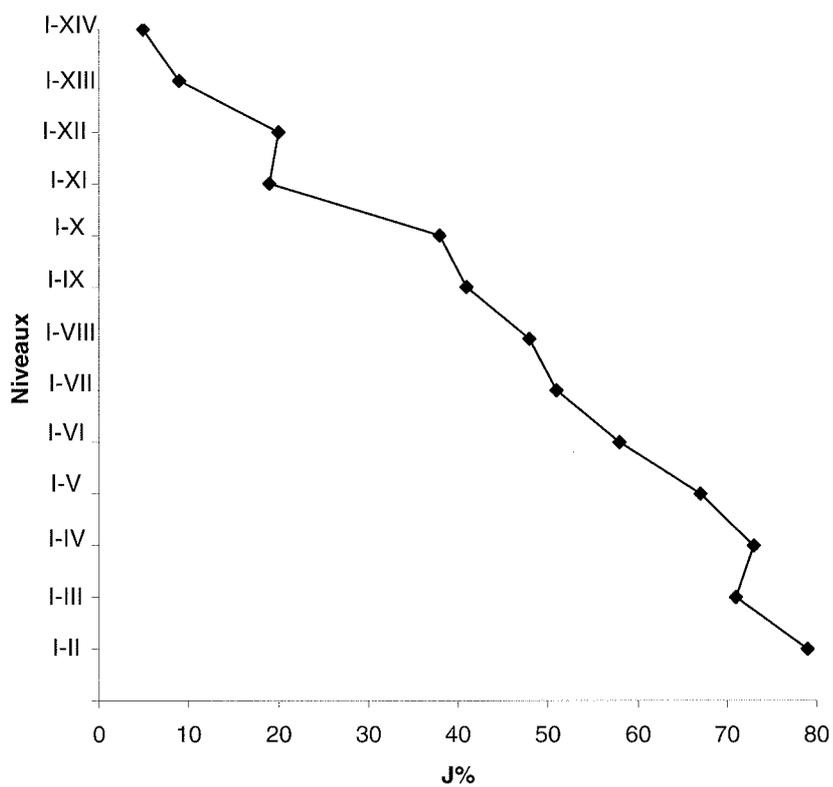
- un vaste sous-ensemble **lignicole** (*sensu lato*) soumis au gradient feuillus / résineux, mais permettant l'inclusion locale d'espèces praticoles (Alouette des champs, Bruant proyer, etc.) à la faveur du défrichement, et rupicoles (Rougequeue noir, Martinet noir, etc.) grâce aux habitations humaines ;
- un sous-ensemble plus restreint mais plus original d'espèces **alticoles** strictes (Lagopède, Niverolle, etc.) ou **azonales** ; on retrouve des praticoles / rupicoles précédentes : Alouette des champs, Rougequeue noir, d'où - selon les techniques d'analyse mises en oeuvre - les repliements d'axes observés. En somme, l'Homme défricheur jouerait le même rôle en plaine - au détriment de boisements feuillus - que le froid en altitude - au détriment de boisements résineux⁴ -, ce qui dans les deux cas ouvre le paysage aux espèces à comportement "unidimensionnel" et augmente la biodiversité.

3. ÉTAGEMENT MÉSOLOGIQUE

Le thème renvoie aux données classiques des phytécologues et des phytogéographes (voir par exemple OZENDA, 1994) dont le propos général s'exprime sous forme "d'étagement de la végétation", sous dépendance climatique, au premier chef thermique. Mais alors que le paramètre thermique est d'évolution rigoureusement linéaire en fonction de l'altitude (aux effets de versants près, de second ordre général), il n'en est pas de même de la végétation, plus répartie de manière graduée (= étages discontinus) que graduée (= continuum), par tranches de 600 (700) mètres (3,5-4°C), avec extinction de l'élément ligneux (de l'arbre au buisson) à partir de 2 100 mètres (*ca* + 2°C) dans les Alpes centre-occidentales⁵.

4 - Mais l'Homme a aussi déboisé le haut des forêts (résineuses) pour étendre ses pâturages vers le bas ; en plaine, la sécheresse peut aussi tenir le même rôle de facteur limitant de la végétation que celui exercé en altitude par le froid.

5 - Notons bien qu'il s'agit ici de la limite des boisements réels, ancestralement modifiés par l'Homme défricheur, et non de la végétation ligneuse potentielle, dont la limite supérieure serait de 200 à 300 m plus élevée ; il est en outre probable que le hiatus entre étages serait moins marqué en l'absence des influences humaines.



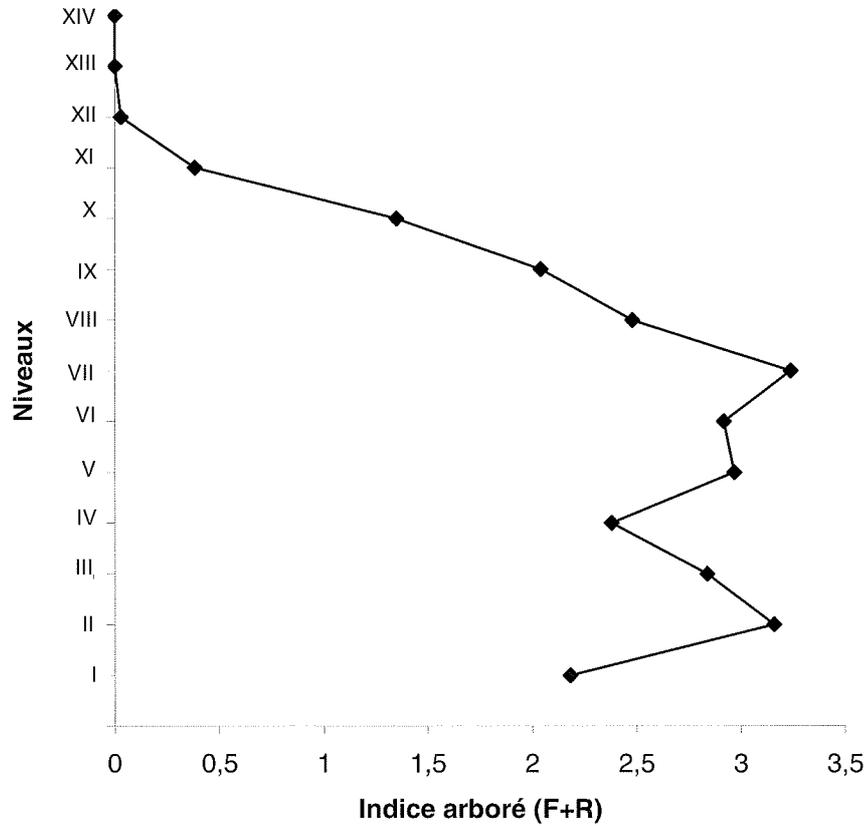
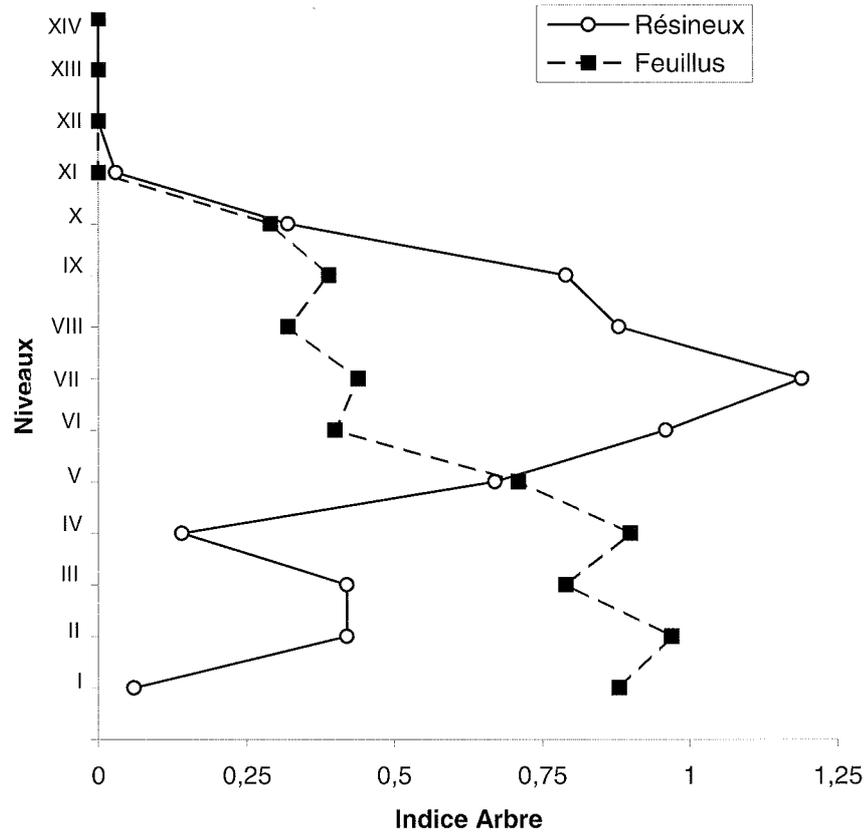
Figures 8a et 8b. Affinities avifaunistiques des niveaux du transect (coefficients de JACQUARD)

Niveau	Sous-ensemble boisé										Sous-ensemble non boisé			
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV
Nombre de stations	17	31	24	21	24	25	36	25	28	31	29	31	30	24
Bornes d'altitude (m)	600 750	751 900	901 1050	1051 1200	1201 1350	1351 1500	1501 1650	1651 1800	1801 1950	1951 2100	2101 2250	2251 2400	2401 2550	2551 2900
Altitude moyenne	715	813	987	1127	1270	1420	1585	1737	1897	2039	2192	2328	2498	2666
Température moyenne (°C)	10.0	9.3	8.5	7.6	6.9	6.1	5.1	4.6	3.7	2.8	2.1	1.4	0.4	-0.4
Couverture														
Arbres	0.94	1.39	1.21	1.04	1.38	1.36	1.63	1.20	1.18	0.61	0.10	-	-	-
Arbustes	1.24	1.77	1.63	1.34	1.59	1.56	1.61	1.28	0.86	0.74	0.28	0.03	-	-
Arbres + Arbustes	2.18	3.16	2.84	2.38	2.97	2.92	2.24	2.48	2.04	1.35	0.38	0.03	-	-
Indice														
Arbres F	0.88	0.97	0.79	0.90	0.71	0.40	0.44	0.32	0.39	0.29	0.07	-	-	-
Arbres R	0.06	0.42	0.42	0.14	0.67	0.96	1.19	0.88	0.79	0.32	0.03	-	-	-
Arbustes F	1.24	1.58	1.46	1.29	1.21	1.16	1.22	0.92	0.61	0.42	0.14	0.03	-	-
Arbustes R	-	0.19	0.17	0.05	0.38	0.40	0.39	0.36	0.25	0.32	0.14	-	-	-
Buissons F	1.12	1.32	1.33	1.05	1.13	1.08	1.19	1.16	0.71	0.52	0.21	0.03	-	-
Buissons R	-	0.06	0.13	0.05	0.13	0.20	0.14	0.24	0.50	0.42	0.17	0.06	-	-
Herbes	2.65	2.19	2.38	2.57	2.13	2.40	2.47	2.28	2.29	2.29	2.52	2.42	1.87	1.54
Habitations	0.41	0.35	0.42	0.71	0.29	0.36	0.33	0.28	0.11	0.06	0.07	0.06	0.03	0.08
Rochers	-	0.06	0.08	-	0.08	0.08	0.25	0.48	0.43	0.97	1.21	1.55	1.90	2.04
Eau	0.35	0.16	0.33	0.23	0.13	0.32	0.28	0.36	0.32	0.29	0.21	0.19	0.13	0.29
Neige	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.03	0.41	0.77	1.13	1.33
Richesse avifaunistique	13.6	14.6	14.4	15.2	13.2	12.4	11.6	9.3	8.5	6.4	4.3	3.4	3.4	2.1

Tableau VI. Principales variables mésologiques, exprimées par niveaux consécutifs de 150 m (F = feuillus, R = résineux).

La première remarque est celle d'une quasi extinction des strates arborée, arbustive et buissonnante (= ligneuses) au-delà de 2 100 mètres, avec inflexions respectives des courbes vers 1 900-2 000 m pour la première, 1 800-2 000 m pour la deuxième, 1 900-2 100 m pour la troisième. Globalement, la transition de la couverture ligneuse se manifeste dans la tranche 1 950-2 100 mètres, où la somme des deux strates arborée et arbustive ne représente plus que la moitié de celle des niveaux inférieurs (1,35 vs 2,69 +/- 0,44). La présence des arbres connaît en effet son maximum vers 1 500 mètres (frontière entre étages montagnard et subalpin), avec balance normale entre feuillus (en dessous de cette cote) et résineux (au-delà de cette cote) (fig.9a,b). Bien que la valeur maximale de la couverture arborée (somme des arbres et arbustes, feuillus et résineux) soit située plus haut que celle de la richesse avienne (niveaux V et VII respectivement), on notera la similitude des deux profils, de type A₁B₂, laissant attendre quelque relation causale entre ces deux fractions de la biocénose.

En dessous de 1 000 mètres, la moindre importance des arbres est due à l'activité humaine (*cf.* indice "habitations"). Au-delà de 2 000 mètres, la dépression ligneuse (arbres mais aussi arbustes et buissons) est de déterminisme climatique (étage alpin).



Figures 9a et 9b. Évolution altitudinale de la couverture arborescente (a = arbres + arbustes ; b = arbres feuillus et résineux)

La strate herbacée est partout bien représentée, connaissant son maximum dans le sous-étage alpin inférieur (alpages) et ne diminuant que tardivement, dans le sous-étage nival, au fur et à mesure qu'augmentent Rochers et Neige. La pente est partout marquée, surtout au-delà de 900 mètres (fin du collinéen), puis de 1 800 mètres (sous-étage subalpin supérieur). Nonobstant quelques chalets d'alpage, l'importance des habitations n'est vraiment notable qu'en dessous de 1 500 mètres, compensée au-delà par la montée en puissance de l'élément rocheux, qui culmine dans le sous-étage nival. Neige et névés connaissent une logique progression (linéaire) à partir de 2 100 mètres (étage alpin *sensu lato*), contribuant, avec la végétation, à fermer le milieu biotique.

Approche globale

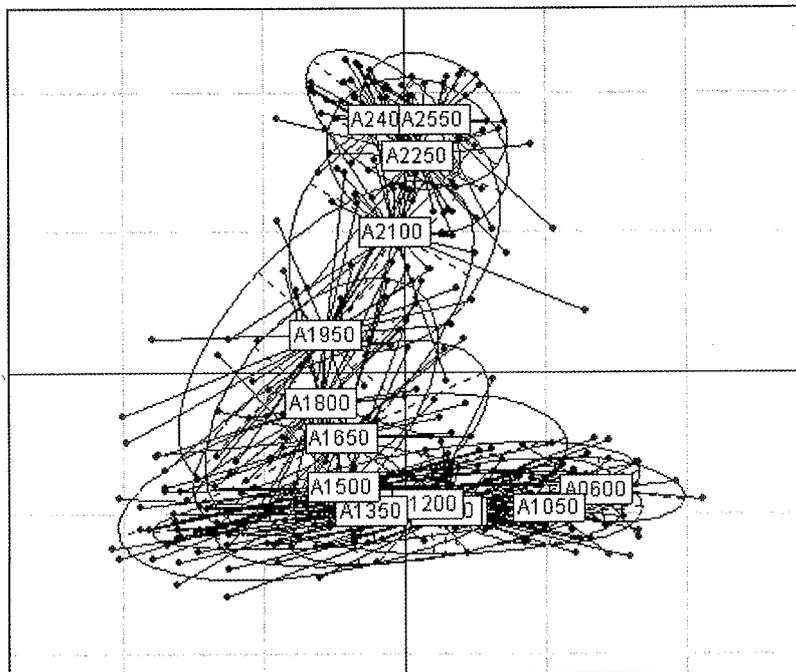
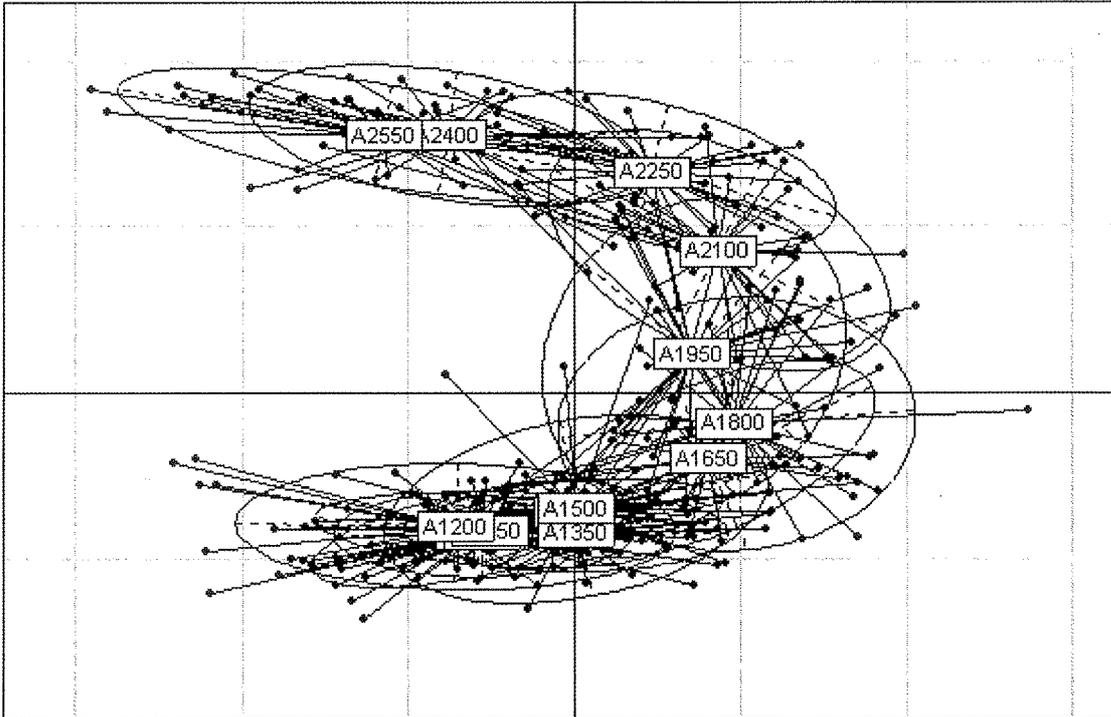
L'analyse multivariable (A.C.M., Analyse des correspondances multiples, 376 stations x 14 variables de milieu) confirme l'importance de la végétation en précisant certains points. Les trois premiers axes portent une information utilisable, comme le montrent leurs valeurs propres (0.337 ; 0.190 ; 0.150) et les rapports de corrélation (tableau VII) ; l'expression adopte à nouveau le découpage en 14 niveaux.

	Axe F ₁	Axe F ₂	Axe F ₃
Altitude	0.87	0.33	0.46
Rochers	0.74	-	0.39
Neige	0.60	-	-
Arbres R	-	0.44	-
Arbres F	0.35	-	-
Arbustes R	-	-	-
Arbustes F	0.77	0.46	-
Buissons R	-	-	-
Buissons F	0.69	-	-
Herbes	-	0.32	0.41

Tableau VII. Paramètres mésologiques actifs révélés par analyse multivariée (A.C.M.)
(seules les valeurs significatives sont présentées).

Axe 1 : Rochers et Neige antagonistes de Feuillus (étage alpin opposé à étages boisés)
Axe 2 : Herbes antagoniste de Résineux (reconnaissance de l'étage subalpin)
Axe 3 : Herbes antagoniste de Rochers (sous-étages alpin et nival distingués)

Le premier axe, fortement marqué par l'altitude, confirme la coupure fondamentale entre étage alpin *sensu lato* (ici, Rochers et Neige) et étages boisés ici représentés par l'ensemble des ligneux (Arbres, Arbustes, Buissons) feuillus : ceux-ci restent en effet notables jusqu'à 2100 mètres (niveaux VI-X, valeur moyenne 2.17 +/- 0.68), surtout en sous-bois. Le deuxième axe, peu marqué par l'altitude, décrit le gradient résineux, tout au long de l'étage subalpin, au centre du transect. Le plan factoriel F₁-F₂ fournit à nouveau une image en V (fig. 10a, où la césure entre niveaux X [1 950-2 100 m] et XI [2 100-2 250 m] est assez nette) ; les niveaux collinéo-montagnards I-IV (< 1 200 m) sont masqués mais réapparaissent sur le troisième axe (fig. 10b) qui, modérément marqué par l'altitude, oppose Herbes et Rochers, et précise du coup la subdivision de l'étage non-boisé en sous-étage alpin *sensu stricto* et sous-étage nival, vers 2 250 mètres (*cf.* affinités avifaunistiques et tableau VII). En fait, les trois axes sont perpendiculaires 2 à 2, rendant compte de trois gradients partiels articulés. Si on élimine l'altitude de l'analyse, la même image en Z est obtenue, ce qui fait de l'altitude plus un moyen d'expression qu'un facteur écologique. Deux dichotomies successives rendent compte de ces coupures (arbres / non-arbres ; feuillus / non-feuillus) (tableau VIII).



Figures 10a et 10b. Analyse multivariée (A.C.M.) de l'étagement du matériel mésologique du transect (376 stations), avec représentation des stations (points) rattachées aux niveaux successifs (avec ellipse de dispersion). En haut, plan F_1 - F_2 ; en bas plan F_1 - F_3 . L'axe F_1 (vertical) traduit la disparition progressive des Feuillus (de bas en haut) ; l'axe F_2 (horizontal) traduit la présence bivariable des Résineux (de gauche à droite) ; l'axe F_3 (horizontal) traduit la balance Herbes / Rochers. Il y a donc trois gradients partiels emboîtés : 600 - 1 500 m (étage montagnard), 1 650 - 2 100 m (étage subalpin), 2 250 - 2 800 m (étage alpin nival)

	600 - 2 900 mètres 376 stations		
	arboré		
	oui		non
	Feuillus dominants		
	oui	non	
Nombre de stations	142	145	114
Limites altitudinales	600 - 1 500 m	1 500 - 2 100 m	2 100 - 2 900 m
Niveaux (150 m)	I - VI	VII - X	XI - XIV
Couverture ligneuse (arbres + arbustes)	2.74 (0.38)	2.28 (0.79)	0.10
Arbres résineux	0.45 (0.33)	0.80 (0.36)	0.01
Arbres feuillus	0.78 (0.20)	0.36 (0.07)	0.02
Arbustes résineux	0.20 (0.16)	0.33 (0.06)	0.03
Arbustes feuillus	1.32 (0.16)	0.79 (0.35)	0.04
Buissons résineux	0.10 (0.07)	0.33 (0.16)	0.06
Buissons feuillus	1.17 (0.12)	0.90 (0.33)	0.06
Feuillus / Résineux	3.3	1.0	-
Herbes	2.39 (0.20)	2.33 (0.09)	2.09 (0.46)
Ligneux / Herbes	1.15	0.98	0.05
Rochers	0.05 (0.04)	0.53 (0.31)	1.68 (0.37)
Neige	0.00	0.01	0.91 (0.41)
Étage de végétation	Collinéo-montagnard	Subalpin	Alpin-nival

Tableau VIII. Partition des étages boisés (feuillus, résineux) et alpin-nival

Dans chaque partie, on a en plus une évolution continue qui définit les gradients (passage Feuillus / Résineux, diminution des Habitations). Vue par le milieu, l'altitude n'est pas un gradient simple, mais l'empilement de continuités et de ruptures. Cette analyse des correspondances est en fait un traitement inter-classe (par classes d'altitude) qui s'ignore. L'altitude est plutôt une composante spatiale qui exprime, à partir de la forêt résineuse, deux gradients d'ouverture du milieu, l'un vers les milieux anthropisés (en bas), l'autre vers l'étage alpin-nival, fortement naturel mais en partie anthropisé (en haut).

En conclusion, si l'analyse mésologique ne fait que confirmer ce que l'écologie végétale connaît du phénomène d'étagement, au moins souligne-t-elle la légitimité d'adopter ici les coupures reconnues dans le contexte, et de définir des niveaux de 150 mètres, qui ne sont d'ailleurs autres que des "demi sous-étages de végétation" bornés par les valeurs usuelles. Comme la plupart des facteurs de milieu, la richesse stationnelle moyenne diffère significativement entre les deux sous-ensembles I-X et XI-XIV ($t = 8.33$; $p << 0.001$), ce qui permet d'envisager quelque relation causale entre ceux-là et celle-ci. Il existe d'autres arguments, plus ponctuels, pour asseoir cette dichotomie fondamentale : outre les affinités avifaunistiques déjà évoquées, la richesse spécifique des genres (= nombre moyen d'espèces par genres, utilisée comme indi-

cateur de compétition interspécifique par TER BORGH, 1977) diffère significativement de part et d'autre de la limite 1 950 mètres : 1.40 (0.08) *vs* 1.19 (0.06) espèces par genre ($t = 5.39$; $p = 0.002$). Plus qu'un continuum, on est donc amené à distinguer au moins deux sous-ensembles, justifiant la fragmentation AB des courbes de richesse.

DISCUSSION DES RÉSULTATS

Les relations milieu / richesse de l'avifaune

Approche directe

La prise en compte des divers facteurs de milieu, notamment végétaux (*cf.* tableau VI), indique que, pris isolément ou combinés entre eux par niveaux successifs, la meilleure corrélation est celle existant entre les deux informations biologiques que sont respectivement la richesse aviennne stationnelle et la somme des recouvrements des 4 strates arborée, arbustive, buissonnante et herbacée ; la relation est améliorée en prenant en compte le logarithme de la richesse (tableau IX). Cette relation a été depuis longtemps relevée non seulement dans le contexte de la Savoie (TOURNIER et LEBRETON, 1979) mais dans celui - bien différent - de la Dombes (LEBRETON, 1979). Bien plus, en reprenant les résultats de BLONDEL (1979, p. 25), on trouve confirmation du fait en Méditerranée : l'auteur avance une relation linéaire satisfaisante entre le nombre d'espèces aviennes et celui des strates de végétation ($r = + 0.813$, $F = 40.8$) mais celle-ci est améliorée (surtout aux faibles valeurs) en considérant le logarithme de la richesse aviennne ($r = + 0.853$, $p < 0.001$, $F = 56.3$). En tout état de cause, cette approche de la diversité végétale sera préférée à d'autres, plus sophistiquées mais discutables, et dont l'efficacité ne s'est pas pour autant montrée supérieure à celle ici notée.

	Taux de recouvrement de la strate			
	arborée +	arbustive +	buissonnante +	herbacée =
Richesse	+ 0.868	+ 0.934	+ 0.923	+ 0.931
log. richesse	+ 0.909	+ 0.953	+ 0.954	+ 0.974

Tableau IX. Corrélations entre richesse avifaunistique et recouvrement végétal

En application de la relation linéaire obtenue, la comparaison peut être faite entre les richesses observées et calculées, niveau par niveau, selon l'équation $\log.S = 0.1491 * \text{Végét.} + 0.1579$ ($r = + 0.974$; d.d.l. = 12 ; $p << 0.001$) (tableau X et fig.12).

	Valeur calculée	Valeur observée
Niveau I	11.1	13.6
Niveau II	14.5 maximum	14.6
Niveau III	14.3	14.4
Niveau IV	11.5	15.2 maximum
Niveau V	12.8	13.2
Niveau VI	13.9	12.4
Niveau VII	11.4	11.6
Niveau VIII	11.9	9.3
Niveau IX	9.6	8.5
Niveau X	6.9	6.4
Niveau XI	4.4	4.3
Niveau XII	3.4	3.4
Niveau XIII	2.7	3.4
Niveau XIV	2.4 minimum	2.1 minimum

Tableau X. Correspondance entre richesses aviennes calculées (végétation) et observées (exprimées par 14 niveaux successifs de 150 m)

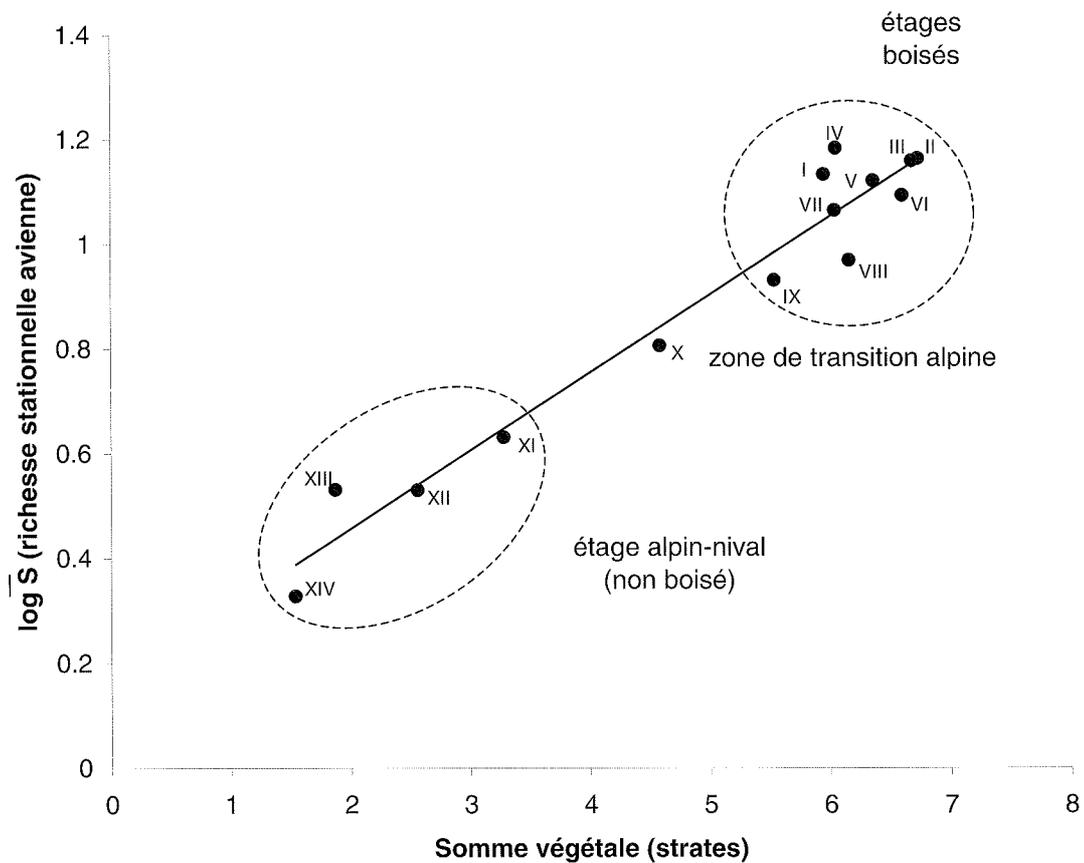


Figure 11. Relation linéaire entre la richesse avienne (logarithme) et la somme des recouvrements des 4 strates de végétation (strates arborée à herbacée) dans le transect

Si l'adéquation générale est satisfaisante (le minimum du niveau I apparaît bien dans la régression, lié à la faiblesse des deux strates arborée et arbustive), certains écarts observés au niveaux des maximums (niveaux II à IV) amènent à considérer d'autres facteurs de milieu, comme le paramètre Habitations ; on peut en effet le soupçonner de pouvoir expliquer le déficit de richesse calculée au niveau IV, puisqu'il y connaît lui-même un maximum significatif (indice = 0,71, le double des sept niveaux qui l'encadrent : 0,35 +/- 0,05). La prise en compte de ce paramètre anthropique améliore effectivement la modélisation (*cf.* Rougequeue noir, espèce rupicole, anthropophile secondaire). On calcule de même les richesses par niveaux, en application de la nouvelle équation $\log.S = 0.1254 * \text{Végét.} + 0.3110 \text{ Habit.} + 0.1972$ ($r = + 0.985$; d.d.l. = 12 ; $p \ll 0,001$) ; les correspondances sont nettement améliorées pour la plupart des niveaux (tableau XI).

	Valeur calculée	Valeur observée
Niveau I	11.8	13.6
Niveau II	14.1	14.6
Niveau III	14.6	14.4
Niveau IV	15.0 maximum	15.2 maximum
Niveau V	12.2	13.2
Niveau VI	13.7	12.4
Niveau VII	11.4	11.6
Niveau VIII	11.4	9.3
Niveau IX	8.4	8.5
Niveau X	6.2	6.4
Niveau XI	4.3	4.3
Niveau XII	3.4	3.4
Niveau XIII	2.8	3.4
Niveau XIV	2.6 minimum	2.1 minimum

Tableau XI. Correspondance entre richesses calculées (végétation + habitations) et observées (exprimées par 14 niveaux successifs de 150 m)

Cependant, la démarche consistant à rechercher des corrélations causales sur l'ensemble du transect est certainement critiquable, compte tenu de la discontinuité fondamentale observée entre étages boisés et non boisés. Ce que nous obtenons comme coefficients relève probablement autant de corrélations "en haltères" (oppositions bipolaires) que de relations fines tout au long de gradients ; on n'obtiendrait ainsi qu'une image très simpliste de la réalité de terrain en leur accordant plus qu'une valeur préliminaire. D'ailleurs, une espèce "ambiguë" comme le Rougequeue noir rapproche artificiellement étages "domestique" et alpin par suite de la confusion habitations / rochers.

Sur l'ensemble des 376 stations étudiées, la richesse spécifique est certes en relation linéaire très significative avec l'altitude : $r = - 0,82$; $p \ll 0,001$ (et avec la température : $r = + 0,79$), loin devant d'autres paramètres de milieu : rochers, neige, arbres ($r = 0,50$ à $0,65$, mais ces variables sont-elles même corrélées aux deux premières). Pour autant, cette évidence est loin d'avoir force de loi, et l'analyse statistique ici conduite a montré *in fine* qu'il valait sans doute mieux n'en pas faire ! Le paradoxe tient à ce que le jeu de données n'est ni homogène ni continu, si bien que la variable altitude est plutôt un artifice. Dans les étages boisés, l'altitude fait varier la température et la pluviométrie (celle-ci de manière non univoque), donc le milieu végétal, en particulier la proportion feuillus / résineux, ce qui conditionne la liste faunistique. Avec les niveaux supérieurs, il n'y a qu'une pseudo-continuité entre deux logiques très différentes, obscurcies (entre autres) par la présence d'espèces azonales, bimodales ou vicariantes, que la notion de richesse ne distingue pas. Que faire ?

La proposition découle du constat : traiter séparément des deux "mondes" ainsi reconnus. Un travail particulier tentera donc, à partir de la même matrice de données, d'élucider ce problème (140 stations dépourvues de tout arbre et arbuste, entre 1 600 et 2 900 m). L'analyse des étages boisés (et anthropisés) a

été déjà conduite dans le contexte, et récemment rappelée (LEBRETON *et al.*, 1976 ; LEBRETON *et al.*, 2000 : 212-233) ; il en résulte très nettement que l'altitude n'agit pas vraiment directement, mais bien plus par l'intermédiaire des essences arborées en cause (du mélèze, caduc, au pin à crochet, persistant et "frigophile"), dont l'attractivité avifaunistique est elle-même largement conditionnée par l'âge et l'ouverture des peuplements, plus que par leur cote proprement dite.

Il est donc rien moins que licite de rechercher des corrélations sur la matrice des 10 niveaux boisés où, là encore (tableaux XII à XIV), la meilleure relation est obtenue entre le logarithme de la richesse et la somme des recouvrements des 4 strates de végétation ($\log.S = 0.1601 * Végét. + 0.0905$; $r = + 0.835$; d.d.l. = 8 ; $p = 0.003$).

	Taux de recouvrement de la strate			
	arborée +	arbustive +	buissonnante +	herbacée =
Richesse	+ 0.409	+ 0.734	+ 0.685	+ 0.792
log. richesse	+ 0.488	+ 0.768	+ 0.727	+ 0.835

Tableau XII. Corrélations entre richesse avifaunistique et recouvrement végétal (10 niveaux)

	Valeur calculée	Valeur observée
Niveau I	11.0	13.6
Niveau II	14.7 maximum	14.6
Niveau III	14.5	14.4
Niveau IV	11.5	15.2 maximum
Niveau V	12.8	13.2
Niveau VI	14.0	12.4
Niveau VII	11.4	11.6
Niveau VIII	11.9	9.3
Niveau IX	9.5	8.5
Niveau X	6.7 minimum	6.4 minimum

Tableau XIII. Correspondance entre richesses calculées (végétation) et observées exprimées par niveaux successifs de 150 m en milieu boisé (< 2 100 m)

On retrouve la même distorsion des maximums dans les étages inférieurs, que corrige à nouveau efficacement la prise en compte du paramètre Habitats : $\log. Richesse = 0.1036 * Végét. + 0.3666 * Habit. + 0.3116$ ($r = 0.945$; $p = 0.005$).

	Valeur calculée	Valeur observée
Niveau I	12.0	13.6
Niveau II	13.7	14.6
Niveau III	14.4	14.4
Niveau IV	15.8 maximum	15.2 maximum
Niveau V	11.9	13.2
Niveau VI	13.4	12.4
Niveau VII	11.4	11.6
Niveau VIII	11.3	9.3
Niveau IX	8.4	8.5
Niveau X	6.4 minimum	6.4 minimum

Tableau XIV. Correspondance entre richesses calculées (végétation + habitats) et observées, exprimées par niveaux successifs de 150 m en milieu boisé (< 2 100 m)

Approche globale

L'A.C.M. (Analyse des correspondances multiples) définit un plan mésologique où les paramètres Arbres, Rochers et Neige fournissent la même interprétation ; l'analyse conduite à partir de la composition faunistique livre une même image "en triangle", alors que le milieu n'est pas intervenu ici. Le lien est extrêmement fort et bidimensionnel ($RV = 0.491$). À une rotation près de 45° , les plans de co-inertie sont pratiquement identiques aux plans d'inertie. L'accord entre structures mésologique et faunistique est quasi parfait (fig.12) : une seule des deux suffirait pour analyser l'écosystème, démontrant ainsi leur "co-adaptation" mutuelle. Il en est de même des profils obtenus à partir de l'ensemble des seuls traits biologiques (biomasse, sédentarité, régimes alimentaires, biotopes), comme on le verra à la suite.

On peut conclure à un accord intime entre typologie de niches et organisation du milieu. Qu'on analyse les variables mésologiques seules, les variables faunistiques et / ou biologiques seules (par une méthode quelconque), ou les deux simultanément, on retrouve toujours le même schéma : la variable altitude n'est pas une variable sympathique. Entre 600 et 2 000 mètres on est dans un même milieu, entre 2 000 et 2 100 mètres on change de monde définitivement. De toute évidence, une première dichotomie s'impose donc entre niveaux boisés et non boisés, avec articulation vers 2 100 mètres ; entre ces deux sous-ensembles (I-X et XI-XIV), les paramètres de milieu Arbres, Arbustes, Buissons, Feuillus, Résineux, Habitations, Rochers et Neige sont d'ailleurs significativement différents ($t > 4,46$; d.d.l. = 13 ; $p < 0,001$) ; seuls Herbes et Eau ne le sont pas. Au-dessus, il y a disparition progressive de l'élément ligneux arbustes, buissons), au profit de la strate herbacée (pelouses alpines : niveaux X et XI) puis minérale (sous-étage nival, niveaux XII à XIV). En dessous, un continuum est observé, mais il recèle une autre césure physionomique, plus qualitative que quantitative : des niveaux I à V (600 à 1 350 mètres), limite des feuillus, souvent ouverts ; des niveaux VI à IX (1 350 à 2 100 mètres), limite des boisements (résineux) plus fermés.

Cette organisation est certes pilotée par l'altitude (via la température et la durée de la saison végétative), mais de manière "discrète", semi continue (sinon franchement discontinue) : pas plus que les dates n'expliquent (à elles seules) l'histoire, pas davantage l'altitude n'explique l'étagement biologique de manière linéaire, ni même univoque.

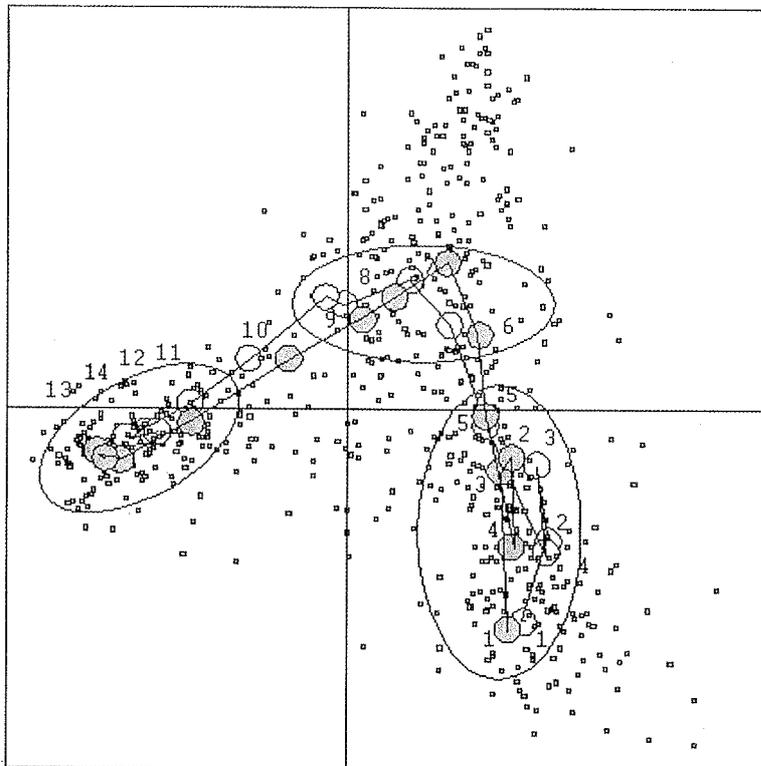


Figure 12. Superposition du résultat d'analyses multivariées (A.C.M., plan F_1 - F_2) de l'étagement biocénotique respectivement basées sur les relevés ornithologiques (cercles gris : moyennes par niveaux) et sur les relevés mésologiques (cercles blancs : moyennes par niveaux).

CONCLUSION

Ce qui frappe donc, dans l'ensemble des figures de structure obtenues, est la parenté des formes générales. Il n'est pas besoin de rechercher dans un ensemble de données ou chez l'une d'entre elles (composition avifaunistique, traits biologiques - voir à la suite - ou paramètres de milieu) des composantes communes ; elles s'imposent d'elles-mêmes et doivent donc se voir directement dans les données. Il y a "pré-adaptation mutuelle". En d'autres termes, l'avifaune épouse le milieu et rend donc compte de celui-ci ; à l'inverse, et corrélativement, le milieu ne peut appeler que les espèces localement "disponibles" (compte tenu de l'histoire des peuplements, particulièrement importante dans le milieu alpestre, suite aux phénomènes glaciaires et post-glaciaires, très actifs à l'échelle géologique).

Reste à traiter de la validité du profil "AB" proposé à l'issue de notre mise au point préliminaire (voir article précédent : Étagement de l'avifaune / Ph. Lebreton et I. Girard). Sous nos latitudes et hors influence humaine, des boisements climaciques seraient naturellement présents de la plaine à la lande subalpine, de densités et de diversités comparables, quelles que soient les essences ligneuses considérées (dans cette double hypothèse, l'altitude de cette lande serait plus élevée de quelque 300 mètres, mais cela ne change rien au raisonnement). Une offre sensiblement uniforme de niches écologiques serait ainsi offerte aux espèces animales, avant la rupture entre étages subalpin et alpin ; l'amplitude des espèces (Pinson, Pouillot véloce, etc.) ou leurs vicariances (Mésanges noire, boréale et huppée prenant le relais des Mésanges charbonnière, nonnette et bleue, etc.) font que le jeu des compensations lisse la courbe de richesse de bas en haut. La variante A_0B , "verticale", serait alors justifiée.

Mais, en vertu de la loi des écotones ("effet de lisière"), on pourrait aussi s'attendre à un "bourelet de richesse" au niveau médian (variante A_1B , convexe), compte tenu du caractère mixte de l'étage montagnard. Le phénomène paraît néanmoins de portée restreinte : sur 51 espèces forestières de l'avifaune alpestre potentielle, pas moins de 31 sont ubiquistes, si bien que 2 espèces seulement séparent les richesses des forêts feuillues et résineuses (41 +/- 1 espèces *vs* 51 au maximum en milieu montagnard médian). Les richesses réelles, observées aux niveaux I-II (collinéen), III-VI (montagnard) et VII-X (subalpin) du présent transect confirment le propos (tableau XV).

	Richesse totale	Richesse stationnelle
Sous-étage collinéen	43.5 +/- 8.2	14.1 +/- 0.5
Étage montagnard	44.5 +/- 2.1	13.8 +/- 1.2
Étage subalpin (*)	34.5 +/- 5.4	9.0 +/- 2.1
(*) Fortement pénalisé par le niveau X (richesse totale 28, richesse stationnelle 6,4), niveau de transition englobant la lande subalpine.		

Tableau XV. Étagement de la richesse avienne (avifaune alpestre potentielle)

Pour autant on ne peut oublier - pour les niveaux inférieurs du montagnard - l'existence des oiseaux bocagers (= arbustifs et arborés semi-ouverts), au nombre de 27 dans la liste potentielle. Bien que quelques oiseaux, relativement indifférents à l'ouverture de la végétation boisée (comme le Pinson), puissent relever des deux avifaunes, il est évident que les gains bocagers éventuels peuvent compenser des pertes forestières, et réciproquement, sans qu'il soit vraiment possible de les chiffrer. Dans le cas de gains nets, on aboutirait à un profil de type A_1B , à un profil de type A_2B dans l'hypothèse inverse. D'une manière plus générale, il semble plus éclairant de s'interroger sur ce qui peut entraîner enrichissement ou appauvrissement à partir des formations végétales climaciques. L'Homme est en cause, bien entendu (il est le principal responsable de la transformation de la forêt en bocage et même, au-delà, en prairies et cultures), mais également le facteur eau, en plus ou en moins. En revenant au modèle général A_0B , deux cas de figure peuvent alors se présenter.

I - Près du littoral ou des estuaires, la présence de zones humides et des espèces originales associées est un évident facteur d'enrichissement. Nul doute que sur un transect Camargue / Ventoux la richesse soit maximale aux basses cotes, d'où un profil A_2B ; à l'inverse, un profil Crau / Ventoux, s'il connaît aux basses cotes des espèces très originales (Ganga, Crécerellette, etc.), est de type A_1B dans la mesure où font alors défaut la plupart des oiseaux arboricoles. Plus au sud encore, le schéma est poussé à la caricature, comme en témoigne la courbe très "bossue" tracée par BARREAU *et al.* (1987) (*cf.* fig.2 de l'article précédent : Étagement de l'avifaune / Ph. Lebreton et I. Girard) pour l'avifaune du Maroc, du Haouz au Toubkal, où l'Homme et la sécheresse conjuguent leurs effets dévastateurs. Dans les zones arides, la sécheresse joue d'ailleurs le même rôle que le froid en montagne en limitant l'expression végétale, d'où la convergence paysagère des "steppes" de plaine et d'altitude ; ne subsistent alors plus que les oiseaux les mieux adaptés, que l'on retrouvera *pro parte* dans un troisième milieu unistratifié, créé par l'Homme : les cultures fourragères ou céréalières ; Alouettes et Pipits sont présents, et les Outardes viennent alors renforcer ou relayer les Galliformes de plaine (Perdrix, Caille).

À des cotes plus élevées bien que restant modestes, l'Homme est traditionnellement intervenu, comme déjà évoqué. Une élimination modérée du couvert boisé - dans un système équilibré de type *ager / silva / saltus* - est certainement bénéfique : les espèces les plus arboricoles subsistent en nombre, sinon en effectifs, tandis qu'augmentent les oiseaux du bocage et des buissons (Carduélins, Laniidés, Embéridés) et qu'apparaissent des rupicoles (Hirondelles, Rougequeue noir) et des praticoles (Alouettes, Perdrix). L'Homme est alors un incontestable facteur de diversification des milieux et de leurs hôtes, ce qui n'exclut pas certains "effets pervers" locaux, dus à sa surpopulation et à certaines pratiques. Plus précisément, soumis aux contraintes climatiques, l'agriculteur traditionnel s'installait et aménageait surtout les adrets, d'où une couverture forestière résiduelle plus importante et plus "naturelle" en ubac ; le bilan pouvait être alors négatif, nonobstant l'apport des oiseaux anthropophiles pris au sens large (y compris les commensaux des cultures). Peut-être est-ce pour cette raison, conjuguée à une moindre disponibilité hydrique, que la courbe des versants sud présentée par l'Atlas de Suisse est de type A_1B , de type A_2B pour les versants nord.

À noter que les effets parfois contradictoires de la déprise rurale sur la biodiversité relèvent de la même problématique. L'impact de l'homme traditionnel sur la richesse avienne a certainement été positif en adret, le bocage, les cultures, voire les habitations étant favorables à nombre d'espèces (bruants, moineaux, hirondelles, etc.) sinon vraiment à leurs effectifs (dénichage, piégeage, surchasse) ou à leurs milieux (assèchements de zones humides). À l'inverse, en forêt, on peut citer des peuplements pluricentennaires longtemps inaccessibles, aujourd'hui menacés non seulement en surface mais en qualité (dérangement, diminution d'habitat pour les espèces lignicoles et cavernicoles de coléoptères et d'oiseaux). Quant à l'Homme moderne, "aménageur intensif", son impact est très généralement négatif car régressif, notamment lorsqu'il pousse l'ouverture des milieux à son terme en éliminant toute végétation (zones urbanisées et industrialisées) ou en la remplaçant par des monocultures artificielles, monotones et denses ; la biodiversité chute alors nettement, sauf micro-espaces conservés, volontairement ou non, à titre de réserves à caractère "prothésique".

II - En ce qui concerne la branche supérieure "B" de la courbe de richesse, les données deviennent aléatoires. Certes, en Vanoise, aucune espèce ne niche régulièrement au-delà de 3 000 mètres : le mode de raccordement à l'axe vertical n'est donc pas vraiment asymptotique, mais il est impossible de définir une cote à partir de laquelle toute avifaune disparaîtrait. Plusieurs espèces (hors transect, nidifications prouvées ou probables : Chocard, 3 570 m ; Niverolle, 3 300 m ; Accenteur alpin, 3 180 m ; Rougequeue noir, 3 130 m ; Tichodrome, 3 060 m ; Crave, 3 060 m ; Traquet motteux, 3 050 m. LEBRUN *in* LEBRETON *et al.*, 2000) poussent occasionnellement plus haut que les limites du transect (2 880 m), au cours duquel une seule station (sur 377) s'est révélée dépourvue d'oiseau après 20 minutes d'observation. Un profil B_2 "pseudo-asymptotique", semble donc le plus plausible, rencontré d'ailleurs 5 fois sur 9 dans la littérature (*cf.* 1^{ère} partie). Le profil le plus général pourrait donc être A_0B_2 , A restant fortement soumis, en plus ou en moins, aux paramètres humains locaux.

Un schéma relationnel est présenté (fig. 13), résumant les interactions des divers phénomènes qui, à partir de la température considérée comme facteur limitant principal de l'écosystème, peuvent expliquer en montagne la diminution de richesse altitudinale. Sans être quantitatif (le serait-il que l'extrapolation à d'autres montagnes n'en serait pas facilitée), il présente au moins le mérite de souligner les traits décisifs de l'organisation des écosystèmes d'altitude, où l'oiseau tient un rôle reconnu d'indicateur écologique à moyenne échelle. Une telle représentation peut en outre avoir l'utilité de permettre de prévoir les conséquences d'aménagements et celles du réchauffement climatique.

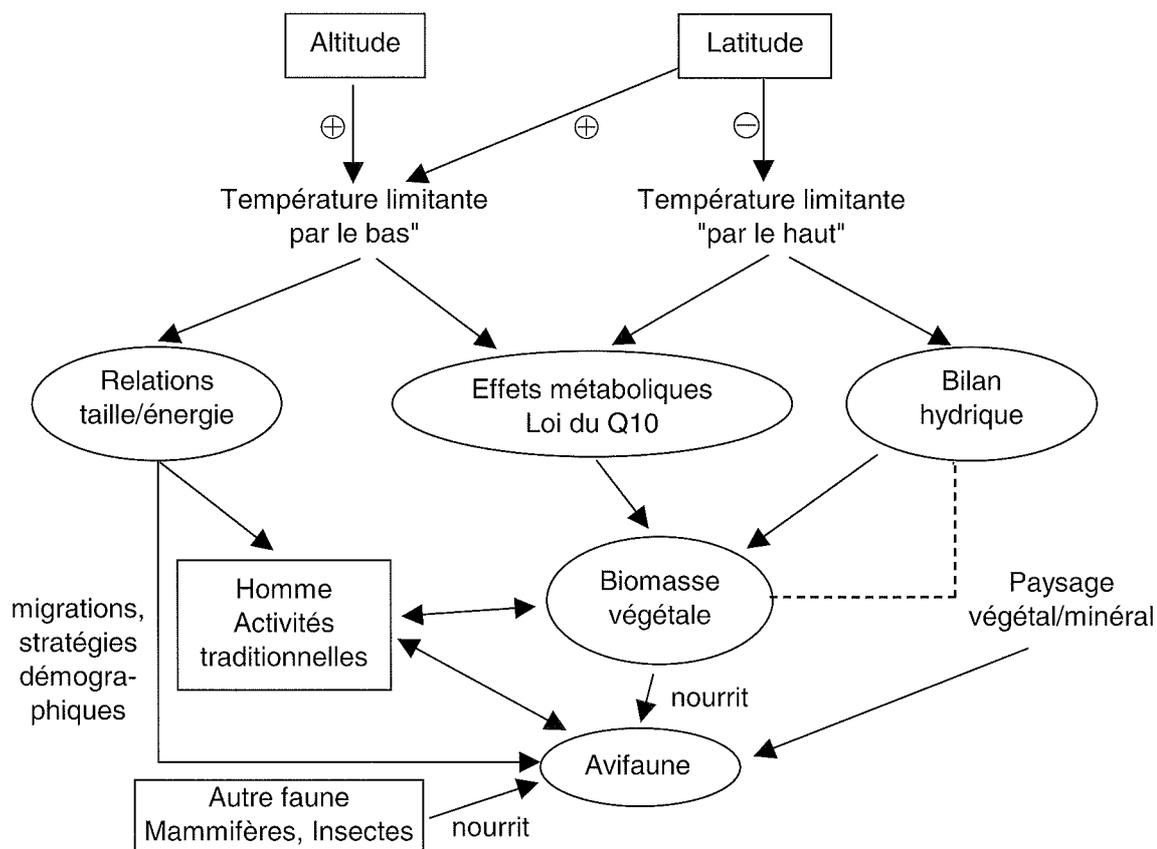


Figure 13. Schéma relationnel reliant avifaune et paramètres biologiques et mésologiques en montagne

Si la physionomie paysagère - végétale et minérale, naturelle ou anthropique - apparaît primordiale pour expliquer la richesse avienne et ses variations altitudinales, elle ne fait que renvoyer au mécanisme d'étagement de la végétation, dont la propre formalisation reste qualitative. En outre, on se gardera d'exclure d'autres phénomènes, qui peuvent venir s'ajouter au premier en le modulant ou même en le déterminant : si le paysage végétal s'appauvrit en altitude, c'est évidemment en application de la loi thermo-métabolique énoncée *ab initio*. C'est bien le raccourcissement de la durée de saison végétative qui pénalise progressivement la productivité, donc le nombre et le remplissage des strates, avec passage décisif à la seule strate herbacée au-delà de 2 100 mètres environ. Si l'appel à la théorie insulaire a paru discutable (eu égard aux entorses constatées pour les biomasses), celle relative aux effets de surfaces ne peut être écartée, au moins qualitativement : même à aire étudiée égale, les grosses espèces ont en effet de plus grands territoires à exploiter pour y trouver les proies ou déchets supports de leur métabolisme ; alors qu'un km² de forêt peut abriter 100 couples de Pinson des arbres, un couple d'Aigle royal doit disposer d'un territoire de l'ordre de 100 km². La raréfaction altitudinale (inter- ou intra-spécifique) pourrait donc y trouver une raison complémentaire, artéfactuelle car méthodologique (*cf.* ci-dessus).

Enfin, le milieu ne peut accueillir que les espèces localement disponibles, dotées de traits biologiques écologiquement convenables dont la prise en compte (l'avifaune vue "de l'intérieur") complètera le tableau dans une dialectique pleinement écologique, confrontant l'être vivant à son milieu.

Remerciements. Nous remercions vivement Daniel CHESSEL (Laboratoire de biométrie et biologie évolutive de l'université Lyon I) pour son aide patiente et documentée dans le traitement et l'exploitation de certaines de nos données.

BIBLIOGRAPHIE

- AFFRE (G.) ET AFFRE (L.), 1980. Distribution altitudinale des oiseaux dans l'Est des Pyrénées françaises. *Ois. rev. fr. Ornith.*, 50 : 1-22.
- BARREAU (D.), BERGIER (P.) ET LESNEL (L.), 1987. L'avifaune de l'Oukaïmedem, 2 200-3 600 m (Haut-Atlas, Maroc). *Ois. rev. fr. Ornith.*, 57 : 307-367.
- BLONDEL (J.), 1975. L'analyse des peuplements d'oiseaux, élément d'un diagnostic écologique. I. La méthode des échantillonnages fréquentiels progressifs (E.F.P.). *La Terre et la vie*, 29 : 533-589.
- BLONDEL (J.), 1978. L'avifaune du Mont-Ventoux. Essai de synthèse ornithologique. *La Terre et la vie*, suppl. 1978 : 111-145.
- BLONDEL (J.), 1979. *Biogéographie et écologie*. Paris : Masson. 173 p. (Collection d'écologie ; 15).
- BLONDEL (J.), 1986. *Biogéographie évolutive*. Paris : Masson, 221 p. (Collection d'écologie ; 20).
- 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.) ET FROCHOT (B.), 1976. Caractères généraux de l'avifaune corse ; effets de l'insularité et influence de l'homme sur son évolution. *Bull. soc. hist. nat. Corse*, n° 619-620 : 163-74.
- BROYER (J.), LEBRETON (Ph.) ET TOURNIER (H.), 1983 - Étude de l'avifaune du Parc national de la Vanoise. IX Les enseignements d'un transect ornithologique en Maurienne. *Trav. sci. Parc natl. Vanoise*, XIII : 183-210.
- EMBERGER (L.), 1971. Considérations sur les genres de la flore marocaine. Dans : *Travaux de botanique et d'écologie : recueil de textes extraits pour la plupart de diverses revues et publications 1930-1968, choisis et présentés par les soins d'un groupe de ses amis et élèves à l'occasion de son jubilé scientifique*. Paris : Masson. p. 183-190.
- FERRY (C.) et FROCHOT (B.), 1990. Bird communities of the forests of Burgundy and the Jura, in : *Biogeography and ecology of forest bird communities* / A. KEAST Edit., Acad. Publish., The Hague, Netherlands. p. 183-195.
- FRAMARIN (F.), 1996. *Gli uccelli del Gran Paradiso*. Turin : Eda. 175 p.
- GAUSSEN (H.), 1955. *Montagnes : la vie aux hautes altitudes*. Paris : Horizons de France., 270 p.
- GENSAC (P.), 1987. La conservation du patrimoine biologique et l'aménagement touristique de la haute montagne. *Bull. écol.*, 18, p. 464.
- GREENWOOD (J. J. D.), GREGORY (R. D.), HARRIS (S.), MORRIS (P. A.) et YALDEN (D. W.), 1996. Relations between abundance, body size and species number in British birds and mammals. *Philos. trans.- R. Soc. Series B*, 351 : 265-278.

- KARR (J. R.) et ROTH (R. R.), 1971. Vegetation Structure and avian diversity in several New World areas. *Am. nat.*, 105, n° 945 : 423-435.
- LEBRETON (Ph.), 1979. Analyse et synthèse de l'écosystème dombiste, à partir de son avifaune nidificatrice. *Bièvre (CORA)*, 1 : 27-44.
- LEBRETON (Ph.), 1998. Biodiversité et écologie : quelques réflexions théoriques et pratiques. *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, 67 : 86-94.
- LEBRETON (Ph.), TOURNIER (H.) et LEBRETON (J.-D.), 1976 - Recherches d'ordre quantitatif sur les oiseaux forestiers de Vanoise. *Trav. sci. Parc natl. Vanoise*, VII : 163-243.
- LEBRETON (Ph.) et LEDANT (J.-P.), 1980. Remarques d'ordre biogéographique et écologique sur l'avifaune méditerranéenne. *Vie et Milieu*, 30 : 195-208.
- LEBRETON (Ph.) et BROYER (J.), 1981. Contribution à l'étude des relations avifaune / altitude. I. Au niveau de la région Rhône-Alpes. *Ois. rev. fr. Ornith.*, 51 : 265-285.
- LEBRETON (Ph.), BROYER (J.) et PONT (B.), 1987 - L'avifaune des boisements résineux du Haut-Beaujolais. Relations structurales Végétation / Avifaune. *Revue d'écologie. (la Terre et la vie)*, suppl. 4 : 71-81.
- LEBRETON (Ph.) et CHOISY (J.-P.), 1991. Incidences avifaunistiques des aménagements forestiers : substitutions *Quercus / Pinus* en milieu sub-méditerranéen. *Bull. écol.*, 22 : 213-220.
- LEBRETON (Ph.) et MURACCIOLE (M.), 1999. Contribution chimiotaxonomique à l'étude de l'endémisme des conifères de Corse. *Bull. soc. hist. nat. Corse*, n° 686-687 : 165-196.
- LEBRETON (Ph.), LEBRUN (Ph.), MARTINOT (J.-P.), MIQUET (A.) et TOURNIER (H.), 2000. Approche écologique de l'avifaune de Vanoise. *Trav. sci. Parc natl. Vanoise*, XXI : 5-304.
- LUMARET (J.-P.) et STIERNET (N.), 1990. Inventaire et distribution des Coléoptères scarabéidés coprophages dans le massif de la Vanoise. *Trav. sci. Parc natl. Vanoise*, XVII : 193-228.
- OZENDA (P.), 1994. *Végétation du continent européen*. Lausanne : Delachaux et Niestlé. 271 p.
- OZENDA (P.) et BORREL (J.-L.), 2003. The Alpine Vegetation of the Alps. *Ecolog. Studies*, 167, 3.4. : 53-64.
- PIANKA (E. R.), 1988. *Evolutionary Ecology*. New York : Harper and Row, Publis. 468 p.
- RAHBEK (C.), 1995. The elevational gradient of species richness : a uniform pattern. *Ecography*, 18 : 200-205.
- RAHBEK (C.), 1997. The relationship among area, elevation, and regional species richness in neotropical birds. *Am. nat.*, 149 : 875-902.
- REBOUD (Ch.) et FROCHOT (B.), 1998. Gradient d'altitude de la richesse spécifique des oiseaux : utilisation de données partielles du nouvel atlas des oiseaux nicheurs de la région Rhône-Alpes. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 123 : 361-372.
- RECHER (H. F.), 1969. Bird species diversity and habitat diversity in Australia and North America. *Am. nat.*, 103 : 75-80.
- ROTEBERRY (J.T.), 1978. Components of avian diversity along a multifactorial climatic gradient. *Ecology*, 59 : 693-699.
- SCHIFFERLI (A.), GEROUDET (P.) et WINKLER (R.), 1980. *Atlas des Oiseaux nicheurs de Suisse*. Sempach, Suisse : Station ornithologique/Schweizerische Vogelwarte. 462 p.
- SCHMID (H.), LUDER (R.), NAEF-DAENZER (B.), GRAF (R.) et ZBINDEN (N.), 1998 - *Atlas des oiseaux nicheurs de Suisse*. Sempach, Suisse : Station ornithologique/Schweizerische Vogelwarte. 574 p.
- STEVENS (G. C.), 1992. The elevational gradient in altitudinal range : an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *Am. nat.*, 140 : 893-911.
- TER BORGH (J.), 1977. Bird species diversity on an Andean elevational gradient. *Ecology*, 58 : 1007-1019.
- THIOLLAY (J.-J.), 1980. L'évolution des peuplements d'oiseaux le long d'un gradient altitudinal dans l'Himalaya central. *Revue d'écologie. (la Terre et la vie)*, 34 : 199-269.
- THIOULOUSE (J.) et CHESSEL (D.), 1992. A method for reciprocal scaling of species tolerance and sample diversity. *Ecology*, 73 : 670-680.
- THIOULOUSE (J.), CHESSEL (D.), DOLEDEC (S.) et OLIVIER J.-M., 1997. ADE-4 : a multivariate analysis and graphical display software. *Statist. Comput.*, 7 : 75-83.
- TOURNIER (H.) et LEBRETON (Ph.), 1979. Étude synécologique des milieux humides savoyards et de leur avifaune. *La Terre et la vie*, 33 : 275-305.
- WARTMANN (B.) et FURRER (R.-K.), 1977 et 1978. Zur Struktur der Avifauna eines Alpenteales entlang des Höhengradienten. *Ornithol. Beob.*, I. Veränderungen zur Brutzeit, 1977, 74 : 137-160. II. Ökologische Gilden, 1978, 75 : 1-9.

LE RÔLE DES CARACTÈRES BIOLOGIQUES DANS L'ÉTAGEMENT DE L'AVIFAUNE EN MONTAGNE

par Philippe LEBRETON¹

Résumé. En montagne, on observe une diminution altitudinale du nombre des espèces d'oiseaux, attribuée à la simplification progressive des milieux, boisés à herbacés puis minéraux. Cette approche fait davantage appel à la notion de "paysage" qu'à celle de "ressources". Pour autant, l'avifaune nidificatrice doit présenter des caractères biologiques (comportements alimentaire, reproducteur et migratoire) cohérents avec les possibilités offertes (température saisonnière, sites de nourriture et de nidification). Un transect ornithologique réalisé en Vanoise tente de faire la part de ces divers facteurs.

Cinq types nutritionnels sont reconnus, d'insectivore intégral à omnivore / carnivore. Un paramètre déterminant est constitué par la taille (= biomasse individuelle), qui détermine le comportement migratoire via l'équilibre thermo-énergétique. Les plus grosses espèces sont a priori favorisées pour peupler les plus hauts niveaux, et leur nombre systématiquement réduit peut justifier la baisse altitudinale de la richesse avienne.

En fait, plus que de parler de "causes" et de "conséquences", une approche systémique paraît nécessaire, où chaque phénomène doit être vu à la fois comme cause et comme effet, dans un schéma où caractères de milieu et caractères biologiques doivent présenter des cohérences réciproques. En cela diffèrent étages boisés et alpin, le second plus simple et plus contraignant que les premiers.

Mots clés : Montagne, avifaune ; nourriture et taille ; stratégies démographiques et migratoires ; syndrome d'étagement biocénotique.

Biological traits of Birdlife in Mountain Environment

Abstract. The higher the elevation in mountain areas, the lower the number of bird species. This is generally attributed to a progressive simplification from a wooded to a grassed then a mineral environment. This approach calls more on the notion of "landscape" than on that of "resources". For all that, nest building birds must present biological traits (body size, feeding, breeding and migratory behaviours) that are consistent with the possibilities offered (seasonal temperatures, feeding and nesting sites). An ornithological transect conducted in Vanoise attempts to take these diverse factors into consideration.

Five nutritional types are recognised, from exclusive insectivores to omnivores / carnivores. A crucial parameter is size (= individual biomass) which determines migratory behaviour via the heat-energy balance. The larger species are in principle more suitable for inhabiting the highest reaches, and their systematically lower numbers can explain the elevation-related reduction in birdlife richness. In fact, rather than talk of "causes" and "consequences", a systemic approach would appear to be necessary where each phenomenon is viewed both as a cause and an effect in a system where environmental characters and biological traits must present reciprocal consistencies. As that in different wooded and alpine tiers, with the latter being more simple and more constraining than the former.

Key words : Mountain, birdlife, size and feed, demographic and migratory strategies, biocenotic tiering syndrome.

INTRODUCTION

La diminution altitudinale du nombre des espèces d'oiseaux est un phénomène largement reconnu auquel des explications écologiques peut-être un peu rapides ont été apportées : baisse de la température entraînant rigueurs climatiques, d'où réduction (plus graduée que graduelle) du volume végétal, conformément à la notion d'étage bioclimatique de végétation (OZENDA, 1994). En revanche, bien que l'on ait une bonne connaissance des caractères biologiques (ou "biocaractères") des oiseaux de montagne, très rares sont les travaux ayant envisagé leur intégration au niveau biocénotique, les auteurs se limitant à des approches monospécifiques des relations biote / biotope. Un précédent travail a permis de montrer comment la dénivellation s'accompagne d'un syndrome avifaunistique "biomasse / rareté / originalité / sédentarité" (LEBRETON *et al.*, 2000 : 287-295). Nous ajouterons ici le régime alimentaire, très rarement abordé dans la littérature : en 1977, TER BORGH remarquait à propos d'un transect ornithologique dans les Andes, : "*The number of insectivores decreased 5.2 fold from the bottom to the top of the gradient, frugivores decreased by a factor of 2.3, and nectarivores showed no change*".

¹ - Conseil scientifique du Parc national de la Vanoise, B.P. 705, F- 73007 Chambéry Cedex
Travail en partie publié dans : *Rév. écol (La Terre et la Vie)*, 2006, Vol. 61 : 69-92.

Les mécanismes par lesquels l'avifaune est adaptée au milieu sont de deux ordres, "externe" et "interne". Dans le premier cas, il s'agit des paramètres mésologiques (le milieu), dans le second des caractères biologiques (l'oiseau) : taille et démographie, nourriture et comportement migratoire, sites de nourrissage et de nidification. Les deux peuvent être en relation causale directe (*cf.* relation taille / frilosité) ou évoluer, parallèlement ou non, en fonction de l'altitude ou des facteurs (physiques et vivants) qui lui sont liés. Une première question concerne l'existence de relations entre les biocaractères eux-mêmes, liés aux mécanismes physiologiques les sous-tendant (si bien que toutes les combinaisons à priori possibles de caractères n'existent pas, et que certaines sont privilégiées ou même redondantes) ; la deuxième est relative à une éventuelle typologie nutritionnelle, déduite des catégories alimentaires reconnues ; la troisième doit s'attacher à reconnaître les liens pouvant exister entre ces caractères ou ces types biologiques et les paramètres de milieu, liés ou non à l'altitude : la biologie de l'avifaune évolue-elle de manière significative le long du gradient altitudinal ? Une situation de terrain permettra d'aborder ces questions.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les informations mésologiques ou biologiques utilisées dans ce travail mais non précisées à la suite sont tirées de notre connaissance du contexte local de la Vanoise (LEBRETON *et al.*, 2000) ; les relations avifaune / milieu paysager sont approfondies par ailleurs.

1. MATÉRIEL AVIFAUNISTIQUE ET MÉSOLOGIQUE

Un cortège avifaunistique de 98 espèces a été constitué par la technique des E.F.P. (Echantillonnage fréquentiel progressif ; BLONDEL, 1975) sur un ensemble de 376 points d'écoute : on dresse la liste (qualitative) des oiseaux présents en un milieu donné par écoute de 20 mn en un point fixe. Les relevés ont été conduits entre le 15 mai et le 15 juillet (1980 et 1982), coeur de la saison de nidification locale, sur le territoire de 10 communes de Tarentaise (Savoie, zone périphérique du Parc national de la Vanoise, France), par 8 observateurs du Groupe ornithologique savoyard (Centre ornithologique Rhône-Alpes).

Les stations d'écoute s'inscrivent au centre et aux angles de quadrilatères contigus d'un centigrade de côtés (rectangles de 1000 m en latitude et 700 m en longitude), sur une surface totale de *ca* 100 km² ; étagées de 640 à 2 880 mètres, elles couvrent ainsi du sous-étage collinéen au sous-étage nival. L'altitude est notée et les stations réparties en niveaux successifs (I à XIV) de 150 mètres, respectant les coupures locales des étages de végétation (600-900 m = sous-étage collinéen ; 900-1 500 m = étage montagnard ; 1 500-2 100 m = étage subalpin ; > 2 100 m = étage alpin-nival). L'échantillonnage est bien stratifié, avec une moyenne de 27 stations (écart-type 5) par niveau.

Le paysage physique est décrit par l'importance de l'élément rocheux (4 classes de présence) et des habitations (3 modalités), la présence d'eau libre (2 modalités), le recouvrement nival (3 classes de recouvrement), la pente (5 classes). Le paysage végétal est décrit par le recouvrement de la strate arborée (h > 8 m) (3 modalités pour les feuillus, 4 pour les résineux), de la strate arbustive (h = 2-8 m) (3 modalités pour les feuillus, 2 pour les résineux), de la strate buissonnante (h = 0,5-2 m) (4 modalités pour les feuillus, 2 pour les résineux) et de la strate herbacée (h < 0,5 m) (4 modalités).

2. CARACTÈRES BIOLOGIQUES

L'information biologique, tirée pour l'essentiel de GEROUDET et CUISIN (1998), est consignée dans 6 blocs de variables à formats particuliers. Pour chaque espèce², on note :

a/ La taille (biomasse individuelle, variable à 5 modalités). 1 = biomasse inférieure ou égale à 15 g. 2 = 16-25 g. 3 = 26-80 g. 4 = 81-250 g. 5 = plus de 250 g ; l'échelle est donc géométrique, de raison proche de 3 pour les biomasses (en moyenne 10, 20, 50, 150 et 500 g), de raison 2 pour les biomasses consommantes ($BC = B^{0,7}$, en moyenne 5, 10, 20, 50 et 100 g). L'échantillonnage est le suivant : 24 / 27 / 20 / 15 / 12 espèces. Pour certains traitements, une classe de très grosse taille (> 750 g) est prise en considération.

b/ L'investissement reproductif (rapport de la masse de la ponte à celle de la pondeuse, variable à 6 modalités). 1 = investissement inférieur ou égal à 30 %. 2 = intervalle 31-40 %. 3 = 41-50 %. 4 = 51-60 %. 5 = 61-80 %. 6 = plus de 80 %. L'échantillonnage est le suivant : 18 / 22 / 19 / 11 / 13 / 15 espèces.

c/ Le régime alimentaire (distribution de fréquences à 5 catégories). La somme des 5 colonnes vaut 100. Inv. = Invertébrés. Vert. = Vertébrés. Déch. = Déchets et cadavres. Vég. = Ressources végétales permanentes (graines + bourgeons + aiguilles de résineux et feuilles d'éricacées). Fru. = Ressources végétales saisonnières (baies et fruits).

d/ Le statut migratoire (date moyenne d'arrivée sur le site, en jours à partir du 1er janvier, variable à 5 modalités). Sédent. = présence ou arrivée avant le jour 51 (= 20 février). Migr.1 = arrivée dans l'intervalle 51-70. Migr.2 = intervalle 71-90. Migr.3 = intervalle 91-110. Migr.4 = arrivée après le jour 110 (= 20 avril). L'échantillonnage est le suivant : 36 / 14 / 13 / 19 / 16 espèces.

e/ Le site de prise de nourriture (distribution de fréquences à 4 catégories). La somme des 4 colonnes vaut 100. Air = alimentation en vol. Frond. = dans la frondaison. Tronc = sur les troncs et branches. Sol = au sol (sol, roche, eau).

f/ Le site de nidification (distribution de fréquences à 4 catégories). La somme des 4 colonnes vaut 100. Frond. = nidification dans la frondaison. Tronc = sur les troncs. Roc = dans les parois et cavités. Sol = au sol.

Le tableau I (p.214-215) rassemble ces diverses données pour chacune des 98 espèces², classées par altitude moyenne croissante (de bas en haut) dans le transect.

² - Chaque espèce est codée par l'initiale de son nom scientifique de genre et les deux premières lettres de son nom d'espèce, par exemple "Mal" pour *Motacilla alba*, la Bergeronnette grise.

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

Espèces	Code espèce	Nombre	Alimentation	Site alimentaire	Site nidification	A	B	C	Cote (m)
Tichodrome	<i>Tmu</i>	1	100 0 0 0 0	0 0 0 100	0 0 100 0	2	3	2	2 750
Niverolle alpine	<i>Mni</i>	16	50 0 0 50 0	0 0 0 100	0 0 100 0	3	3	1	2 466
Lagopède alpin	<i>Lmu</i>	2	25 0 0 75 0	0 0 0 100	0 0 0 100	5	2	1	2 465
Accenteur alpin	<i>Pcl</i>	50	50 0 0 50 0	0 0 0 100	0 0 50 50	3	2	1	2 450
Chocard bec jaune	<i>Pgr</i>	46	50 0 25 0 25	0 0 0 100	0 0 100 0	4	1	1	2 351
Crave bec rouge	<i>Ppx</i>	17	67 0 0 33 0	0 0 0 100	0 0 100 0	5	1	1	2 347
Traquet motteux	<i>Ooe</i>	29	67 0 0 0 33	33 0 0 67	0 0 100 0	3	4	4	2 297
Merle de roche	<i>Msa</i>	4	67 0 0 0 33	0 0 0 100	0 0 100 0	2	2	5	2 250
Aigle royal	<i>Acb</i>	2	0 67 33 0 0	0 0 0 100	0 0 100 0	5	1	1	2 235
Pipit spioncelle	<i>Asp</i>	127	100 0 0 0 0	0 0 0 100	0 0 0 100	2	3	3	2 199
Cincla	<i>Ccl</i>	2	100 0 0 0 0	0 0 0 100	0 0 100 0	3	5	1	2 025
Cassenoix	<i>Nca</i>	13	0 0 0 100 0	0 50 0 50	100 0 0 0	4	1	1	1 967
Rougequeue noir	<i>Poc</i>	119	67 0 0 0 33	33 0 0 67	0 0 100 0	2	5	3	1 928
Grand Corbeau	<i>Ccx</i>	10	22 22 22 11 22	0 0 0 100	0 0 100 0	5	1	1	1 913
Fauv. babillarde	<i>Scu</i>	6	100 0 0 0 0	0 100 0 0	100 0 0 0	1	4	5	1 875
Merle à plastron	<i>Tto</i>	67	50 0 0 0 50	50 0 0 50	100 0 0 0	4	2	3	1 867
Sizerin flammé	<i>Afl</i>	41	33 0 0 67 0	0 100 0 0	100 0 0 0	1	2	1	1 838
Alouette champs	<i>Aar</i>	43	50 0 0 50 0	0 0 0 100	0 0 0 100	3	2	4	1 760
Venturon	<i>Cct</i>	30	0 0 0 100 0	0 33 67 0	100 0 0 0	1	3	2	1 735
Acc. mouchet	<i>Pmd</i>	108	33 0 0 67 0	0 0 0 100	100 0 0 0	2	3	4	1 721
Beccroisé	<i>Lcu</i>	48	33 0 0 67 0	0 100 0 0	100 0 0 0	3	2	1	1 713
Linotte	<i>Aca</i>	51	0 0 0 100 0	0 33 0 67	100 0 0 0	2	3	4	1 666
Verderolle	<i>Apa</i>	8	67 0 0 0 33	0 100 0 0	100 0 0 0	1	5	5	1 613
Tétras lyre	<i>Lte</i>	1	17 0 0 50 33	0 0 0 100	0 0 0 100	5	1	1	1 550
Hirondelle de rochers	<i>Hrp</i>	5	100 0 0 0 0	100 0 0 0	0 0 100 0	2	3	2	1 545
Troglodyte	<i>Ttr</i>	92	100 0 0 0 0	0 33 0 67	33 0 67 0	1	6	2	1 538
Berg. ruisseaux	<i>Mci</i>	1	100 0 0 0 0	33 0 0 67	0 0 100 0	2	3	2	1 535
Mésange huppée	<i>Per</i>	41	67 0 0 33 0	0 67 33 0	33 0 67 0	1	5	1	1 524
Bondrée apivore	<i>Pap</i>	3	100 0 0 0 0	0 0 0 100	100 0 0 0	5	1	5	1 522
Pigeon ramier	<i>Cpl</i>	3	0 0 0 67 33	33 0 0 67	100 0 0 0	5	1	3	1 513
Grimp. des bois	<i>Cfa</i>	17	100 0 0 0 0	0 0 100 0	0 0 100 0	1	6	1	1 487
Roitelet huppé	<i>Rre</i>	47	100 0 0 0 0	0 100 0 0	100 0 0 0	1	6	1	1 486
Mésange boréale	<i>Pmo</i>	65	67 0 0 33 0	0 67 0 33	0 67 33 0	1	6	1	1 476
Pic noir	<i>Dmt</i>	3	67 0 0 0 33	0 0 33 6 7	0 100 0 0	5	1	1	1 475
Grive draine	<i>Tvi</i>	54	50 0 0 0 50	33 0 0 67	100 0 0 0	4	1	2	1 467
Faucon crécerelle	<i>Fti</i>	18	33 67 0 0 0	33 0 0 67	0 50 50 0	4	3	2	1 450
Bouvreuil	<i>Ppy</i>	66	0 0 0 100 0	0 67 0 33	100 0 0 0	2	4	2	1 432
Caille des blés	<i>Cct</i>	4	33 0 0 67 0	0 0 0 100	0 0 0 100	4	6	5	1 430
Mésange noire	<i>Pat</i>	113	50 0 0 50 0	0 50 25 25	0 33 67 0	1	6	1	1 420
Choucas	<i>Cmo</i>	3	29 0 14 29 29	0 0 0 100	0 0 100 0	4	1	1	1 410
Fauvette des jardins	<i>Sbo</i>	89	50 0 0 0 50	0 100 0 0	100 0 0 0	2	4	5	1 405
Pouillot véloce	<i>Pco</i>	79	67 0 0 33 0	0 100 0 0	67 0 0 33	1	6	3	1 404
Rougegorge	<i>Eru</i>	99	67 0 0 33 0	33 0 0 67	0 0 33 67	2	6	3	1 401
Grive litorne	<i>Tpi</i>	44	50 0 0 0 50	33 0 0 67	100 0 0 0	4	2	1	1 394
Grive musicienne	<i>Tph</i>	44	67 0 0 0 33	33 0 0 67	100 0 0 0	3	2	3	1 388
Tarier des prés	<i>Sru</i>	71	100 0 0 0 0	50 0 0 50	0 0 0 100	2	5	5	1 377
Hirondelle de fenêtre	<i>Dur</i>	16	100 0 0 0 0	100 0 0 0	0 0 100 0	2	3	4	1 369
Epervier	<i>Ani</i>	4	0 100 0 0 0	50 50 0 0	100 0 0 0	4	2	1	1 350
Pinson	<i>Fco</i>	215	33 0 0 67 0	0 33 0 67	100 0 0 0	2	2	2	1 340
Roitelet à triple bandeau	<i>Rig</i>	31	100 0 0 0 0	0 100 0 0	100 0 0 0	1	6	4	1 304
Coucou gris	<i>Cca</i>	59	100 0 0 0 0	0 100 0 0	50 0 0 50	4	2	5	1 298

Tableau I. Ensemble des données avifaunistiques

Espèces	Code espèce	Nombre	Alimentation	Site alimentaire	Site nidification	A	B	C	Cote (m)
Pipit des arbres	<i>Atr</i>	111	100 0 0 0 0	0 0 0 100	0 0 0 100	2	3	4	1 272
Bruant jaune	<i>Ect</i>	15	33 0 0 67 0	0 0 0 100	50 0 0 50	3	2	2	1 225
Bruant fou	<i>Eci</i>	33	33 0 0 67 0	0 0 0 100	33 0 67 0	2	4	3	1 202
Mésange à longue queue	<i>Acd</i>	4	100 0 0 0 0	0 100 0 0	100 0 0 0	1	6	1	1 200
Buse variable	<i>Bbu</i>	7	25 50 25 0 0	0 0 0 100	100 0 0 0	5	1	1	1 189
Bergeronnette grise	<i>Mal</i>	37	100 0 0 0 0	33 0 0 67	0 0 100 0	2	4	2	1 186
Merle noir	<i>Tmu</i>	143	50 0 0 0 50	33 0 0 67	100 0 0 0	4	1	2	1 176
Milan noir	<i>Mmi</i>	3	25 25 50 0 0	0 0 0 100	100 0 0 0	5	1	4	1 153
Gobemouche gris	<i>Mst</i>	6	67 0 0 0 33	100 0 0 0	0 0 100 0	2	4	5	1 150
Cornelle noire	<i>Ccr</i>	91	20 20 20 20 20	0 0 0 100	100 0 0 0	5	1	5	1 146
Pic épeiche	<i>Dmj</i>	28	50 0 0 50 0	0 0 100 0	0 100 0 0	4	2	1	1 141
Chardonneret	<i>Cca</i>	70	0 0 0 100 0	0 100 0 0	100 0 0 0	2	3	3	1 112
Pic épeichette	<i>Dmi</i>	1	100 0 0 0 0	0 100 0 0	0 100 0 0	2	5	1	1 090
Pouillot Bonelli	<i>Pbo</i>	31	100 0 0 0 0	0 100 0 0	0 0 0 100	1	5	5	1 077
Geai des chênes	<i>Ggl</i>	21	25 25 0 0 50	0 50 0 50	100 0 0 0	4	1	1	1 075
Fauvette à tête noire	<i>Sat</i>	106	50 0 0 0 50	0 100 0 0	100 0 0 0	2	4	4	1 070
Alouette lulu	<i>Lar</i>	5	67 0 0 33 0	0 0 0 100	0 0 0 100	3	3	3	1 065
Bruant ortolan	<i>Ebo</i>	33	33 0 0 67 0	0 0 0 100	0 100 0 0	2	3	5	1 034
Martinet noir	<i>Aap</i>	67	100 0 0 0 0	100 0 0 0	0 0 100 0	3	1	5	1 022
Hirondelle de cheminée	<i>Hru</i>	24	100 0 0 0 0	100 0 0 0	0 0 100 0	2	3	4	1 019
Moineau domestique	<i>Pdo</i>	28	25 0 0 50 25	0 33 0 67	0 0 100 0	3	3	1	1 018
Pic vert	<i>Pvi</i>	11	100 0 0 0 0	0 0 33 67	0 100 0 0	4	1	1	1 007
Sittelle torchepot	<i>Seu</i>	40	50 0 0 50 0	0 0 100 0	25 25 50 0	2	5	1	1 001
Mésange nonnette	<i>Ppa</i>	20	33 0 0 67 0	0 67 0 33	0 50 50 0	1	6	1	998
Pie-grièche écorcheur	<i>Lco</i>	39	50 25 0 0 25	20 40 0 40	100 0 0 0	3	4	4	990
Rougequeue front blanc	<i>Pph</i>	21	67 0 0 0 33	50 0 0 50	0 0 100 0	1	5	4	968
Grimpereau des jardins	<i>Cbr</i>	20	100 0 0 0 0	0 0 100 0	0 0 100 0	1	6	1	960
Mésange bleue	<i>Pce</i>	35	67 0 0 33 0	0 100 0 0	0 33 67 0	1	6	1	958
Mésange charbonnière	<i>Pma</i>	91	40 0 0 20 40	0 67 33 0	0 33 67 0	2	6	1	957
Etourneau	<i>Suu</i>	60	40 0 0 20 40	0 33 0 67	0 50 50 0	4	3	3	940
Pouillot siffleur	<i>Psi</i>	2	100 0 0 0 0	0 100 0 0	0 0 0 100	1	5	4	935
Gobemouche noir	<i>Fhy</i>	5	67 0 0 0 33	33 33 0 33	0 0 100 0	1	5	4	915
Moineau friquet	<i>Pmt</i>	3	50 0 0 50 0	0 33 0 67	0 0 100 0	2	3	1	912
Serin cini	<i>Sca</i>	9	0 0 0 100 0	0 33 0 67	100 0 0 0	1	2	3	908
Torcol	<i>Jto</i>	29	100 0 0 0 0	0 0 33 67	0 67 33 0	3	5	4	903
Fauvette grisette	<i>Sco</i>	6	67 0 0 0 33	0 100 0 0	100 0 0 0	1	5	6	900
Pouillot fitis	<i>Ptr</i>	1	67 0 0 0 33	0 100 0 0	0 0 0 100	1	6	5	880
Bruant zizi	<i>Ecl</i>	7	33 0 0 67 0	0 0 0 100	100 0 0 0	2	3	4	868
Grosbec	<i>Cco</i>	6	33 0 0 67 0	0 67 0 33	100 0 0 0	3	2	3	850
Pie bavarde	<i>Ppi</i>	1	25 25 13 25 13	50 0 50 0	100 0 0 0	4	2	1	840
Huppe	<i>Uep</i>	6	100 0 0 0 0	0 0 0 100	0 50 50 0	3	2	4	825
Rossignol	<i>Lme</i>	27	67 0 0 0 33	33 0 0 67	50 0 0 50	2	4	5	775
Loriot	<i>Oor</i>	2	50 0 0 0 50	0 100 0 0	100 0 0 0	3	2	5	771
Tarier pâtre	<i>Sto</i>	1	100 0 0 0 0	67 0 0 33	0 0 0 100	1	5	4	770
Canard colvert	<i>Apl</i>	2	50 0 0 50 0	0 0 0 100	0 33 0 67	5	4	2	765
Verdier	<i>Cch</i>	8	0 0 0 67 33	0 50 0 50	100 0 0 0	3	2	2	750
Bruant proyer	<i>Mca</i>	1	33 0 0 67 0	0 33 0 67	50 0 0 50	3	2	3	730

Liste des espèces présentes et de leurs caractères biologiques (codification dans le texte).

A = classe de taille. **B** = classe de stratégie démographique. **C** = classe de migration.

Tableau I. Ensemble des données avifaunistiques (suite et fin)

Deux autres biocaractères peuvent être ajoutés : la fréquence spécifique (l'espèce est-elle rare ou fréquente ?) et l'amplitude altitudinale (l'espèce est-elle ubiquiste ou sténoque ?). La première est traduite par l'importance numérique de l'espèce, ramenée ou non au total des observations, au nombre de 3 444 (= fréquence interspécifique) ; la seconde, qui rend compte de la largeur de la niche écologique dans sa dimension altitudinale et / ou thermique, est traduite par le nombre de sous-étages (= tranches de 300 m, au nombre de 7) occupés par chaque espèce, indépendamment du nombre d'observations. Définies pour chaque espèce, fréquence et amplitude peuvent être intégrées à l'échelle avifaunistique (niveaux altitudinaux, groupes nutritionnels, classes de taille, etc.).

Ces deux notions sont en partie liées : une espèce largement distribuée a peu de chance d'être rare, globalement parlant ; inversement, une espèce présente à un seul niveau - comme le Lagopède - a peu de chances d'être commune. Il existe néanmoins des oiseaux de forte amplitude altitudinale, comme la Linotte ou le Coucou (présents dans 7 et 6 sous-étages respectivement), dont les effectifs globaux (51 et 59 citations respectivement) ne sont guère plus importants que ceux d'espèces d'amplitude moyenne ou faible, comme l'Accenteur alpin et le Chocard (3 sous-étages, respectivement 50 et 46 observations).

RÉSULTATS

Les 6 caractères biologiques n'ont pas a priori le même statut : pour les 3 premiers (régime alimentaire, sites d'alimentation et de nidification), un lien avec l'altitude est quasiment certain (on ne trouvera pas d'espèces vivant ordinairement dans le feuillage à des niveaux dépourvus d'arbres, sauf quelques gros Turdidés marginaux) ; en revanche, les 3 derniers traits (taille, investissement reproducteur, statut migratoire) ne sont pas aussi directement liés à l'altitude, sinon par le biais plus subtil de l'équilibre thermo-énergétique.

1. RELATIONS ENTRE CARACTÈRES BIOLOGIQUES

Les corrélations (linéaires simples) obtenues à partir de la matrice générale des biocaractères des 98 espèces mettent en évidence diverses relations dont certaines seulement étaient évidentes a priori (tabl. II). Des relations analogues sont obtenues en prenant en compte les valeurs réelles (altitude en mètres, biomasse en grammes ou biomasse consommante, etc.) et non seulement les valeurs exprimées par classes, ou bien encore les valeurs déduites de l'ensemble des 376 stations et non pas de la liste des 98 espèces.

	Biomasse spécifique	Stratégie démogr.	Comport. migratoire	Fréquence spécifique	Altitude moyenne	Consommation		
						invert.	baies	graines
Biomasse	x	***	*	**	NS	***	(*)	NS
Stratégie	- 0.765	x	(*)	*	(*)	***	NS	NS
Migration	- 0.239	+ 0.172	x	NS	*	**	(*)	**
Fréquence	- 0.271	+ 0.240	+ 0.060	x	NS	NS	NS	NS
Altitude	+0.144	- 0.176	- 0.213	+ 0.069	x	NS	NS	NS
Invertébrés	- 0.373	+ 0.398	+ 0.266	+ 0.022	+ 0.012	x	NS	***
Baies	+ 0.170	- 0.120	+ 0.178	+ 0.087	- 0.064	- 0.156	x	**
Graines	+0.009	- 0.142	- 0.229	+ 0.042	+ 0.027	- 0.703	- 0.317	x

Pour d.d.l. = 96, p < 0.001 pour r > 0.329 *** ; p < 0.01 pour r > 0.260 **
 p < 0.05 pour r > 0.199 * ; p < 0.10 pour r > 0.167(*)

Tableau II. Corrélations entre caractères biologiques

Pour la biomasse, une très forte relation existe avec l'investissement reproducteur (d'autant que la première figure en dénominateur du second), ce qui ne fait qu'étendre à la montagne la validité de la notion de stratégies démographiques K et r ; on relève une bonne relation avec la migration et la biomasse, ce qui indique - compte tenu des signes - que les grosses espèces sont plus sédentaires et moins riches en individus que les petites (du coup, les stratégies r sont plus fréquents dans le contexte que les stratégies K). Pour la migration, on vient de voir que les petites espèces sont plus migratrices que les grosses. On doit évoquer ici la "loi des surfaces corporelles", auxquelles sont liées les déperditions thermiques, alors que la production calorifique est liée au volume, c'est à dire à la biomasse ; d'où la notion de biomasse consommante et la plus grande frilosité des petites espèces. L'aptitude migratrice est le seul caractère biologique qui soit lié (négativement) à l'altitude : les espèces alticoles sont moins migratrices que celles des niveaux inférieurs (sylvatiques). Pour les régimes alimentaires, le problème réclame quelques développements.

2. TYPOLOGIE NUTRITIONNELLE

Le premier constat est celui d'un très fort antagonisme entre les consommations d'invertébrés et de graines ($r = -0.703$, $p < 0.001$) ; certes, il y a là forte redondance, ces deux catégories nutritionnelles comptant pour les trois quarts des ressources (51 et 25 % respectivement) : un insectivore intégral, comme l'Hirondelle de cheminée, ne consomme évidemment pas de graines. Mais les graines s'opposent également aux baies (11 % des ressources ; $r = -0.317$, $p < 0.002$) si bien que s'affrontent ainsi ressources transitoires (invertébrés et baies, en belle saison) et permanentes (aux graines et feuilles s'ajoutent pour l'essentiel déchets et vertébrés).

On définira donc un indice de "permanence alimentaire" (somme des 3 dernières catégories de ressources rapportée à l'ensemble) qui, fort logiquement (fig.1), s'oppose à la somme invertébrés + baies. En outre - et là commencent vraiment les relations biologiques fonctionnelles - cette permanence alimentaire est corrélée à la biomasse ($r = +0.269$; $p = 0.007$, **) : les plus grosses espèces (Corvidés, Tétrionidés, Rapaces, etc.) consomment graines, feuilles, déchets et vertébrés, plutôt qu'invertébrés et baies, dévolus aux Hirondelles et aux Pouillots, petits passereaux (tabl. III et fig. 2). De plus, à cette permanence alimentaire est logiquement liée une permanence de l'avifaune elle même (indice migratoire / permanence alimentaire, $r = -0.343$, $p < 0.001$, ***), elle même dépendante de la biomasse (indice migratoire / biomasse : $r = -0.239$, $p = 0.017$, *). La loi des surfaces réapparaît sans ambiguïté.

	Biomasse spécifique	Stratégie démogr.	Comport. migratoire	Fréquence spécifique	Altitude moyenne	Consommation		
						invert.	baies	graines
Permanence alimentaire	+ 0.269 **	- 0.317 **	- 0.343 ***	- 0.063 NS	+ 0.023 NS	- 0.871 ***	- 0.349 ***	+ 0.824 ***

Tableau III. Corrélations entre caractères biologiques et permanence alimentaire

Cette opposition insectivores / granivores liée à la permanence alimentaire débouche sur la définition de types nutritionnels permettant de scinder l'avifaune en groupes éco-physiologiques fonctionnels. Une classification hiérarchique ascendante des régimes alimentaires reconnaît 8 sous-ensembles élémentaires concernant 87 des 98 espèces (tabl. IV).

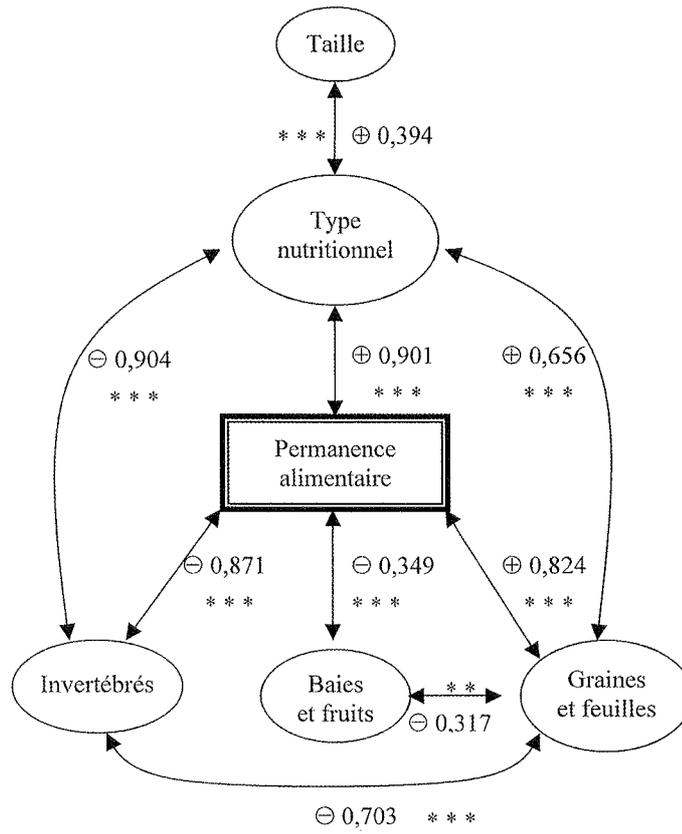


Figure 1. Corrélations entre permanence et régime alimentaires

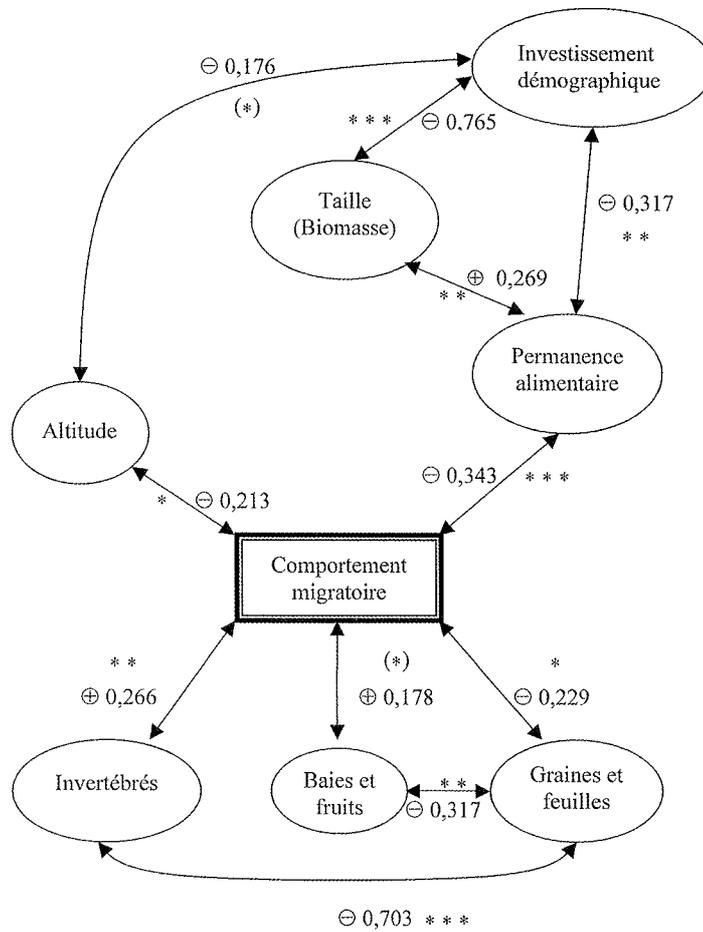


Figure 2. Corrélations entre comportements migratoire et alimentaire

		I n v e r t é b r é s				
Végétaux		A 100 % n = 27	B1 67 % n = 12	B2 50 % n = 7		
	baies	0 %	33 %	50 %		
		-	-	-		
	graines		C1 33 % n = 7 67 %	C2 50 % n = 8 50 %	D1 67 % n = 12 33 %	D2 100 % n = 6 0 %
		I n v e r t é b r é s				

Le sous-ensemble **E** (non représenté dans le tableau) compte 7 espèces sur 9 se nourrissant (pour partie) de déchets et cadavres, et 8 espèces se nourrissant (pour partie) de vertébrés.

Tableau IV. Définition des sous-ensembles nutritionnels

Le regroupement deux à deux de six de ces sous-ensembles (par exemple les insectivores granivores C1 + C2) et le rattachement des 11 autres espèces aux sous-ensembles opportuns (par exemple, Mésange charbonnière aux insectivores baccivores, ou Choucas aux omnivores) permettent de proposer 5 types nutritionnels aux régimes moyens ci-dessous définis (somme des colonnes ; tabl. V).

Type nutritionnel Ressource	Insectivores stricts A (n=27)	Insectivores baccivores B (n=23)	Insectivores granivores C (n=15)	Granivores dominants D (n=24)	Omnivores + carnivores E (n=9)
Invertébrés	1.000	0.580	0.579	0.203	0.199
Baies et fruits	-	0.381	-	0.052	0.093
Graines et feuilles	-	0.017	0.421	0.735	0.093
Déchets et cadavres	-	0.011	-	-	0.197
Vertébrés	-	0.011	-	0.010	0.418
Diversité alimentaire (selon SHANNON et WEAVER)	0.00	1.23	0.98	1.08	2.09

Tableau V. Types nutritionnels et régimes alimentaires (lecture verticale)

Le premier type compte 27 espèces (Hirondelles, Roitelets, Grimpereaux, Motacillidés, etc.), insectivores strictes. Le deuxième type regroupe 23 espèces (la plupart des Turdidés et Sylviidés, Gobemouches, etc.), insectivores baccivores. Le troisième type compte 15 espèces (la plupart des Mésanges, les Alouettes, le Moineau friquet et la Niverolle, etc.), insectivores granivores. Le quatrième type, avec 24 espèces, regroupe - outre les deux Tétracidés, "folivores" (Lagopède et Tétrasyre) - la quasi totalité des Fringilles et des Bruants, granivores dominants. Le dernier type ne compte que 9 espèces (les 5 Rapaces et 4 Corvidés). De toute évidence, ces types nutritionnels ont un fondement systématique. À partir des mêmes données, on peut calculer la contribution de chaque type nutritionnel à l'exploitation totale des ressources (somme des rangées ; tabl. VI). La diagonalisation du tableau légitime la typologie proposée.

Type nutritionnel / Ressource	Insectivores stricts A (n=27)	Insectivores baccivores B (n=23)	Insectivores granivores C (n=15)	Granivores dominants D (n=24)	Omnivores + carnivores E (n=9)
Invertébrés	39 %	23 %	23 %	8 %	8 %
Baies	-	72 %	-	10 %	18 %
Graines	-	1 %	33 %	58 %	7 %
Déchets	-	5 %	-	-	95 %
Vertébrés	-	3 %	-	2 %	95 %

Tableau VI. Types nutritionnels et exploitation des ressources (lecture horizontale)

En outre, pour chaque type peuvent être calculés, à partir des espèces aviennes constitutives, les valeurs moyennes d'autres caractères biologiques comme taille et comportement migratoire ; rapportée au tableau général, cette typification confirme les corrélations entre catégories éco-physiologiques et caractères biologiques (cf. tabl. VII).

Type nutritionnel / Caractères biologiques	Insectivores stricts A (n=27)	Insectivores baccivores B (n=23)	Insectivores granivores C (n=15)	Granivores dominants D (n=24)	Omnivores + carnivores E (n=9)
Biomasse spécifique	2.04 (1.09) 41 g (BC = 13.4)	2.61(1.20) 54 g (BC = 16.3)	2.47 (1.41) 76 g (BC = 20.6)	2.71 (1.27) 87 g (BC = 23.0)	4.56 (0.53) 800 g (BC = 107)
Investissement démographique	3.85 (1.70) 60 %	3.39 (1.67) 51 %	4.00 (1.81) 63 %	2.63 (1.34) 42 %	1.44 (0.73) 24 %
Comportement migratoire (date moyenne)	3.04 (1.58) 82 j 23 mars	3.48 (1.50) 92 j 2 avril	1.67 (1.04) 54 j 23 février	2.42 (1.32) 70 j 11 mars	1.44 (1.01) 48 j 17 février
Fréquence numérique	2.70 (1.41) 31	3.26 (1.39) 44	3.40 (1.35) 42	2.79 (1.28) 35	2.00 (1.32) 15
Consommation					
Invertébrés	1.00 (0.00)	0.58 (0.10)	0.58 (0.09)	0.20 (0.15)	0.20 (0.12)
Baies	0.00 (0.00)	0.38 (0.09)	0.00 (0.00)	0.05 (0.12)	0.09 (0.12)
graines	0.00 (0.00)	0.02 (0.05)	0.42 (0.09)	0.73 (0.17)	0.09 (0.12)
Permanence trophique	0.00 (0.00)	0.04 (0.09)	0.42 (0.09)	0.74 (0.16)	0.71 (0.19)
Classe d'altitude	3.00 (1.21) 1 410 m	2.96 (1.61) 1 390 m	3.33 (1.54) 1 550 m	2.96 (1.43) 1 385 m	2.78 (1.39) 1 340 m

Tableau VII. Caractères biologiques moyens des 5 groupes nutritionnels reconnus

3. RELATIONS ENTRE TYPES NUTRITIONNELS ET AUTRES CARACTÈRES BIOLOGIQUES

On peut graduer de 1 à 5 ces types nutritionnels A à E, et rechercher des corrélations avec divers paramètres, ne serait-ce que pour éprouver le bien fondé de la notion (tabl. VIII).

	Biomasse spécifique	Stratégie démogr.	Comport. migratoire	Fréquence spécifique	Altitude moyenne	Consommation			Permanence alimentaire
						invert.	baies	graines	
Type nutritionnel (de 1 à 5)	+ 0.394 ***	- 0.369 ***	- 0.337 ***	- 0.091 NS	- 0.020 NS	- 0.904 ***	- 0.087 NS	+ 0.656 ***	+ 0.901 ***

Tableau VIII. Corrélations entre types nutritionnels et caractères biologiques

Les très fortes corrélations constatées avec la permanence alimentaire (positivement) et la consommation d'invertébrés (régime insectivore, négativement) rendent en pratique équivalentes ces trois expressions des paramètres trophiques, que l'on peut confronter aux autres biocaractères, par exemple au comportement migratoire (*cf.* fig. 2) : ainsi, ce sont bien les petites espèces, à fort investissement reproducteur, qui sont les moins sédentaires, d'autant qu'elles ont adopté un régime à base d'insectes et de baies, nourritures éminemment transitoires de belle saison (*cf.* Sylviidés).

On pourra ordonner les divers résultats de manière systémique, en les inscrivant dans un schéma où chaque paramètre, biologique ou écologique (= respectivement relatif à l'oiseau ou au milieu) est mis en relation avec d'autres, aboutissant à un réseau où chaque "case" active n'est ni cause ni conséquence, mais les deux à la fois. Ainsi n'est-il pas plus sensé de se demander si les Sylviidés doivent être migrateurs parce qu'ils sont petits, que d'écrire qu'ils sont petits parce qu'ils sont insectivores (ou l'inverse ?) ; il vaut mieux constater que les Sylviidés sont à la fois petits, insectivores et migrateurs, de manière éco-biologiquement cohérente.

DISCUSSION

1. SYNDROMES BIOLOGIQUES ET EFFETS DE TAILLE

Le profil des cinq groupes nutritionnels peut donc être complété comme suit, mettant en relief les divers syndromes biologiques existant entre taille, stratégie démographique, comportement migratoire, fréquence spécifique et régime alimentaire.

Le groupe A (insectivore strict) est constitué de petites espèces, à fort investissement parental (stratégies r), migratrices plutôt tardives et de fréquence moyenne ; il participe pour deux cinquièmes de la demande en invertébrés. Espèces types : Hirondelle de fenêtre ou Pouillot de Bonelli.

Le groupe B (insectivore baccivore) est constitué d'espèces petites à moyennes, à investissement parental moyen, migratrices tardives et de fréquence élevée ; il est responsable de près du quart de la demande en invertébrés et des trois quarts de la demande en baies et fruits. Espèces types : Fauvette des jardins ou Traquet motteux.

Le groupe C (insectivore granivore), est constitué d'espèces petites à moyennes, à investissement parental élevé, migratrices précoces et de fréquence élevée ; il est responsable du quart de la demande en invertébrés et du tiers de la demande en graines. L'amplitude altitudinale est un peu supérieure à celle des quatre autres groupes : 4.2(1.8) *vs* 3.5(1.8) (mais la différence n'est pas très significative : $t = 1.37$; d.d.l. = 96 ; $p = 0.10$). Espèces types : Mésange noire ou Rougegorge.

Le groupe D (granivore dominant) est constitué d'espèces de taille moyenne, à investissement parental plutôt faible, migratrices moyennes et de fréquence moyenne ; il est responsable de plus de la moitié de la demande en graines et feuilles. Espèces types : Pinson des arbres ou Bruant jaune.

Le groupe E (omnivore / carnivore) est constitué d'espèces de forte taille, à très faible investissement parental (stratégies K), quasi sédentaires et de faible fréquence ; il est responsable de la quasi totalité de la demande en vertébrés et déchets. Espèces types : Grand Corbeau ou Buse variable.

Ainsi, considérés à priori sans référence mésologique à la distribution des espèces, les caractères biologiques nous mettent en présence d'une avifaune, au sens pleinement fonctionnel et "désincarné" du terme, pour l'instant dégagé de l'altitude. Du type A (= 1) (insectivores stricts) au type E (= 5) (généralistes opportunistes), un double gradient de "permanence biologique" et de "stratégie démographique r / K" est notable. Dans un second temps, l'accent peut être mis sur la taille (ou biomasse), déterminant biologique à fondement systématique ; le lien nutritionnel est à nouveau souligné, ne serait-ce qu'au vu de la diagonalisation obtenue (tabl. IX).

	C l a s s e d e t a i l l e					Indice de taille
<i>Type nutritionnel</i>	1	2	3	4	5	
1 (A)	37 %	37 %	15 %	7 %	4 %	2.0 (1.1)
2 (B)	22 %	26 %	26 %	22 %	4 %	2.6 (1.2)
3 (C)	33 %	20 %	27 %	7 %	13 %	2.5 (1.4)
4 (D)	17 %	33 %	25 %	13 %	12 %	2.7 (1.3)
5 (E)	0 %	0 %	0 %	44 %	56 %	4.6 (0.5)

Tableau IX. Relations entre taille et types nutritionnels (lecture horizontale)

En tant que déterminant biologique "primaire", la taille peut être placée au centre des relations déjà signalées (fig.3), entre paramètres nutritionnels (en haut), traits de comportement (migration, stratégie démographique, au centre) et distribution (altitude, fréquence, en bas). En tout état de cause, l'altitude n'apparaît jusqu'à présent que médiocrement impliquée, mais ce facteur mésologique mérite d'être repris au cas par cas.

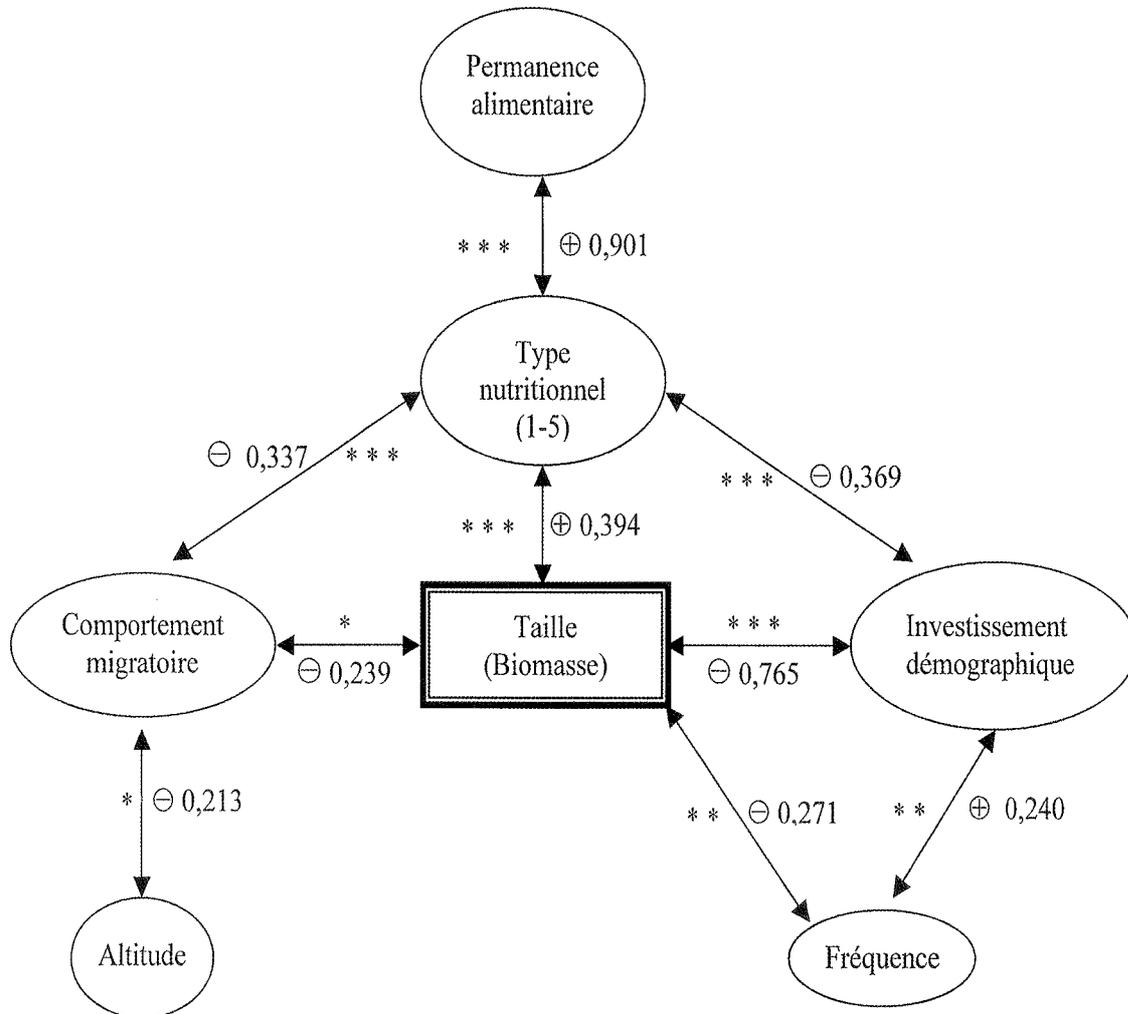


Figure 3. Corrélations entre taille et autres caractères biologiques

2. TYPOLOGIE GÉNÉRALE

Une analyse canonique portant sur l'ensemble des traits biologiques offre une image complémentaire des précédentes (fig.4, Plan F₁-F₂), obtenue par compromis entre les tableaux de traits et réalisée dans la logique d'ESCOUFIER (1973). Sur le premier axe, Pouillots et Roitelets (insectivores foliaires) s'opposent à l'Aigle et à la Buse, au Grand Corbeau et au Crave (Corvidés rupicoles), etc. : il y a à la fois opposition de taille, de sédentarité et de régime alimentaire ; sur le second axe, les Hirondelles (insectivores aériens) s'opposent à un Rapace (l'Epervier) et à d'autres Corvidés (Geai et Cassenoix, forestiers), selon une logique de même nature. La projection sur la première bissectrice est plus instructive encore, qui oppose les Insectivores (petites espèces migratrices : Hirondelles + Pouillots et Roitelets) à l'ensemble des Corvidés + Rapaces (grosses espèces pour la plupart sédentaires). De part et d'autre de la diagonale, les insectivores aériens s'opposent à ceux des frondaisons ; de même pour les Corvidés et Rapaces rupestres (Chocard, ... Aigle) par rapport à leurs homologues forestiers (Geai, ... Epervier).

Plus directement et plus globalement à la fois, la référence aux caractères spécifiques éclaire davantage ces corrélations fonctionnelles. En ce qui concerne la nourriture, on remarque le caractère tripolaire du caractère "Insectivores" (dans les angles SW, NW et E du graphe plan) que l'on peut rapprocher des classes de Taille 3, 2 et 1 (comme déjà remarqué par les Romains, *aquila non capit muscas*). Ces proies invertébrées sont recherchées dans les airs (angles SW et NE ; cf. Hirondelles et Gobemouches) et dans les frondaisons (angle E ; cf. Sylviidés). Ce sont bien les plus fortes tailles qui présentent l'image systématique la plus proche de celle fournie par le caractère "Sédentaire" (angle SW majoritaire dans les deux cas). Les oiseaux correspondants se nourrissent alors soit de déchets : Corvidés, soit de feuilles persistantes : Tétràs, Lagopède, voire de Vertébrés : Rapaces (même angle SW des graphes "Nourriture") ; ce sont là des ressources éminemment permanentes, contrairement aux Invertébrés, voire aux baies et graines, réparties plus uniformément dans l'espace systématique.

La taille est donc bien un déterminant fondamental (d'origine systématique, d'où les nuages taxonomiques = genres ou familles, ci-dessus observés), liée à deux autres paramètres au moins : l'Investissement reproducteur, la Sédentarité. Dans le premier cas, les deux plus faibles classes d'Investissement se superposent aux deux classes de forte taille, tandis que la plus forte se superpose à la classe de plus faible taille ; les corrélations avaient déjà formalisé ce point.

En fin de compte, on peut élaborer un schéma général (fig. 5), qui connaît apparemment une exception : parmi les insectivores, le plus souvent de petite taille, deux catégories sont à considérer, la seconde dérogeant à la règle générale corrélant un tel régime à des capacités (ou des obligations ...) migratoires accusées. La première comprend les Hirondelles, Pouillots et autres Gobemouches, migrateurs intégraux ; la seconde regroupe Grimpereaux et Mésanges, sédentaires marqués (chez certaines Mésanges, on connaît néanmoins, certaines années et sous climat continental, des mouvements d'automne plus ou moins ordonnés vers le sud). Une différence biologique existe néanmoins entre ces deux groupes, qui relève du site de nourrissage : les espèces du premier groupe sont des "chasseurs" de l'espace aérien ou des frondaisons, les seconds sont des corticoles ; la distinction se prolonge pour le site de reproduction, également plus pérenne pour les corticoles (Grimpereaux) et cavernicoles (Mésanges).

À partir d'une liste de 121 nicheurs alpestres potentiels (des étages montagnard supérieur à alpin), on obtient des histogrammes de taille bien distincts pour les sédentaires et les migrants (fig. 6) : bimodal assez plat dans le premier cas (61 espèces, dont 24 Non-Passereaux ; biomasse moyenne 340 g), unimodal médian pour les migrants (60 espèces, dont seulement 11 Non-Passereaux ; biomasse moyenne 130 g) (tabl. X). Des profils tout à fait comparables ont été obtenus dans le contexte faunistiquement et écologiquement bien différent de la Grande-Bretagne (GREENWOOD *et al.*, 1996), ce qui permet de généraliser la présente remarque. Un autre aspect de la variable taille est d'ordre systématique, avec de nettes différences entre Passereaux et Non-Passereaux (tabl. XI).

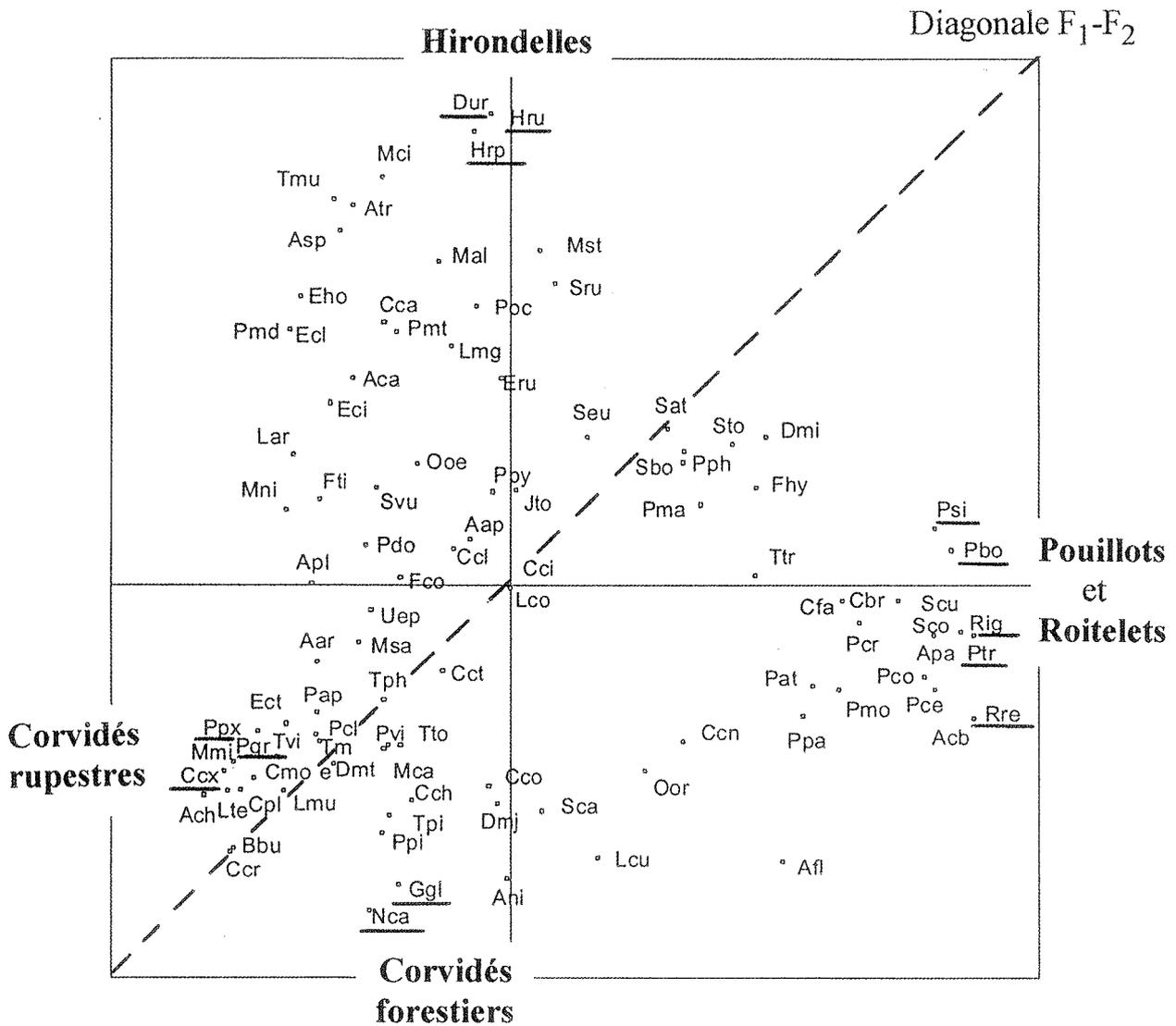


Figure 4. Analyse canonique des caractères biologiques : répartition des espèces aviennes

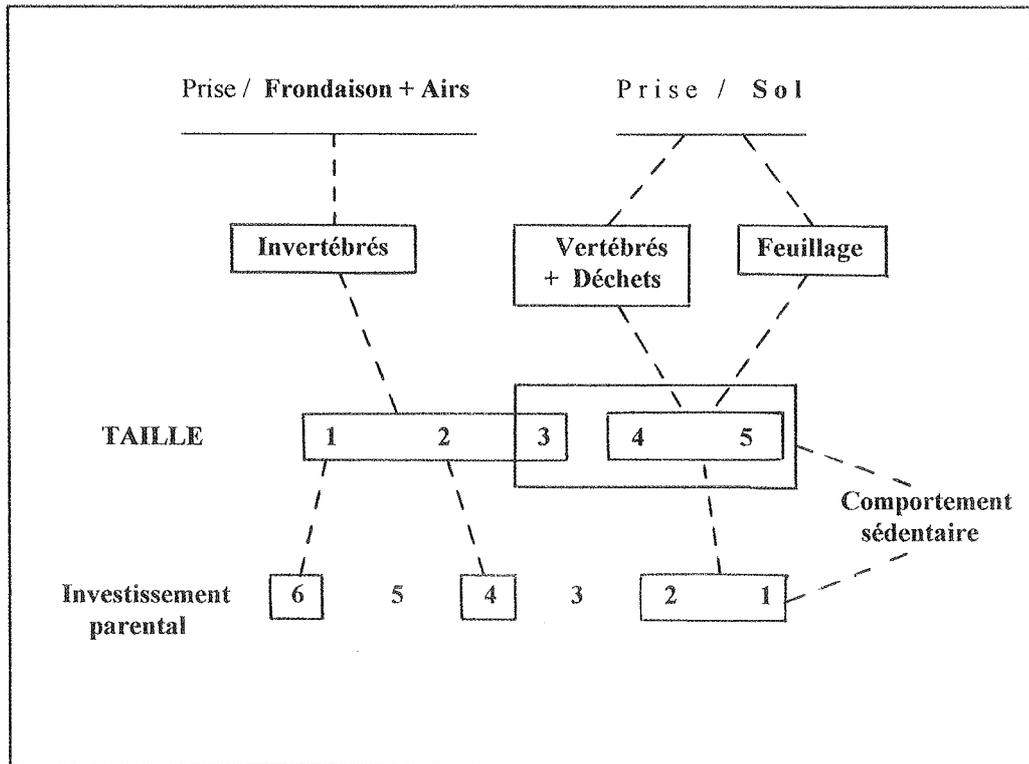


Figure 5. Relations générales entre caractères biologiques

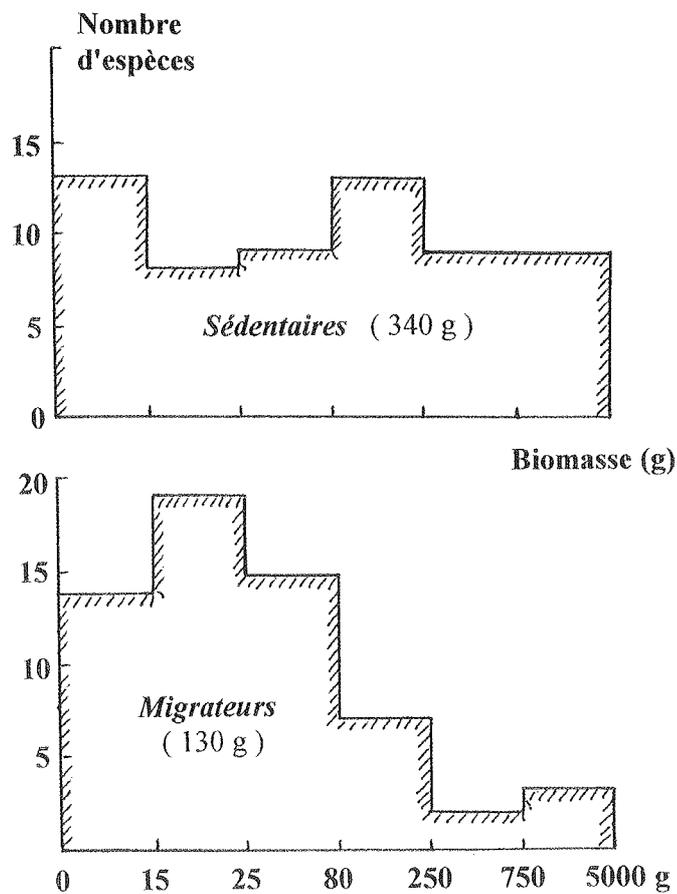


Figure 6. Histogrammes des tailles chez les oiseaux sédentaires (en haut) et migrateurs (en bas)

	Passereaux	Non-Passereaux	Total
Sédentaires dont Corvidés (n = 8) : 4,5 (390 g)	2.5 (113 g) (n = 37)	4.8 (690 g) (n = 24)	3.4 (340 g) (n = 61)
Migrateurs	2.1 (31 g) (n = 49)	4.6 (570 g) (n = 11)	2.6 (130 g) (n = 60)
Total	2.3 (66 g) (n = 86)	4.7 (650 g) (n = 35)	3.0 (190 g) (n = 121)

Tableau X. Relations taille (classe et biomasse) / systématique / catégories migratoires

Classe de taille	Non-Passereaux	Passereaux	Total
1 (< 15 g)	0 (0 %)	27 (100 %)	27
2 (16-25 g)	1 (4 %)	26 (96 %)	27
3 (26-80 g)	7 (29 %)	17 (71 %)	24
4 (81-250 g)	11 (55 %)	9 (45 %) dont 5 Corvidés	20
5 (251-750 g)	9 (82 %)	2 (18 %) dont 2 Corvidés	11) 23
6 (> 750 g)	11 (92 %)	1 (8 %) dont 1 Corvidé	12)
----- Total	----- 39 (32 %)	----- 82 (68 %)	----- 121 (100 %)

Tableau XI. Taille et systématique

3. ÉTAGEMENTS BIOLOGIQUE, FAUNISTIQUE ET MÉSOLOGIQUE

Regroupées par niveaux consécutifs de 150 mètres (fig.7), les consommations en invertébrés et en graines sont assez complémentaires : pour la première, constance (autour de 55 % du régime) jusqu'aux étages non boisés, avec augmentation au-delà (en moyenne 65 %) ; pour la seconde, croissance modérée (de 25 à 35 %) dans les étages boisés, avec chute marquée (jusqu'à 15 %) au-delà, dans l'étage alpin. Les sites d'alimentation au sol sont minoritaires (autour de 45 %) dans les étages boisés, pour augmenter fortement (jusqu'à 90 %) au-delà, conséquence logique de la réduction des strates et de l'ouverture du milieu. De même en ce qui concerne les lieux de nidification, où la présence dans les frondaisons et dans les troncs est liée à celle des arbres et arbustes (passereaux forestiers), complémentaire de celle notée dans les rochers (blocs : Rougequeue noir, Merle de roches, ou parois : Aigle, Chocard, Tichodrome) ou au sol (Lagopède, Spioncelle, Alouette des champs).

La taille diminue légèrement du sous-étage collinéen au sous-étage subalpin inférieur (passereaux forestiers), pour remonter ensuite régulièrement, et fortement (indice 2.1 à 3.0), jusqu'à l'étage nival, avec le Lagopède, l'Aigle, les Corvidés rupestres. Corrélativement, les stratégies démographiques sont de type r (investissement élevé, indice proche de 3.5) jusqu'au subalpin inférieur, pour décroître ensuite régulièrement (jusqu'à 2.6), avec prédominance du type K dans le sous-étage nival (*cf.* taille ci-dessus). Le profil altitudinal du statut migratoire est tranché, avec faible sédentarité (indice proche de 25 %) dans les étages boisés, puis nette augmentation au-delà, jusqu'à 60 % dans le sous-étage nival (Lagopède, Niverolle, etc.).

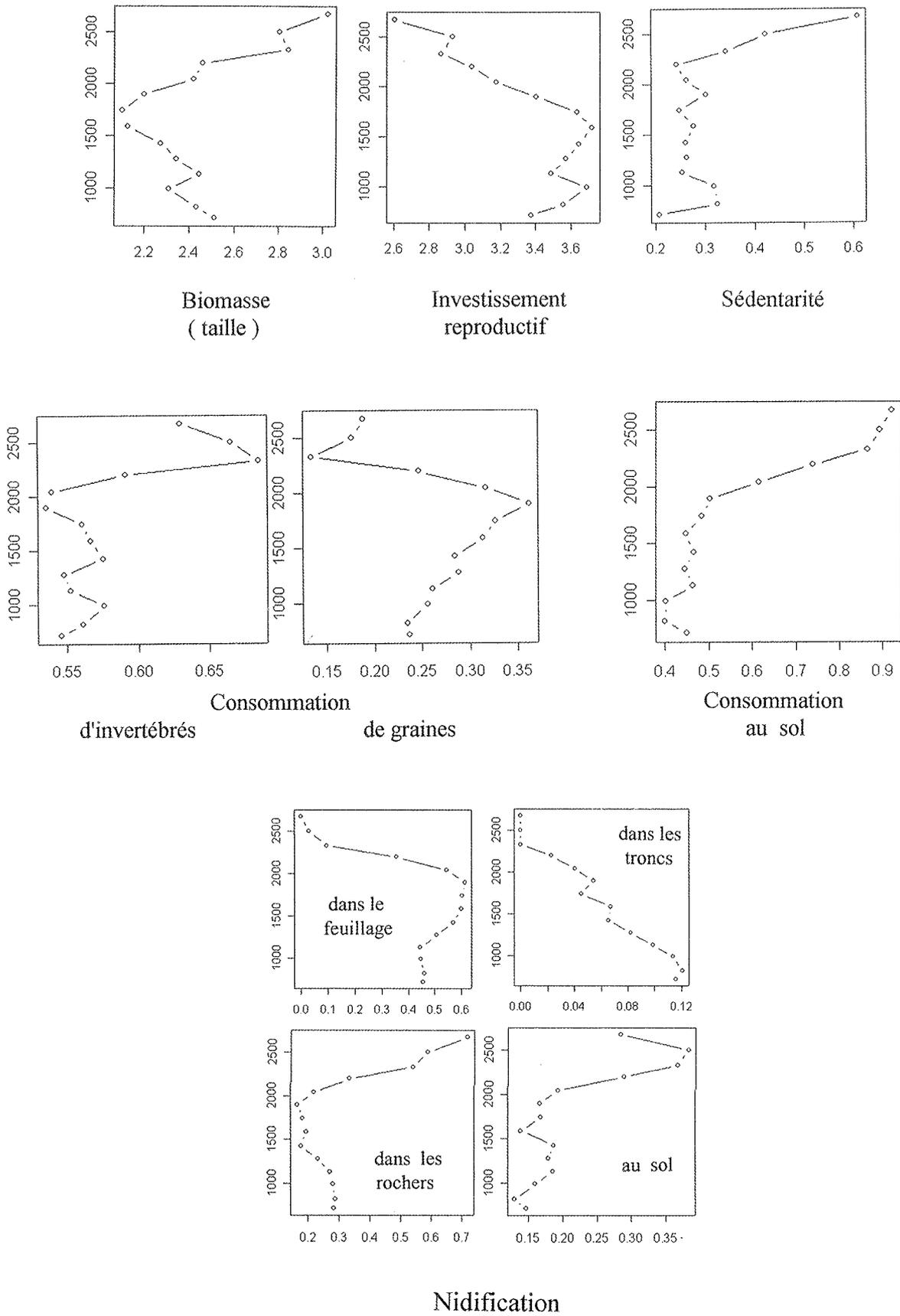


Figure 7. Évolution des traits biologiques
 En haut, taille, investissement reproductif et sédentarité ; au milieu, régimes alimentaires ; en bas sites de nidification.

L'altitude semble donc jouer ici autant sur l'avifaune de manière indirecte (via les modifications induites sur le milieu, notamment végétal) que directe (= thermique). Dans tous les cas la rupture est nette à l'articulation des étages subalpin et alpin et un modèle général se dégage, celui d'une nette rupture à l'interface étages boisés / non boisés. Pour le régime alimentaire, les lieux de ponte et le statut migratoire, la césure se produit entre les niveaux X et XI (vers 2 100 m), entre les niveaux IX et X (vers 1 950 m) pour les lieux d'alimentation et l'investissement reproductif, entre les niveaux XI et XII (vers 2 250 m) pour la taille.

Une analyse conduite sur la matrice des seuls caractères biologiques considère ceux-ci comme une variable, et leur occurrence en un endroit donné comme autant de faits élémentaires. Ce que l'avifaune dit alors de l'altitude tient au lien qui existe entre les caractères biologiques et la classe d'altitude. L'ensemble des occurrences d'une tranche d'altitude réalise un contenu biologique, caractérisé par une moyenne. À la suite on peut faire une A.C.P. centrée de chacun des tableaux et représenter sa première coordonnée (fig. 8 et 9).

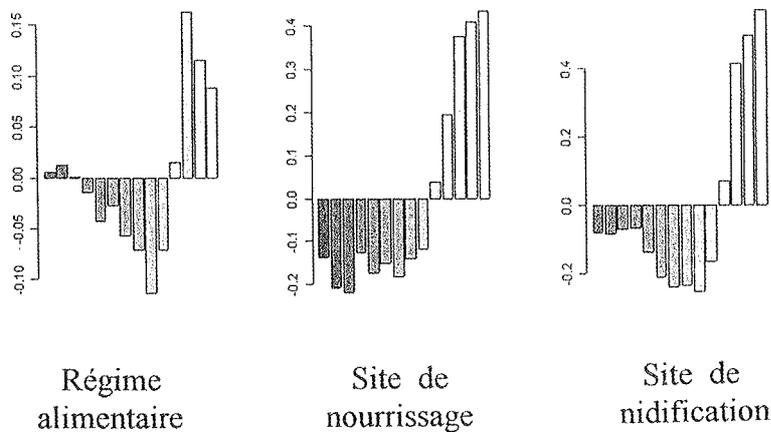


Figure 8. Étagement des caractères biologiques par niveaux successifs
a/ régime alimentaire b/ site d'alimentation c/ site de nidification

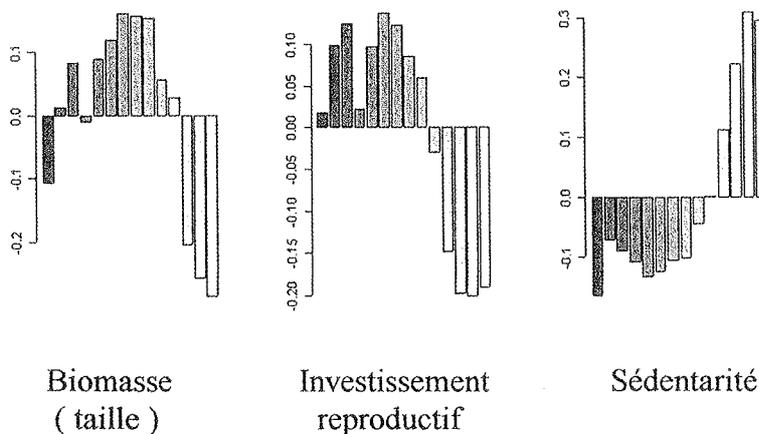


Figure 9. Étagement des caractères biologiques par niveaux successifs
a/ biomasse (taille) b/ investissement reproductif c/ statut migratoire

Les avifaunes forestières (résineuse, mixte, feuillue) sont assez homogènes pour la plupart des caractères biologiques. Dans les 4 +/- 1 niveaux supérieurs (non boisés), on observe les préférences cohérentes suivantes : nourriture recherchée au sol, nidification au sol ou en milieu rocheux, taille élevée et investissement reproducteur faible, sédentarité élevée ; l'inverse en général pour les 10 +/- 1 niveaux inférieurs (boisés), avec nidification dans la frondaison ou dans les troncs, taille moyenne à faible, et faible sédentarité. On remarque - entre autres - les comportements migratoires bien distincts des avifaunes lignicoles et alpine : dans le premier cas, une faible sédentarité laisse place à une arrivée assez étalée des migrateurs ; dans le second, une plus forte sédentarité complétée par une vague d'arrivées relativement précoces, répond sans doute au processus de déneigement. Une analyse de la répartition des diverses catégories de biocaractères dans les 3 sous-ensembles A (collinéo-montagnard), B (subalpin) et C (alpin-nival) confirme le hiatus de premier ordre séparant espaces boisés et non boisés (C *vs.* A et / ou B : 22 cas sur 25), et celui de second ordre séparant milieux majoritairement feuillus et résineux (A *vs.* B : 9 cas sur 25 seulement) (tabl.XII).

		A niveaux I - V Feuillus	A+B Boisés	B niveaux VI - X Résineux	C niveaux XI - XIV Non boisés	Différences significatives
Régimes alimentaires	Insectes	55.8 (1.3)	55.8 (1.5)	55.8 (1.5)	64.0 (3.9)	A + B / C
	Graines	25.6 (2.3)	28.8 (4.2)	32.0 (2.9)	18.8 (4.9)	C / A + B
	Baies	15.6 (2.4)	13.1 (3.2)	10.6 (1.1)	12.5 (1.3)	A / B
Sites d'alimentation	Airs	13.4 (1.9)	12.1 (2.0)	10.8 (0.8)	9.5 (1.3)	C / B + A
	Feuillage	35.2 (3.1)	35.2 (4.4)	35.2 (5.9)	4.8 (7.6)	C / B + A
	Troncs	8.2 (1.8)	5.9 (2.8)	3.6 (1.1)	0.0 (0.0)	C / B / A
	Sol	43.0 (2.8)	46.8 (6.3)	50.6 (6.7)	85.3 (7.9)	A + B / C
Sites de nidification	Feuillage	46.6 (2.5)	52.6 (6.8)	58.6 (2.5)	12.0 (16.4)	C / A / B
	Troncs	10.6 (1.7)	8.1 (3.0)	5.6 (1.3)	0.5 (1.0)	C / B / A
	Rochers	27.0 (2.3)	22.9 (4.8)	18.8 (1.9)	54.5 (16.2)	B / A / C
	Sol	16.0 (2.1)	16.6 (2.1)	17.2 (2.0)	33.0 (5.2)	A + B / C
Taille	< 15 g	18.4 (5.9)	22.8 (6.8)	27.2 (4.6)	4.0 (7.3)	C / A / B
	16-25 g	46.4 (3.6)	45.3 (3.0)	44.2 (1.9)	43.5 (7.3)	-
	26-80 g	17.0 (5.9)	13.3 (5.6)	9.6 (1.3)	29.3 (12.1)	B / A / C
	81-250 g	14.0 (1.2)	15.1 (2.3)	16.2 (2.8)	16.3 (3.0)	-
	>250 g	4.8 (0.8)	3.8 (1.5)	3.1 (2.0)	7.0 (2.2)	A + B / C
Investissement reproductif	< 50 %	51.2 (2.6)	54.2 (2.6)	57.2 (7.9)	73.5 (2.1)	A + B / C
	51-60 %	15.8 (3.4)	13.2 (4.1)	10.6 (3.0)	6.8 (2.2)	C / B + A
	61-80 %	12.0 (1.2)	10.1 (2.4)	8.2 (1.6)	17.5 (2.5)	B / A / C
	> 80 %	21.0 (5.5)	22.4 (5.1)	23.8 (4.7)	2.3 (3.9)	C / A + B
Statut migratoire	sédentaire	27.2 (4.8)	27.1 (3.4)	27.0 (2.0)	40.3 (1.6)	A + B / C
	51-70 j	20.4 (2.5)	21.8 (3.0)	23.2 (3.1)	4.3 (5.3)	C / A + B
	71-90 j	16.2 (1.1)	18.8 (4.2)	21.4 (4.7)	40.3 (7.7)	A / B / C
	91-110 j	19.8 (1.5)	19.0 (1.6)	18.2 (1.3)	12.5 (5.3)	C / B + A
	> 110 j	16.0 (3.0)	13.0 (4.1)	10.0 (2.5)	2.8 (2.5)	C / B + A

Tableau XII. Caractères biologiques de l'avifaune et césures altitudinales

L'interface subalpin supérieur / alpin *stricto sensu* (niveaux X / XI) est bien le dénominateur commun de l'ensemble des caractères biologiques, à comparer au profil déduit de la liste faunistique (fig.10). On comparera de même la typologie altitudinale déduite (par analyse en composantes principales ; fig. 11) des caractères biologiques d'une part (en haut) et de la composition faunistique d'autre part (en bas). On constate la similitude d'images pourtant obtenues indépendamment ; l'accord est tel qu'une seule des deux suffirait pour analyser l'écosystème, illustrant leur "co-structuration" ; l'analogie existe aussi avec les figures obtenues à partir des traits mésologiques.

Ce qui frappe, dans l'ensemble des figures obtenues, est la parenté des formes générales, l'omniprésence d'un profil, d'un modèle indépendant de toute approche biologique ou de toute technique statistique : évolution graduelle suivie d'une rupture assez brutale ; plus qu'un continuum entre les divers (sous-)étages bioclimatiques, il y a dichotomie entre étages boisés et étage alpin, quels que soient les paramètres retenus et nonobstant la linéarité du paramètre thermique. Ceci laisse apparaître non seulement une cohérence biologique interne déjà entrevue (relations entre taille et régime alimentaire, entre taille et statut migratoire, par exemple), mais la possibilité d'une économie d'approche dans la recherche d'un modèle général. Il n'est pas besoin de rechercher dans un ensemble de données ou chez l'une d'entre elles (caractères biologiques, composition avifaunistique, paramètres de milieu) des composantes communes ; elles s'imposent d'elles-mêmes. Il y a "pré-adaptation mutuelle". En d'autres termes, l'avifaune, par ses traits biologiques, épouse le milieu et rend compte de celui-ci ; à l'inverse, et corrélativement, le milieu ne peut appeler que les espèces localement "disponibles" (compte tenu de l'histoire des peuplements, particulièrement importante dans le milieu alpestre, suite aux phénomènes glaciaires et post-glaciaires, très actifs à l'échelle géologique).

Qu'on analyse les variables mésologiques seules, les variables faunistiques et biologiques, seules ou simultanément, on retrouve toujours le même schéma : la variable altitude n'est pas une variable "univoque". Entre 600 et 2 000 mètres, on est dans un même milieu, entre 2 000 et 2 100 mètres on change de monde définitivement ; entre ces deux sous-ensembles (I-X et XI-XIV), les paramètres de milieu Arbres, Arbustes, Buissons, Feuillus, Résineux, Habitations, Rochers et Neige sont d'ailleurs significativement différents ($t > 4.46$; d.d.l. = 13 ; $p < 0.001$) ; seuls Herbes et Eau ne le sont pas. Au dessus, il y a disparition progressive de l'élément ligneux arbustes, buissons), au profit de la strate herbacée (pelouses alpines : niveaux X et XI) puis minérale (sous-étage nival, niveaux XII à XIV). Cette remarque relative à la cassure entre étages boisés et non boisés correspond bien à la réalité observée dans la plupart des cas et au modèle général qui en découle (LEBRETON et GIRARD, 2005).

Certes, cela avait été entrevu : "*on peut donc, en simplifiant, considérer l'avifaune de montagne comme constituée de deux sous-ensembles majeurs : - celui de l'étage alpin-nival, à plus faible "investissement parental", donc à tendance démographique K ; - celui des étages boisés (et anthropisés), à tendance démographique r ; cette "taïga" sert de soubassement à la précédente toundra*" (LEBRETON *et al.*, 2000, p. 291). Encore fallait-il discuter et étayer cette proposition, qui homologue les effets de l'altitude à ceux de la latitude (*cf.* "règle de RAPOPORT", *in* STEVENS, 1992).

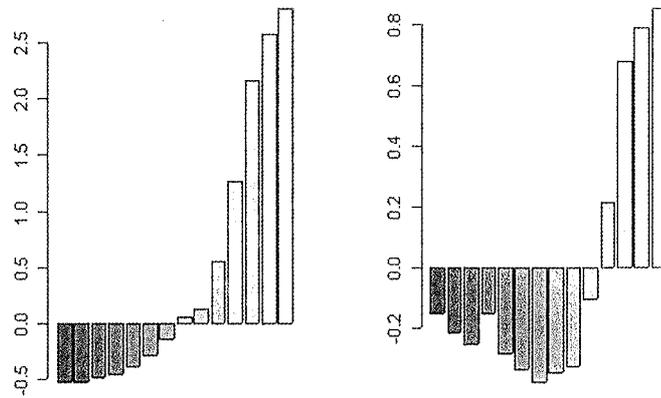


Figure 10. Étagements comparés de l'avifaune (à gauche) et des caractères biologiques résumés (à droite)

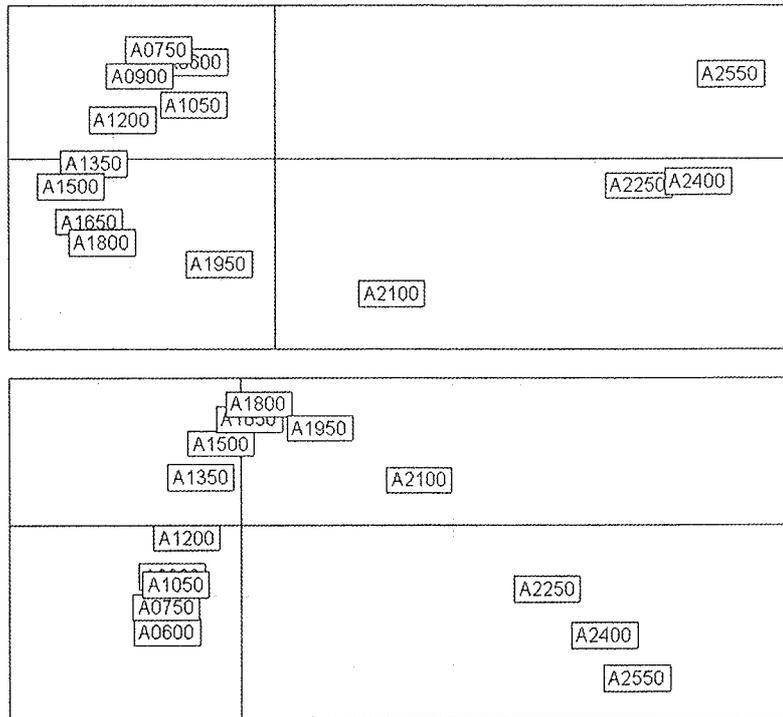


Figure 11. Typologie des niveaux altitudinaux réalisée (par analyse multivariée) à partir des caractères biologiques (en haut) et de leur composition avifaunistique (en bas). (les plans factoriels emportent respectivement 80 % et 73 % de la variance expliquée des matrices de données).

CONCLUSION

À l'issue de cette analyse structurale fondée sur la biologie de l'avifaune en montagne - outre l'existence d'une rupture entre étages boisés et non-boisé - une constatation se fait jour : le rôle pivot tenu par la taille (biomasse) dans les relations avifaune / milieu, ce qui permet de définir le portrait-robot des "candidats alpins", confrontés aux espèces des milieux boisés ; ce profil systématique sera éprouvé à partir de la liste des quelque 121 nicheurs potentiels de "l'espace valaisan" OZENDA *sensu*, au sein duquel s'insère la Vanoise (LEBRETON *et al.*, 2000, p. 297). Consécutivement, exprimons le "syndrome alpin-nival" : contrairement aux espèces des étages boisés et / ou anthropisés, l'avifaune des niveaux supérieurs exige (ou tolère) un paysage très ouvert, horizontal (= prairial) et / ou vertical (= rupestre), auquel s'ajoute une adéquation taille / sédentarité / alimentation permettant de satisfaire à la loi (thermo-énergétique) des surfaces corporelles. A partir de là :

1/ sont éliminées d'emblée toutes les espèces de petite taille ; il est symptomatique que, sur les 26 oiseaux de classe 1 (tous des Passereaux de biomasse < 15 g), aucun n'est alpin-nival, même marginalement. Restent donc 95 oiseaux.

2/ Sont ensuite à considérer 78 espèces arboricoles au sens large (51 forestières + 27 bocagères) pour qui l'arbre ou l'arbuste, en formations fermées ou semi-ouvertes, est un déterminant obligatoire du paysage. Ce chiffre ne s'ajoute toutefois pas comme tel au précédent, dans la mesure où 21 des 26 petites espèces relèvent de ces milieux boisés (17 forestières + 4 bocagères). Restent donc $95 - (78 - 21) = 38$ espèces.

3/ Toujours "lignicoles", mais au niveau buissonnant, viennent ensuite 8 espèces (de la Pie-Grièche écorcheur à la Linotte, dont 5 de petite taille), exclues de l'étage alpin *stricto sensu* et rattachées à la "lande", considérée comme frange supérieure de l'étage subalpin. Restent alors $38 - (8 - 5) = 35$ espèces.

4/ Sont enfin à éliminer 4 + 6 espèces inféodées à des milieux particuliers (que n'illustrent pas vraiment lacs d'altitude et chalets d'alpage) : oiseaux aquatiques (du Colvert au Cincle), oiseaux anthropophiles (de l'Hirondelle de cheminée au Moineau domestique) ; à l'origine, plusieurs de celles-ci sont des cavernicoles (rupicoles et / ou arboricoles), aujourd'hui coupées du biotope originel (contrairement à d'autres, comme l'Hirondelle de fenêtre).

La liste des postulants à l'étage alpin se réduit donc finalement, dans le contexte biogéographique, à 9 espèces azonales, 10 praticoles et 6 rupicoles, soit 25 oiseaux dont 4 peuvent encore être écartés, au vu de leur marginalité au moins locale : Coucou, Caille, Bruants proyer et ortolan. Restent en fin de compte 21 oiseaux, répartis entre falaises et alpages. Une clé des tailles peut être formulée pour ces oiseaux non forestiers :

Classe 1 ("petites espèces") : pas assez grosses (thermiquement parlant) pour pouvoir être alpines, même en belle saison -----> EXCLUES

Classes 2-4 ("moyennes espèces") : pas assez grosses pour être alpines en mauvaise saison-----> DOIVENT MIGRER (ou TRANSHUMER)

Classes 5-6 ("grosses espèces") : suffisamment grosses pour être alpines, même en mauvaise saison -----> PEUVENT ÊTRE SÉDENTAIRES

Plus que l'altitude, la taille est donc bien un déterminant essentiel de l'organisation de l'avifaune alpestre, ce qui renvoie à la Systématique, une parfaite gradation existant entre ces deux paramètres (*cf.* tabl. X et XI). On constate une majorité de Passereaux pour les 4 premières classes de taille, l'inverse au-delà : la plupart des gros oiseaux sont des Non-Passereaux (à l'exception des Corvidés). En toute logique, c'est donc à eux que l'étage alpin-nival devrait faire préférentiellement appel pour satisfaire à la règle thermo-énergétique des surfaces corporelles ; il n'en rien puisque la part de ce groupe (7 espèces sur 21, soit un tiers) y est identique à ce qu'elle est dans la liste générale (39 espèces sur 121). En fait, la règle thermique est bien respectée, le "déficit" pondéral alpin-nival y étant comblé par deux mécanismes : d'une part les Rapaces

présents à ces niveaux sont parmi les plus lourds (Aigle royal, Grand-Duc, Faucon pèlerin ; le Gypaète accentuant, aujourd'hui, le phénomène) ; d'autre part une famille de gros Passereaux, celle des Corvidés, vient à la rescousse, avec deux espèces parmi les plus grosses (Grand Corbeau, Crave) des huit qu'elle comporte. Il a été déjà montré en Vanoise que la fréquence des Corvidés double en moyenne tous les 250 mètres, du sous-étage collinéen au sous-étage nival (LEBRETON *et al.*, 2000, p. 275). Ce phénomène de "grossissement altitudinal" étant noté à divers niveaux taxonomiques, on peut y voir une variante (interspécifique) de la loi (latitudinale et intraspécifique) de BERGMANN.

En fin de compte, le milieu de haute montagne imposant ses contraintes thermiques, directement (impératifs physiologiques) ou indirectement (physionomie de la végétation et ressources trophiques), seules peuvent s'y exprimer avec succès les espèces aviennes - en nombre relativement limité - capables de répondre à la double clé énoncée. A l'inverse, la plus longue liste des oiseaux arboricoles, de toutes tailles, offre une plus large palette, qualitative et quantitative. De plus, la formulation logarithmique des biomasses (classes de taille ou biomasse consommante ; cf. méthodologie) ne doit pas faire illusion : les grosses espèces sont moins nombreuses que les petites. Ainsi pourrait s'expliquer également le déficit spécifique constaté aux plus hauts niveaux : "la plus belle avifaune du monde ne peut donner que ce qu'elle a" !

Remerciements

Nous remercions les observateurs du groupe ornithologique Savoyard (Centre ornithologique Rhône-Alpes) pour la mise à disposition de leurs relevés, ainsi que Daniel CHESSEL (Laboratoire de biométrie de l'Université Lyon I) pour son aide patiente et documentée dans le traitement et l'exploitation de ces données.

BIBLIOGRAPHIE

- BLONDEL (J.), 1975. L'analyse des peuplements d'oiseaux, élément d'un diagnostic écologique. I. La méthode des échantillonnages fréquentiels progressifs (E.F.P.). *La Terre et la Vie*, 29 : 533-589.
- ESCOUFIER (Y.), 1973. Le traitement des variables vectorielles. *Biometrics*, 29 : 750-760.
- GEROUDET (P.) et CUISIN (M.), 1998. *Les Passereaux d'Europe*. 4ème édition. Neuchâtel : Delachaux et Niestlé. 2 tomes, 405 et 512 p.
- GREENWOOD (J.J.D.), GREGORY (R.D.), HARRIS (S.), MORRIS (P.A.) ET YALDEN (D.W.), 1996. Relations between abundance, body size and species number in British birds and mammals. *Philos. trans. R. Soc. Lond., B*, 351 : 265-278.
- LEBRETON (Ph.), LEBRUN (P.), MARTINOT (J.-P.), MIQUET (A.) ET TOURNIER (H.), 2000. Approche écologique de l'avifaune de Vanoise. *Trav. sci. Parc natl. Vanoise*, XXI : 5-304.
- LEBRETON (Ph.) et GIRARD (I.), 2005. Comment et pourquoi la richesse avifaunistique évolue-t-elle en montagne ? *Alauda*, 71 : 91-106.
- MARTINOT (J.-P.) et LEBRETON (Ph.), 2006. Sur la séparation des niches écologiques chez les galliformes de montagne en Vanoise. *Trav. sci. Parc natl. Vanoise*, XXIII : 119- 145
- OZENDA (P.), 1994 - *Végétation du continent européen*. Lausanne : Delachaux et Niestlé. 271 p.
- STEVENS (G. C.), 1992 - The elevational gradient in altitudinal range : an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *The American naturalist*, 140 : 893-911.
- TER BORGH (J.), 1977 - Bird species diversity on an Andean elevational gradient. *Ecology*, 58 : 1007-1019.

STRUCTURATION DE L'AVIFAUNE DES MILIEUX HERBACÉS D'ALTITUDE

par Philippe LEBRETON¹

Résumé. Un transect ornithologique et mésologique a été réalisé dans le Parc national de la Vanoise dans 141 stations herbacées et buissonnantes de Tarentaise, entre 1 600 et 2 900 mètres. Un total de 460 contacts ornithologiques a intéressé 31 espèces, de la plus commune : Pipit spioncelle *Anthus spinoletta*, aux plus rares : Aigle royal *Aquila chrysaetos* ou Tichodrome *Tichodroma muraria*. La confrontation des fréquences aviennes aux facteurs mésologiques (végétaux et minéraux) souligne le rôle complémentaire tenu par les facteurs topographiques d'une part, la couverture végétale d'autre part, déterminant ainsi la composition de l'avifaune, sa biodiversité et son évolution en fonction de l'altitude. L'étude de 8 niveaux consécutifs de 150 mètres permet de rattacher l'étagement de l'avifaune à la notion d'étagement bioclimatique empruntée aux phyto-écologues.

L'avifaune se partage entre deux pôles, l'un "prairial" à dominante d'adret (Alouette des champs *Alauda arvensis*, Tarier des prés *Saxicola rubetra*, Linotte mélodieuse *Acanthis cannabina*), l'autre "rupestre" à dominante d'ubac (Accenteur alpin *Prunella collaris*, Niverolle alpine *Montifringilla nivalis*, Chocard à bec jaune *Pyrrhocorax graculus*). La composante alticole se caractérise par une biomasse individuelle et une sédentarité plus élevées, corrélées à un régime alimentaire "omnivore / carnivore" et à une stratégie démographique de type K ; l'inverse évidemment pour la composante prairiale. Le rôle d'écotone de la lande subalpine est souligné ; les modalités de la transition avec l'avifaune des étages boisés sont rappelées à ce propos.

Mots clés : Montagne. Milieux herbacés et buissonnants. Avifaune. Caractères biologiques.

Structure of the Avifauna in Alpine Herbaceous Environment

Summary. An ornithological and mesological transect has been set up between 1600 and 2900 meters in the Vanoise National Park at 141 herbaceous and bushy stations of Tarentaise (Savoie). A total of 460 ornithological occurrences have involved 31 species, from the commonest : Water pipit *Anthus spinoletta*, to the rarest : Golden eagle *Aquila chrysaetos* or Wall creeper *Tichodroma muraria*. The comparison between bird's occurrences and mesological factors (plants and minerals) underline the complementary role held by topographical factors on the one side, the vegetal cover on the other, thus determining the composition of the avifauna, its biodiversity and evolution upon altitude. The study of eight 150 meters consecutive levels allows attachment of avifauna terracing to the notion of bioclimatic levels borrowed from phyto-ecologists.

The avifauna is divided into two poles, the first "grassland", dominated by the south side (Skylark *Alauda arvensis*, Whinchat *Saxicola rubetra*, Linnet *Acanthis cannabina*) and the second "rocky", dominated by the north side (Alpine accentor *Prunella collaris*, Snow finch *Montifringilla nivalis*, Alpine Chough *Pyrrhocorax graculus*). The rocky constituent is characterized by a higher individual biomass and more pronounced sedentary lifestyle, correlated with an "omnivorous" / "carnivorous" diet and a demographic strategy of K type ; the inverse is obviously true for the grassland birds. The ecotone role of subalpine thickets is underlined ; the modalities of the transition with the wooded stage avifauna is recalled in the same respect.

Key words : Mountain environment. Herbaceous and bushy environment. Birdlife. Biological traits.

INTRODUCTION

L'autécologie des oiseaux alpins est bien documentée : **Rapaces** (Aigle : FRAMARIN, 1982 ; MARTINOT, 1983), **Galliformes** (Tétras lyre : GLUTZ von BLOTZHEIM *et al.*, 1981 ; Lagopède : DESMET, 1988 ; les précédents plus la Perdrix bartavelle : CALLENGE *et al.*, 2003), **Passereaux** (Accenteur alpin : PRAZ, 1976 ; Pipit spioncelle : CATZEFLIS, 1978 ; Tarier des prés (GEROUDET, 1957) ; Chocard : DELESTRADE, 1989 ; DENDALETICHE et SAINT-LEBE, 1988 ; Niverolle : CATZEFLIS, 1975 ; etc.). L'essentiel de la biologie et de l'écologie des espèces alpestres est fournie par les traités fondamentaux de GEROUDET, notamment pour les Passereaux (GEROUDET et CUISIN, 1998) ; un ouvrage comme l'Atlas des Oiseaux de Suisse (SCHMID *et al.*, 1998) fournit le profil altitudinal de toutes les espèces en cause, au nord comme au sud du massif alpestre.

¹ - Conseil scientifique du Parc national de la Vanoise - B.P. 705, F- 73007 Chambéry cedex

En revanche, l'ensemble des espèces aviennes ici considérées en interaction mutuelle et avec leur milieu - plus brièvement, l'**avifaune alpine** - n'a pas fait l'objet de synthèses très explicites ni très fournies. On évoquera néanmoins quelques aperçus généraux, souvent comme prélude aux monographies spécifiques (DEJONGHE, 1984 ; PACCAUD, 1989), ou des essais de synthèse dans le cadre de travaux plus amples (LEBRETON *et al.*, 2000). Une étude plus ciblée sur les aspects biologiques (LEBRETON, ce volume) ayant confirmé l'autonomie écologique de l'avifaune alpine par rapport à celle des étages boisés qu'elle surmonte, nous présentons ici un travail plus approfondi fondé sur 141 stations à dominante herbacée situées entre 1 600 et 2 900 mètres d'altitude en Tarentaise (Alpes internes du Nord, France). Ce travail constitue un "zoom" sur le transect plus général antérieurement conduit en Tarentaise de la plaine aux cimes (376 stations), qui accordait une plus large part aux formations boisées et habitées, entre 600 et 2 100 mètres.

PARTIE EXPÉRIMENTALE

1. LE MILIEU

Tiré du transect général conduit dans le Parc national de la Vanoise, l'échantillon est donc constitué de 141 stations de pâturages (étage subalpin, entre 1 600 et 2 100 mètres) et d'alpages (étage alpin-nival, au-delà de 2 100 mètres), réduites aux strates herbacée (végétation de taille inférieure à 0,5 m) et buissonnante (végétation de taille comprise entre 0,5 et 2 m) ; la somme des deux strates est exprimée comme "Végétation". Les stations présentant une strate arbustive (végétation de taille comprise entre 2 et 8 m) ont été écartées ; l'élimination consécutive de la brousse d'Aulnes verts explique ainsi l'absence de la Rousserolle verderolle. Les niveaux extrêmes (en dessous de 1 950 et au-dessus de 2 700 m) sont plus faiblement échantillonnés que les autres.

Pour chaque station nous disposons : de l'altitude (en mètres) et de l'orientation (en octants), dont se déduit la température moyenne annuelle (en °C) ; de l'orientation sous forme d'indice (de 1 pour les versants nord à 5 pour les versants sud, en passant par 2 pour nord-est et nord-ouest, 3 pour est, ouest et situations planes, 4 pour sud-est et sud-ouest) ; de la pente (de 0, inférieure à 1 %, à 4, supérieure à 60 %, en passant par 1 = 1-10 %, 2 = 11-30 % et 3 = 31-60 %) ; de l'importance des couvertures buissonnante, herbacée, rocheuse et neigeuse (de 0, inférieure à 5 %, à 3, supérieure à 30 %, en passant par 1, de 6 à 20 %, et 2, de 21 à 50 %) ; de la présence de l'eau (0 ou 1) et de celle d'habitations (de 0 à 2).

2. LES ESPÈCES

À chaque espèce d'oiseau sont attachés les caractères biologiques suivants : la **biomasse**, exprimée par classes, de 1 (< 16 g) à 6 (> 750 g), en passant par 2 (16-25 g), 3 (26-80 g), 4 (81-250 g) et 5 (251-750 g), ou considérée comme biomasse consommante (biomasse élevée à la puissance 0,7, en vertu de la "loi physiologique des surfaces corporelles") ; le **régime alimentaire**, selon une échelle de permanence alimentaire allant de 1 (insectivore strict) à 5 (omnivore / prédateur), en passant par 2 (insectivore / baccivore), 3 (insectivore / granivore) et 4 (granivore / folivore) ; le **comportement migratoire**, de 5 (sédentaire) à 0 (arrivée après le 1er mai), en passant par 4 (transhumant et arrivée avant le 1er mars), 3 (1-20 mars), 2 (21 mars-10 avril) et 1 (11 avril-30 avril) ; l'**investissement reproducteur** (rapport de la masse de la ponte à celle de la femelle adulte, exprimé en %), de 1 (< 31 %) à 6 (> 80 %), en passant par 2 (31-40 %), 3 (41-50 %), 4 (51-60 %) et 5 (61-80 %).

3. LES RELEVÉS

Les relevés ont été conduits du 3 juin au 11 juillet 1982 (5 observateurs) par points d'écoute de 20 minutes (= station spatio-temporelle). Le transect révèle la présence de 31 espèces pour 460 observations (indépendamment du nombre d'individus), avec une richesse stationnelle allant de 0 à 8 espèces. Trop volumineux pour être présentés ici, les 141 x 11 paramètres de milieux et les 31 x 4 caractères biologiques (plus la richesse stationnelle), soit 1 816 données élémentaires, sont stockés et disponibles au Pôle patrimoine du Parc national de la Vanoise. Pour faciliter leur traitement, ces données ont été regroupées en 8 niveaux de 150 mètres, au sein desquels ont été calculés les moyennes (et écarts-types) des diverses variables mésologiques et avifaunistiques. Pour l'exploitation des données, les épreuves usuelles de la statistique ont

été mises à contribution (corrélations et régressions, tests t et du Chi²) ; les seuils de probabilité sont symbolisés comme suit : $p > 0.050$, NS ; $p > 0.010$, * ; $p > 0.001$, ** ; $p < 0.001$, ***. À titre complémentaire, des analyses multivariées ont été conduites pour structurer l'avifaune dans un espace écologique multidimensionnel.

RÉSULTATS

1. TRANSECT ORNITHOLOGIQUE

1.1. Caractères spécifiques

Onze des 31 espèces rencontrées au long du transect présentent une fréquence supérieure à 9 % (du Pipit spioncelle, 107 citations, à la Linotte mélodieuse, 13 citations) ; au total, elles rassemblent 87 % des observations. Les 20 autres espèces sont toutes de fréquence inférieure à 6 % ; malgré l'intérêt de certaines d'entre elles (Lagopède, Grand Corbeau), elles seront considérées comme mineures dans la plupart des traitements de données.

Même si l'autécologie des espèces n'est pas ici le propos principal, la documentation ainsi recueillie sur les espèces majeures autorise quelques remarques sur leur distribution et leurs préférences. À partir de leurs contacts respectifs, on peut ainsi calculer leur altitude moyenne, leur orientation moyenne, leur "indice rochers" (fig.1) et leur "indice pente" ; les facteurs température, herbes ou neige ne sont pas pris ici en considération, en raison des fortes redondances avec l'altitude. Les espèces sont présentées par altitudes décroissantes ; les valeurs significatives sont imprimées **en gras** (maximums) ou en italiques (minimums) (tableau I).

Espèces	Altitude	Orientation	Rochers	Pente
Niverolle alpine	2 480 (170) m	2,9 (1,1)	2,2 (0,8)	2,3 (1,0)
Accenteur alpin	2 467 (175) m	2,9 (1,1)	2,2 (0,8)	2,7 (1,1)
Chocard à bec jaune	2 385 (245) m	3,3 (0,9)	1,7 (0,9)	2,3 (1,1)
Crave à bec rouge	2 378 (255) m	3,4 (1,1)	1,5 (0,9)	1,7 (1,1)
Traquet motteux	2 323 (248) m	3,0 (0,9)	1,4 (0,7)	2,1 (1,2)
Rougequeue noir	2 314 (245) m	3,1 (0,9)	1,8 (0,8)	2,5 (1,1)
Pipit spioncelle	2 264 (231) m	3,1 (1,0)	1,4 (0,8)	2,2 (1,1)
Merle à plastron	2 148 (183) m	3,3 (0,7)	1,3 (0,8)	2,8 (0,8)
Alouette des champs	2 057 (238) m	3,6 (1,0)	0,6 (0,7)	2,3 (0,7)
Linotte mélodieuse	2 013 (237) m	3,6 (1,1)	0,8 (0,6)	2,6 (0,8)
Tarier des prés	1 948 (295) m	4,0 (1,0)	0,3 (0,5)	2,2 (0,6)
Moyenne des stations	2 309 (276) m	3,2 (1,0)	1,6 (0,9)	2,3 (1,1)

Tableau I. Valeurs moyennes des facteurs topographiques (altitude, orientation, rochers, pente) pour les onze espèces aviennes majeures

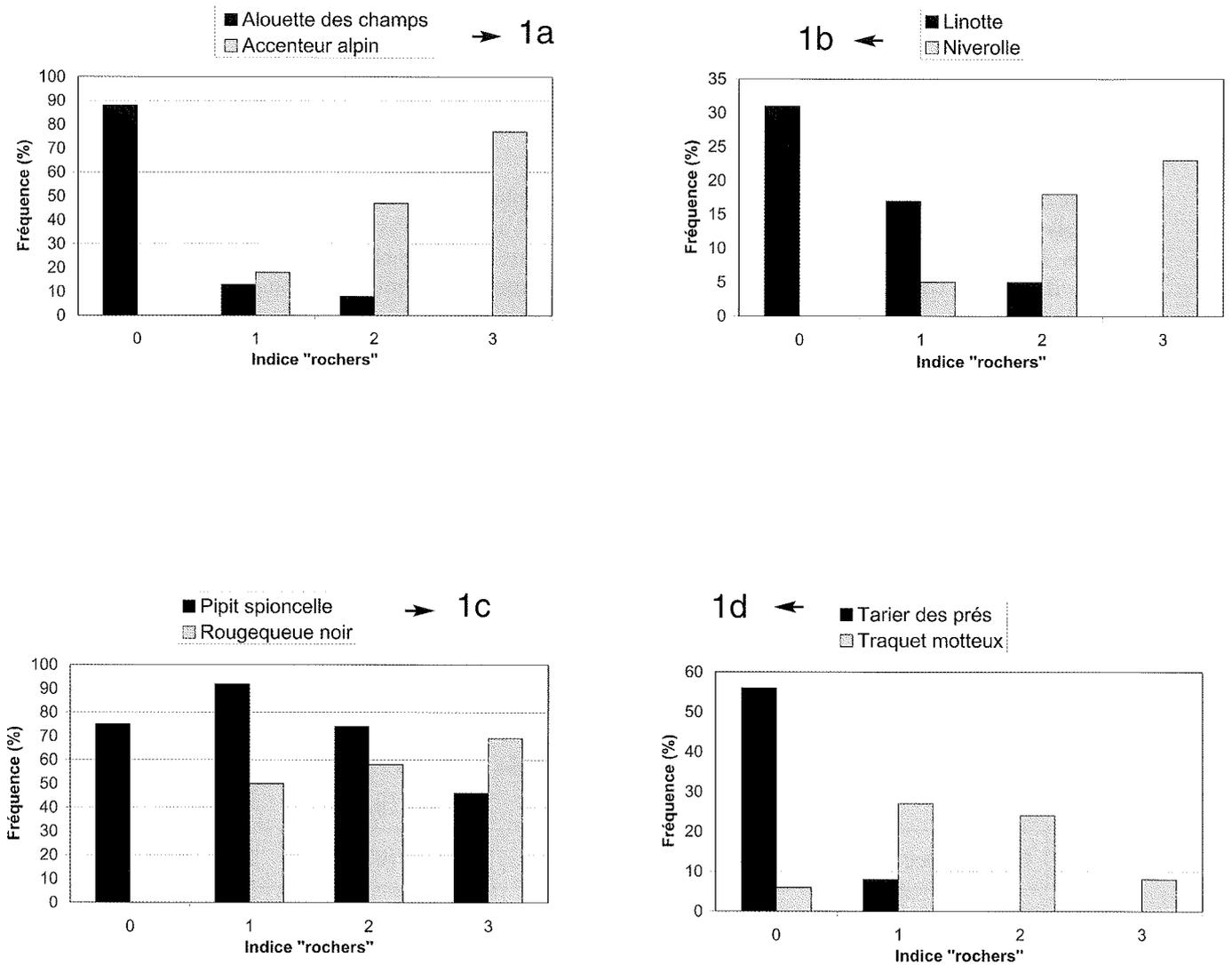


Figure 1a,b,c,d. Profils « Rochers » de 8 des 11 espèces aviennes majeures du transect. L'Alouette des champs et l'Accenteur alpin manifestent des préférences accusées (mais opposées). Celles de la Linotte et de la Niverolle sont plus nuancées. Le Traquet motteux recherche les situations moyennes alors que le Pipit spioncelle est peu sensible à ce facteur.

Niverolle alpine (16 contacts) et Accenteur alpin (49 contacts) : ces deux espèces alticoles ont en commun une faible amplitude altitudinale (elles sont bloquées vers le haut et vers le bas), une orientation préférentielle d'ubac et une présence forte de l'élément minéral ; l'Accenteur recherche des pentes plus accusées que la Niverolle.

Chocard à bec jaune (44 contacts) et Crave à bec rouge (17 contacts) : ces deux espèces sont situées en moyenne quelque 100 mètres plus bas que les précédentes, avec une amplitude également supérieure. L'orientation et la présence minérale sont dans la moyenne générale, ce dernier trait pouvant surprendre de la part d'oiseaux à nidification rupestre : rappelons que notre technique de relevés, aléatoire dans l'espace et dans le temps quotidien, confond site de nidification et site de nourrissage, confiné aux pelouses pour ces deux congénères. Le Crave préfère des pentes moins marquées que le Chocard.

Traquet motteux (28 contacts) et Rougequeue noir (70 contacts) : ces deux oiseaux très proches en altitude sont dans la moyenne générale des facteurs, à cela près que le second semble fréquenter des milieux plus minéraux et plus pentus que le premier. Situé un peu plus bas que le Traquet motteux, le Pipit spioncelle (107 citations) s'en rapproche assez par les autres paramètres moyens ; il surplombe le Merle à plastron (16 contacts), qui paraît apprécier (ou tolérer) des pentes relativement accusées.

L'Alouette des champs (25 contacts) et la Linotte (17 contacts), proches par l'altitude, le sont également par leur propension pour les adrets et leur éloignement des rochers, traits que le Tarier des prés (13 contacts) porte à leur extrême local.

L'analyse des corrélations à travers la grille "espèces x stations" confirme ou précise les rapprochements ci-dessus entrevus, pour les facteurs mésologiques (fig.2) comme pour les affinités interspécifiques (fig.3). En corrélations doubles, la compréhension de la distribution de l'Alouette des champs est améliorée par la prise en compte des facteurs "Végétation" et "Orientation" (séparément, $p = 0.006$ et 0.007 ; ensemble, $p = 0.001$) : l'Alouette hante préférentiellement les pelouses d'adret ; de même pour la Niverolle avec la prise en compte des facteurs "Rochers" et "Neige" (séparément, $p = 0.003$ et 0.010 ; ensemble, $p = 0.002$) : "*confinée à la haute montagne, la Niverolle se plaît dans le voisinage des neiges et des rochers*" (GEROUDET et CUISIN, 1998, t. 2, p. 345).

L'Accenteur alpin est attaché à la pente ($p = 0.001$; ***), à la neige ($p = 0.003$; **), voire à l'orientation ($p = 0.04$; *) : les deux premiers facteurs ne sont pas dépendants l'un de l'autre ($p = 0.202$: NS) si bien qu'en corrélation double, le lien est amélioré ($p < 0.001$; ***) ; neige et orientation étant (logiquement) redondantes ($p = 0.001$; ***), il en résulte que cette espèce recherche plutôt les pentes d'ubacs enneigés. Le Merle à plastron est lié aux buissons ($p = 0.005$; **) et peu à la pente ($p = 0.069$; NS) ; ces deux facteurs sont indépendants ($p = 0.683$; NS), d'où une (légère) amélioration en corrélation double ($p = 0.004$; **). À propos du facteur "Buissons", la Linotte y situe le tiers de ses citations, le quart pour le Merle à plastron, l'Alouette des champs et le Tarier des prés (mais seules les distributions des deux premières espèces sont statistiquement significatives) ; on adjoindra le cas de l'Accenteur mouchet dont 7 citations sur 8 se situent dans la moitié des 14 stations (sur 74) comportant des buissons ($\chi^2 = 27,5$; $p < 0.001$; ***). Le Traquet motteux et le Crave, à plus forte raison la Niverolle et l'Accenteur alpin (vu l'altitude), méconnaissent cet élément du paysage végétal.

On pourrait multiplier le propos, mais ces constats préludent ici plutôt à la reconnaissance de sous-ensembles au sein de la communauté ornithologique (voir ci-dessous) ; d'ores et déjà et sans surprise, se font jour deux pôles respectivement praticole, au sens large (aux plus faibles cotes) et rupicole (aux altitudes élevées), conformément aux caractères physiologiques corrélés du paysage d'altitude.

1.2. Profils par niveaux

Le regroupement des données par niveaux consécutifs de 150 (200 pour les extrêmes) mètres permet de clarifier leur lecture en les lissant, sans pour autant contredire les précédents constats. Les facteurs mésologiques connaissent des valeurs moyennes assorties d'écart-types permettant d'en apprécier la variabilité (tableau II). Pour corriger l'inégalité de l'échantillonnage, les présences aviennes sont exprimées non pas en nombres bruts de citations mais en "fréquences", rapportées au nombre de stations à chaque niveau (tableau III).

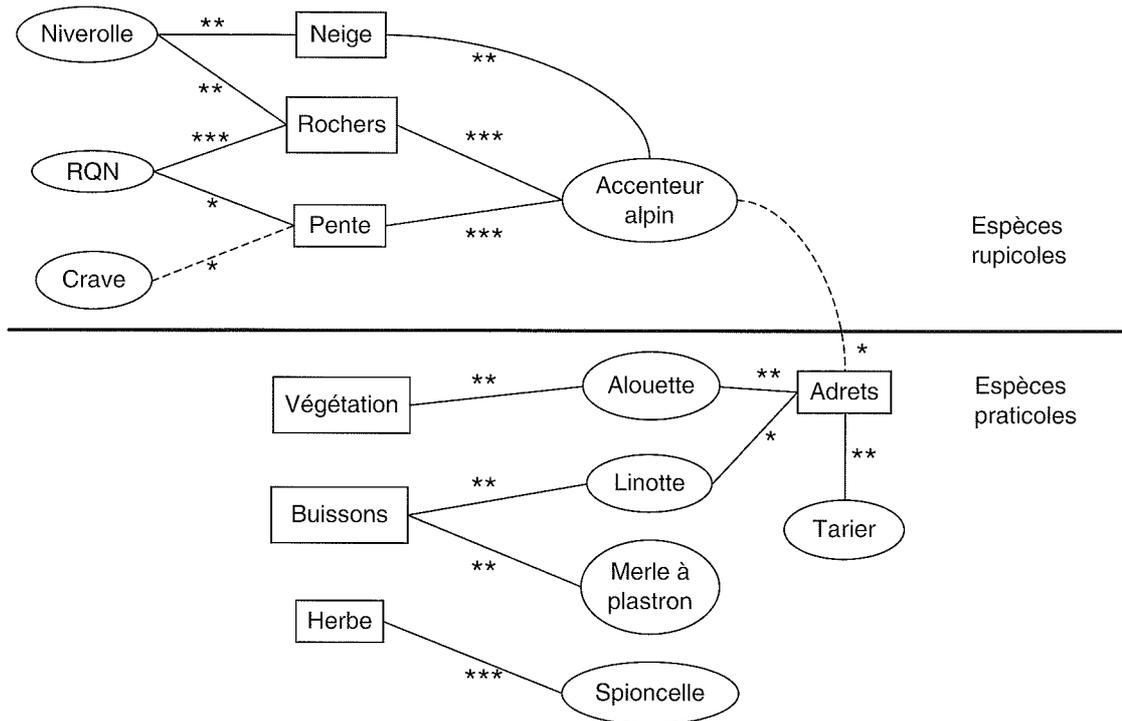


Figure 2. Corrélations positives (en traits continus) ou négatives (en pointillés) entre espèces aviennes majeures et facteurs mésologiques. Les corrélations entre facteurs ne sont pas indiquées.

Tarier des prés, Alouette, Linotte et Pipit spioncelle sont en corrélation très fortement négative ($p < 0.001$; ***) avec Rochers. Accenteur alpin ($p < 0.001$; ***) et Niverolle ($p < 0.01$; **) sont en corrélation négative avec la Végétation.

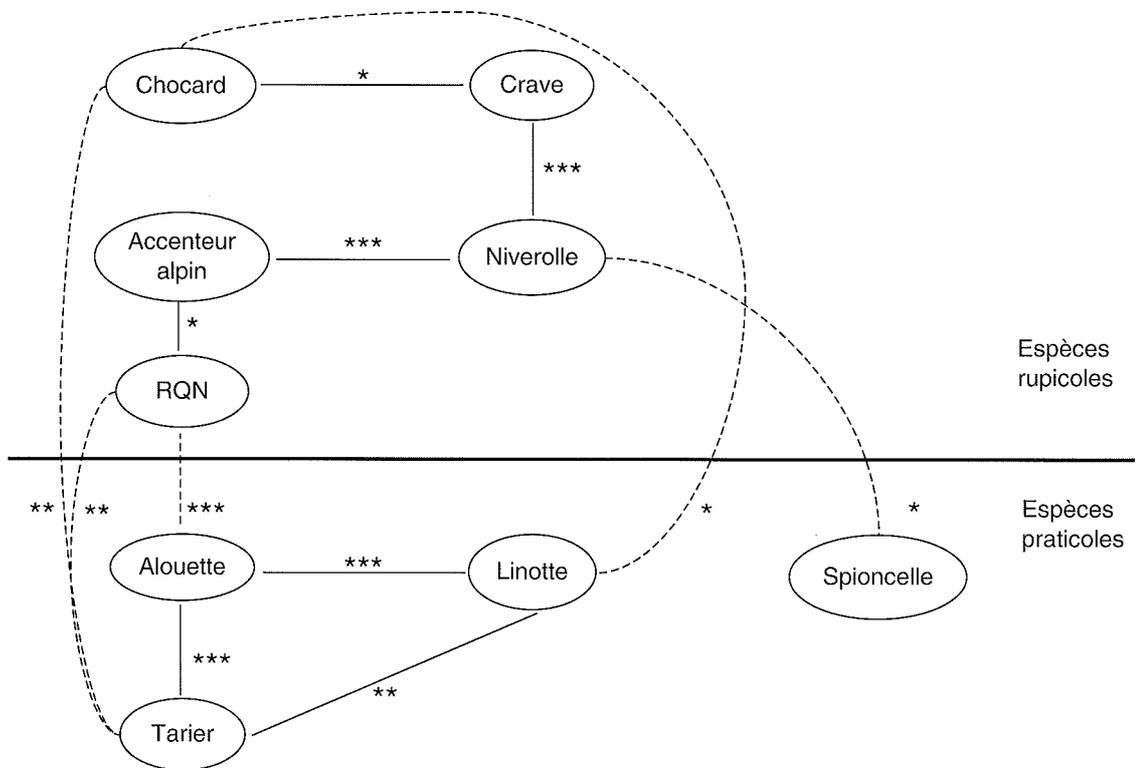


Figure 3. Corrélations positives (en traits continus) ou négatives (en pointillés) entre 9 des 11 espèces aviennes majeures du transect. L'Accenteur alpin est en forte corrélation négative ($p < 0.01$ ou 0.001 ; ** ou ***) avec l'Alouette, le Tarier des prés, la Linotte et le Pipit spioncelle.

Facteurs (moyennes et écarts-types)	Niveaux	A	B	C	D	E	F	G	H
	Altitude (m)	1 600	1 800	1 950	2 100	2 250	2 400	2 550	2 700
Nombre de stations		8	8	18	22	30	30	18	7
altitude (m)		1 700	1 880	2 048	2 203	2 328	2 498	2 626	2 802
(écart-type)		58	43	46	43	42	46	36	67
température (°C)		+ 5.18	+ 4.11	+ 2.91	+ 2.00	+ 1.41	+ 0.42	- 0.18	- 0.99
(écart-type)		0.51	0.50	0.60	0.58	0.61	0.53	0.54	0.63
buissons		0.50	0.30	0.44	0.14	0.03	-	-	-
(écart-type)		0.53	0.35	0.78	0.35	0.18			
herbes		2.38	2.38	2.78	2.59	2.80	2.13	1.78	1.29
(écart-type)		0.74	0.52	0.43	0.67	0.55	0.86	0.94	0.49
végétation		2.88	2.50	3.22	2.73	2.83	2.13	1.78	1.29
(écart-type)		1.25	0.53	0.94	0.83	0.53	0.86	0.94	0.49
rochers		0.50	0.50	1.44	1.32	1.53	1.90	2.00	2.29
(écart-type)		0.53	0.53	1.04	0.89	0.68	0.88	0.91	0.76
habitations		0.13	0.13	0.11	0.09	0.07	0.03	0.11	-
(écart-type)		0.35	0.35	0.32	0.29	0.25	0.18	0.32	-
orientation		4.13	3.88	3.22	3.00	3.13	2.93	3.06	3.29
(écart-type)		0.83	0.99	1.06	0.98	1.01	0.98	1.11	1.25
pente		1.88	2.63	2.17	2.18	2.40	2.43	1.94	2.86
(écart-type)		0.35	0.74	0.86	1.14	1.19	1.19	1.26	0.69
eau		0.38	0.38	0.50	0.27	0.23	0.13	0.22	0.14
(écart-type)		0.52	0.52	0.51	0.46	0.43	0.35	0.43	0.38
neige		-	-	0.06	0.45	0.80	1.10	1.17	2.00
(écart-type)				0.24	0.67	0.76	0.80	0.86	1.15

Tableau II. Facteurs météorologiques considérés par niveaux consécutifs de 150 mètres

Niveaux	A	B	C	D	E	F	G	H	
Altitude (m)	1 600	1 800	1 950	2 100	2 250	2 400	2 550	2 700	2 900
Nombre de stations	8	8	18	22	30	30	18	7	
Espèces									
Niverolle (2 481 m)	-	-	-	5	17	20	11	29	
Accenteur alpin (2 467 m)	-	13	6	18	33	67	56	43	
Chocard (2 385 m)	-	13	33	36	30	33	28	71	
Crave (2 378 m)	13	-	6	9	20	13	17	-	
Traquet motteux (2 323 m)	25	-	17	14	27	30	17	-	
Rougequeue noir (2 314 m)	38	25	50	50	57	67	33	29	
Pipit spioncelle (2 264 m)	50	88	94	95	87	83	39	-	
Merle à plastron (2 148 m)	-	25	33	18	7	7	-	-	
Alouette (2 057 m)	50	63	33	18	13	7	-	-	
Linotte (2 013 m)	38	38	33	14	3	3	-	-	
Tarier des près (1 948 m)	63	38	11	-	7	-	6	-	
Accenteur mouchet (1 984 m)	13	13	22	9	-	-	-	-	

Tableau III. Fréquences stationnelles des 11 espèces aviennes majeures (+ Accenteur mouchet ; n=8), exprimées par niveaux consécutifs de 150 mètres

La figure 4 illustre quelques profils altitudinaux mésologiques (orientation, rochers et pente), tandis que la figure 5 fait de même pour quelques oiseaux (Alouette des champs et Accenteur alpin, Pipit spioncelle et Chocard). On retrouve, à partir des niveaux, les mêmes rapprochements entre espèces et / ou facteurs qu'à partir des 141 stations considérées indépendamment. Ainsi, un sous-ensemble Accenteur alpin / Niverolle / Chocard (*) est-il corrélé négativement (* et **) à un second sous-ensemble Linotte / Alouette des champs / Tarier des prés (** et ***) ; le Merle à plastron est corrélé au Pipit spioncelle (*) tandis que le Traquet motteux est intermédiaire entre le Crave et le Rougequeue noir (**). La Niverolle est évidemment dépendante de la neige, comme le Spioncelle de l'herbe (fig. 6a,b) ; on retrouve, en corrélation double, l'attrait des pelouses d'adrets pour l'Alouette des champs : Fréquence (Alouette) = $19.6^* \text{Herbe} + 43.0^* \text{Orient.} - 164.6$ ($R = 0.935$; $p = 0.007$).

2. TRANSECT AVIFAUNISTIQUE

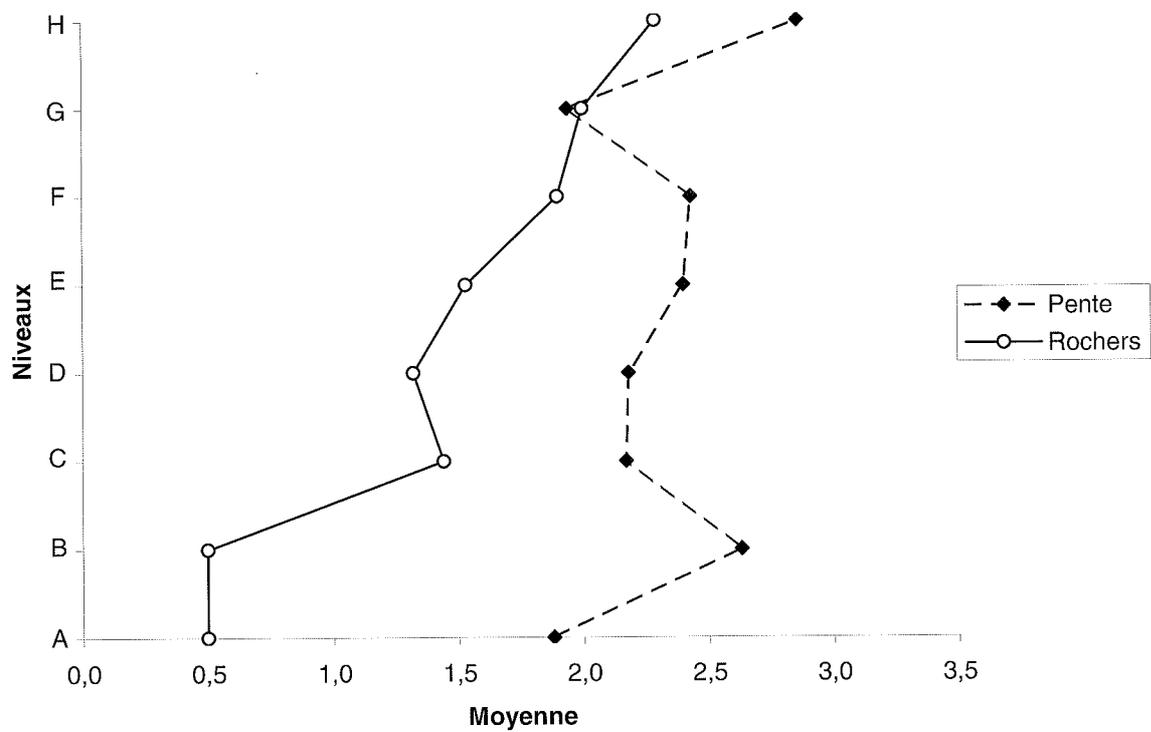
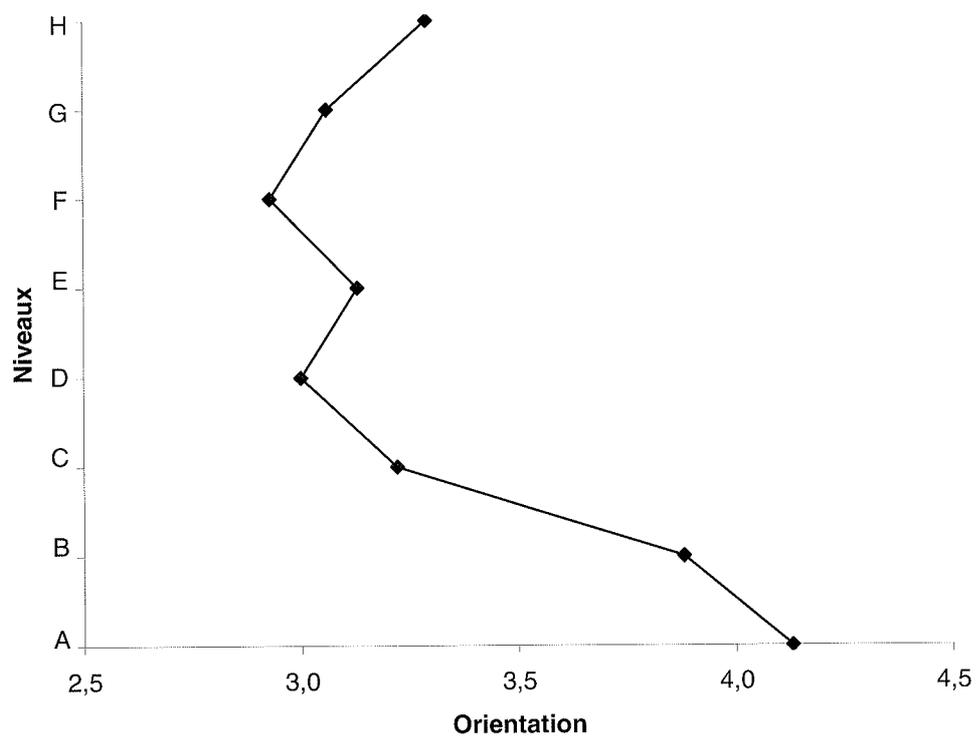
2.1. Richesse et altitude

Même en considérant les paysages analogues que sont les formations herbacées / buissonnantes d'altitude, une dénivellation de près de 1 300 mètres (de 1 620 à 2 880 m) ne peut manquer de retentir sur la biodiversité avienne. La dénivellation et le refroidissement consécutif (gradient local de $0.52^\circ\text{C} / 100$ m, soit une amplitude de plus de 6°C sur l'ensemble du transect) sont à prendre en considération première, sans oublier leurs rôles plus ou moins directs (couverture végétale et neigeuse, importance et forme de l'élément minéral, etc.).

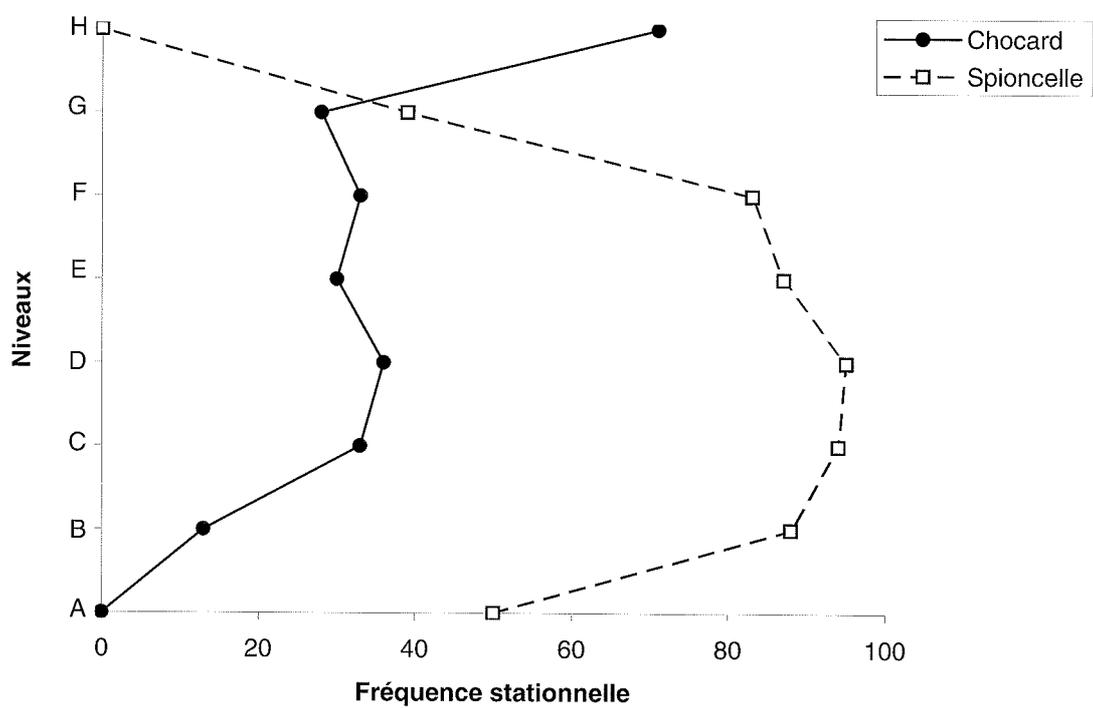
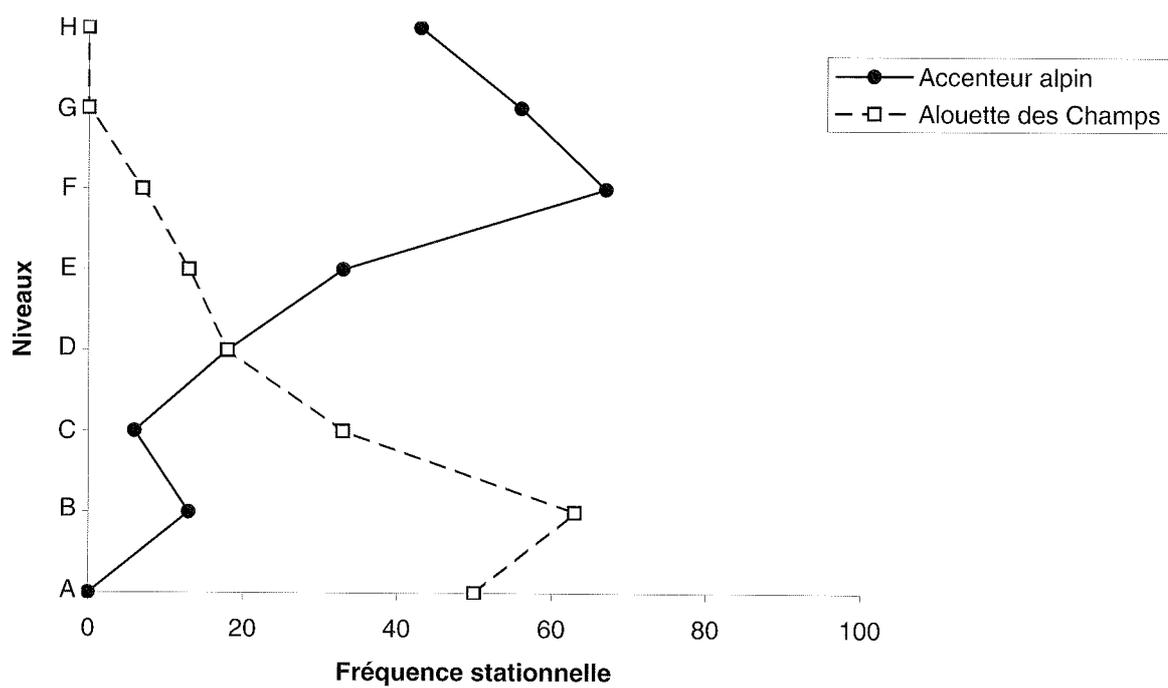
Dans un premier temps, une recherche de corrélations (simples puis multiples) a été conduite sur les différents paramètres notés pour chacune des 141 stations. Il y a évidemment très forte corrélation entre altitude et température ($r = -0.950$; $p < 0.001$), comme entre celles-ci et les couvertures buissonnante et herbacée d'une part (négativement), rocheuse et neigeuse d'autre part (positivement), d'où le risque de redondances et de trivialités pseudo-causales avec la richesse avifaunistique, à débattre au cas par cas : non seulement les couvertures végétales et minérales sont complémentaires, mais corrélation (mathématique) n'implique pas forcément relation (écologique).

Au seuil de risque 1 pour mille ($r = 0.273$), la richesse avifaunistique est, sans surprise, fortement et identiquement corrélée à l'altitude ($r = -0.361$) et à la température ($r = +0.363$). Mais c'est la couverture **buissonnante** qui est le meilleur prédicteur simple de la richesse stationnelle ($r = +0.403$; $p < 0.001$), bien avant la couverture herbacée ($r = 0.233$; $p = 0.006$), et même devant la couverture végétale ($r = +0.360$; $p < 0.001$). Dans les corrélations multiples, ce sont d'ailleurs les deux variables "Herbes" et "Buissons" qui fournissent la meilleure relation, avec un poids quintuple de la seconde par rapport à la première (Rich. = $1.484^* \text{Buiss.} + 0.318^* \text{Herb.} + 2.33$; $R = 0.435$; $p < 0.001$) ; en d'autres termes, une station totalement "végétale" devrait accueillir 7,7 espèces, et une totalement "minérale" seulement 2,3 ; ces chiffres sont en excellent accord avec les relevés de terrain aux deux extrémités du transect (voir ci-dessous).

La même démarche conduite sur les 8 niveaux confirme ces propositions en les nuancant quelque peu : la richesse est également liée aux couvertures buissonnante et herbacée ($r = +0.789$ et $+0.780$; $p = 0.020$) et la somme végétale l'emporte ici sur toute autre ($r = +0.879$; $p = 0.004$; fig.7), juste devant la couverture neigeuse ($r = -0.861$) ; ce dernier facteur est d'ailleurs plus "excluant" que structurant. Comme précédemment, dans les régressions multiples, c'est l'association des deux strates de végétation qui fournit la meilleure prédiction des richesses moyennes, avec un poids triple de la strate buissonnante par rapport à la strate herbacée (Rich. = $2.259^* \text{Buiss.} + 0.855^* \text{Herb.} + 0.96$; $R = 0.910$; $p = 0.013$) ; l'accord est tout à fait satisfaisant entre valeurs calculées et observées (tableau IV).



Figures 4a,b. Valeurs moyennes de 3 facteurs mésologiques, exprimées par niveaux consécutifs de 150 mètres



Figures 5a,b. Fréquences stationnelles de 4 espèces aviennes du transect, exprimées par niveaux consécutifs de 150 mètres

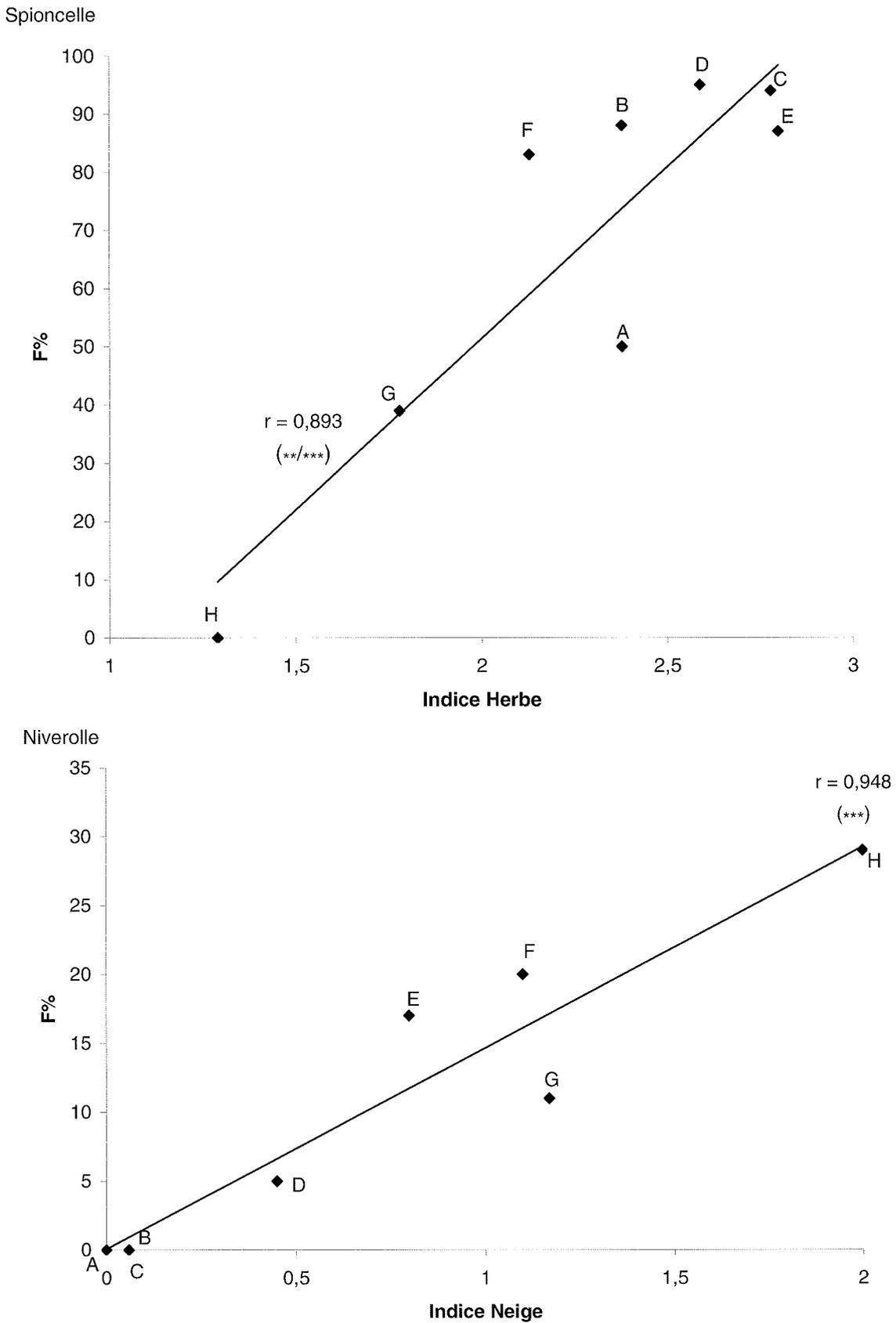


Figure 6a,b. Corrélations (linéaires simples) entre la fréquence du Pipit spioncelle et le facteur Herbe d'une part, la fréquence de la Niverolle et le facteur Neige d'autre part, le tout exprimé par niveaux consécutifs de 150 mètres

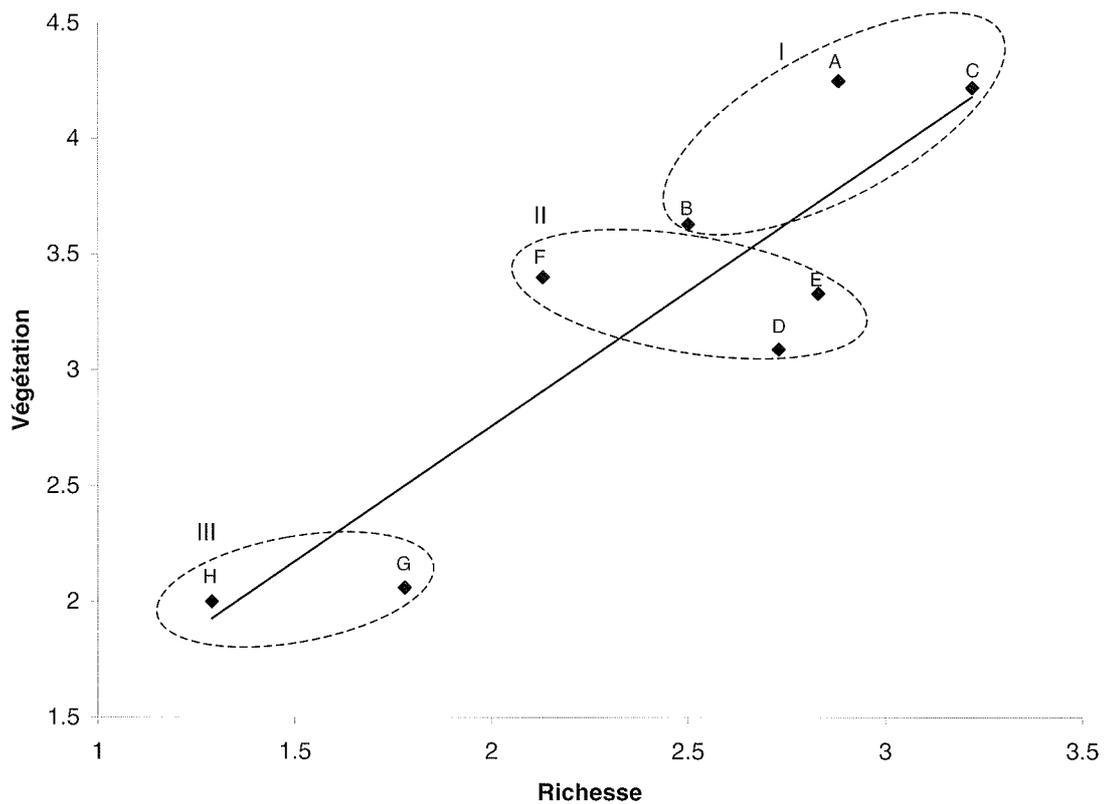


Figure 7. Corrélation (linéaire simple) entre la richesse spécifique avienne et le facteur Végétation, le tout exprimé par niveaux consécutifs de 150 mètres

L'accord est également satisfaisant en combinant Végétation et Orientation, variables assez découplées ($Rich. = 1.078 * Végét. + 0.553 * Orient. - 1.20$; $R = 0.920$; $p = 0.010$). D'autres relations, sans être dépourvues de significativité statistique, sont moins intéressantes, notamment celles incluant Rochers, Eau et Habitations ; la dernière variable est d'ailleurs ici marginale, contrairement aux niveaux inférieurs, où elle est mieux distribuée. Les relations obtenues en utilisant le logarithme de la richesse avienne donnent des résultats équivalents.

niveau	altitude	richesse avifaunistique				
		observée	calculée (1)	calculée (2)	calculée (3)	calculée (4)
H	2 701 - 2 900 m	2.00	2.06	1.93	2.01	1.89
G	2 551 - 2 700 m	2.06	2.48	2.50	2.41	2.45
F	2 401 - 2 550 m	3.40	2.78	2.91	2.71	2.81
E	2 251 - 2 400 m	3.33	3.42	3.73	3.58	3.59
D	2 101 - 2 250 m	3.09	3.49	3.61	3.40	3.57
C	1 951 - 2 100 m	4.22	4.33	4.18	4.05	3.98
B	1 801 - 1 950 m	3.63	3.29	3.34	3.64	3.67
A	1 600 - 1 800 m	4.25	4.12	3.79	4.19	4.02

Tableau IV. Comparaison des richesses observées et calculées par corrélations doubles, exprimées par niveaux consécutifs de 150 mètres

(1) = Buissons + Herbes ; (2) = Végétation ; (3) = Végétation + Orientation ; (4) = Végétation + Rochers. Dans tous les cas, un défaut est observé entre richesses calculée et observée au niveau F ; ce niveau d'ubac est pourtant pentu, peu pourvu en eau et en habitations (cf. tabl. III)

2.2. Caractères biologiques et altitude

Le tableau V résume l'ensemble des caractères biologiques (valeurs par classe) calculés pour l'avifaune à chaque niveau en tenant compte des nombres de contacts pour toutes les espèces ; le tableau VI procède de même pour les différentes expressions de la biomasse (dont les biomasses consommantes totale moyenne, stationnelle (= totale divisée par le nombre de stations à chaque niveau), individuelle (= totale divisée par le nombre de contacts à chaque niveau)).

niveau	altitude	caractères biologiques			
		biomasse (classe)	sédentarité (classe)	nutrition (classe)	investissement (classe)
H	2 701 - 2 900 m	3.5 (1.1)	4.6 (0.7)	2.5 (0.9)	2.2 (1.4)
G	2 551 - 2 700 m	2.9 (0.9)	3.6 (1.6)	2.2 (0.8)	2.8 (1.4)
F	2 401 - 2 550 m	2.8 (0.9)	3.4 (1.5)	2.2 (0.9)	2.9 (1.3)
E	2 251 - 2 400 m	2.9 (1.1)	3.0 (1.6)	2.1 (0.9)	2.9 (1.4)
D	2 101 - 2 250 m	2.7 (1.0)	2.8 (1.3)	2.2 (1.1)	2.8 (1.3)
C	1 951 - 2 100 m	2.8 (1.0)	2.4 (1.3)	2.2 (1.1)	2.9 (1.3)
B	1 801 - 1 950 m	2.6 (0.9)	2.1 (1.3)	2.3 (1.3)	2.8 (1.2)
A	1 600 - 1 800 m	2.5 (0.9)	1.7 (1.2)	2.1 (1.3)	3.3 (1.2)

Tableau V. Valeurs moyennes (et écarts-types) des caractères biologiques, traduits en classes et exprimés par niveaux consécutifs de 150 mètres

niveau	altitude	caractères biologiques				
		biomasse (classe)	biomasse consommante		biomasse (déduite)	
			stationnelle (grammes)	individuelle (grammes)	stationnelle (grammes)	individuelle (grammes)
H	2 701 - 2 900 m	3.5 (1.1)	61.1	30.6	356	132
G	2 551 - 2 700 m	2.9 (0.9)	37.3	18.1	176	63
F	2 401 - 2 550 m	2.8 (0.9)	59.6	17.5	344	60
E	2 251 - 2 400 m	2.9 (1.1)	75.3	22.6	480	86
D	2 101 - 2 250 m	2.7 (1.0)	58.9	19.1	338	68
C	1 951 - 2 100 m	2.8 (1.0)	73.5	17.4	464	59
B	1 801 - 1 950 m	2.6 (0.9)	54.7	15.1	304	48
A	1 600 - 1 800 m	2.5 (0.9)	60.4	14.2	350	44

Tableau VI. Différentes expressions de la biomasse avifaunistique, exprimées par niveaux consécutifs de 150 mètres

Les figures 8 à 10 fournissent les principaux profils obtenus pour les divers traits biologiques, entre lesquels apparaissent des corrélations justifiées par le rôle tenu par la biomasse dans la physiologie et l'écologie des espèces (loi des surfaces corporelles et notion d'investissement parental) : contrairement aux petites espèces, les grosses espèces sont moins frileuses, donc plus alticoles et moins migratrices ; leur régime alimentaire est plus divers et plus "permanent" ; leur plus faible investissement parental les désigne comme stratégies "K". Aux deux extrémités du transect, le niveau H (> 2 700 m) est toujours plus typé que les autres, alors que le niveau A (< 1 800 m) ne se démarque vraiment que par une stratégie démographique plus "r" et par une moindre sédentarité.

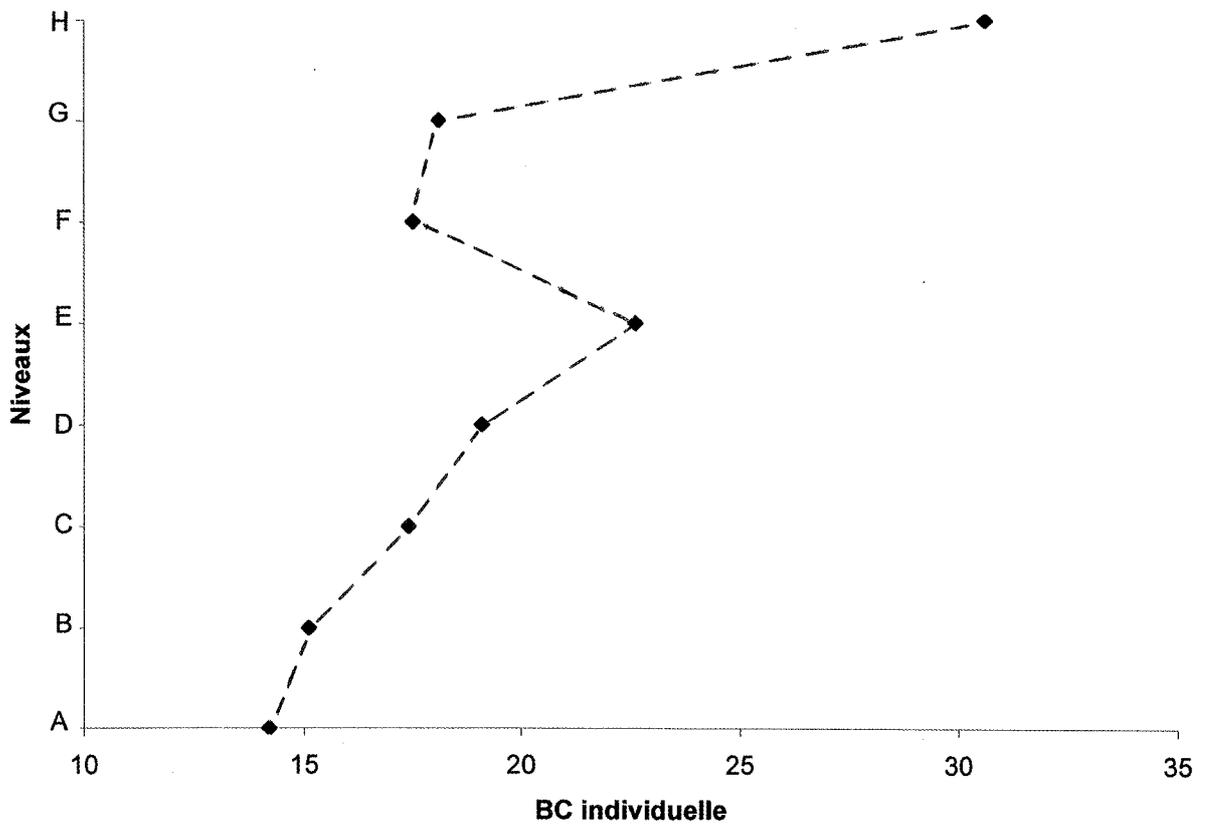
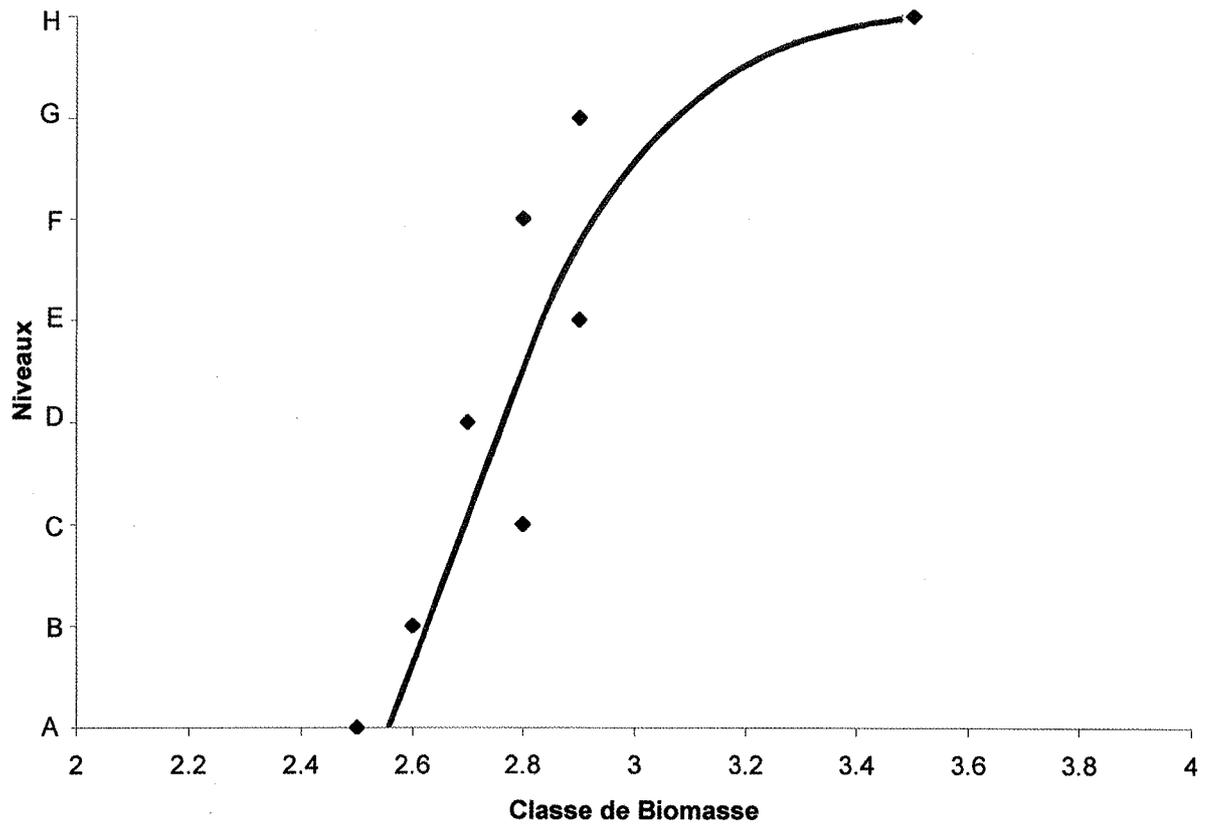


Figure 8a,b. Évolution de la biomasse avifaunistique, exprimée en classes et en biomasse consommante individuelle, par niveaux consécutifs de 150 mètres

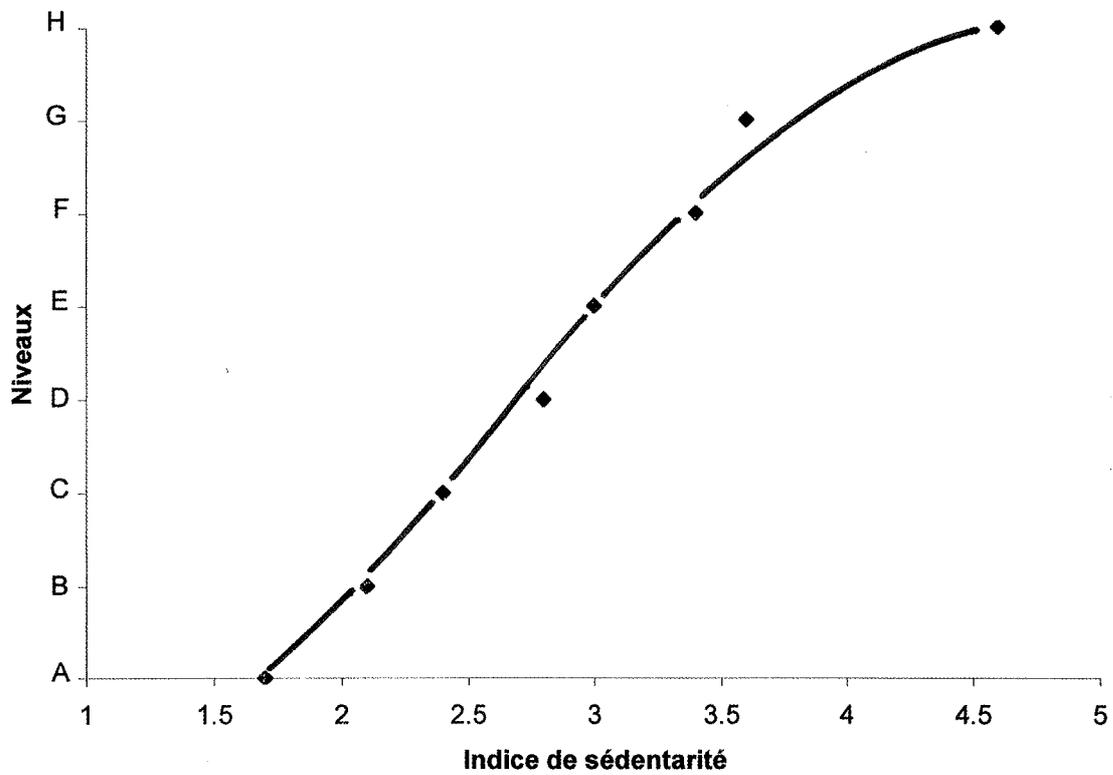
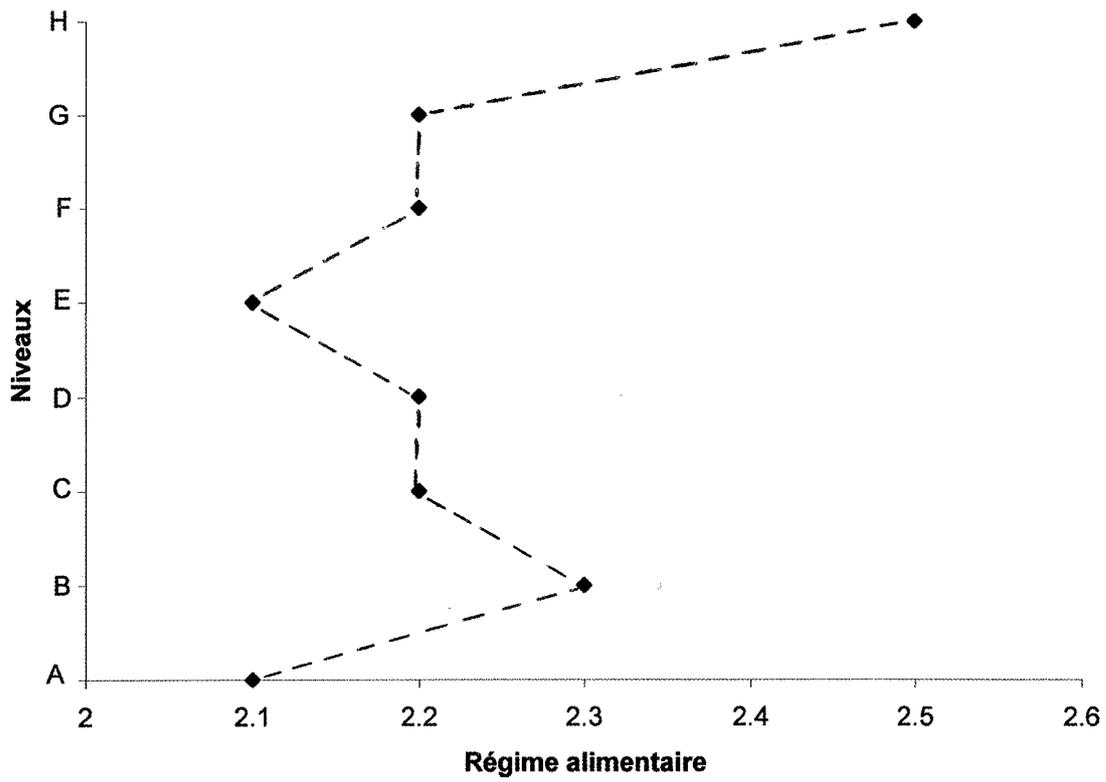


Figure 9a,b. Evolution du régime alimentaire et de la sédentarité, exprimés en classes et en biomasse consommante individuelle, par niveaux consécutifs de 150 mètres

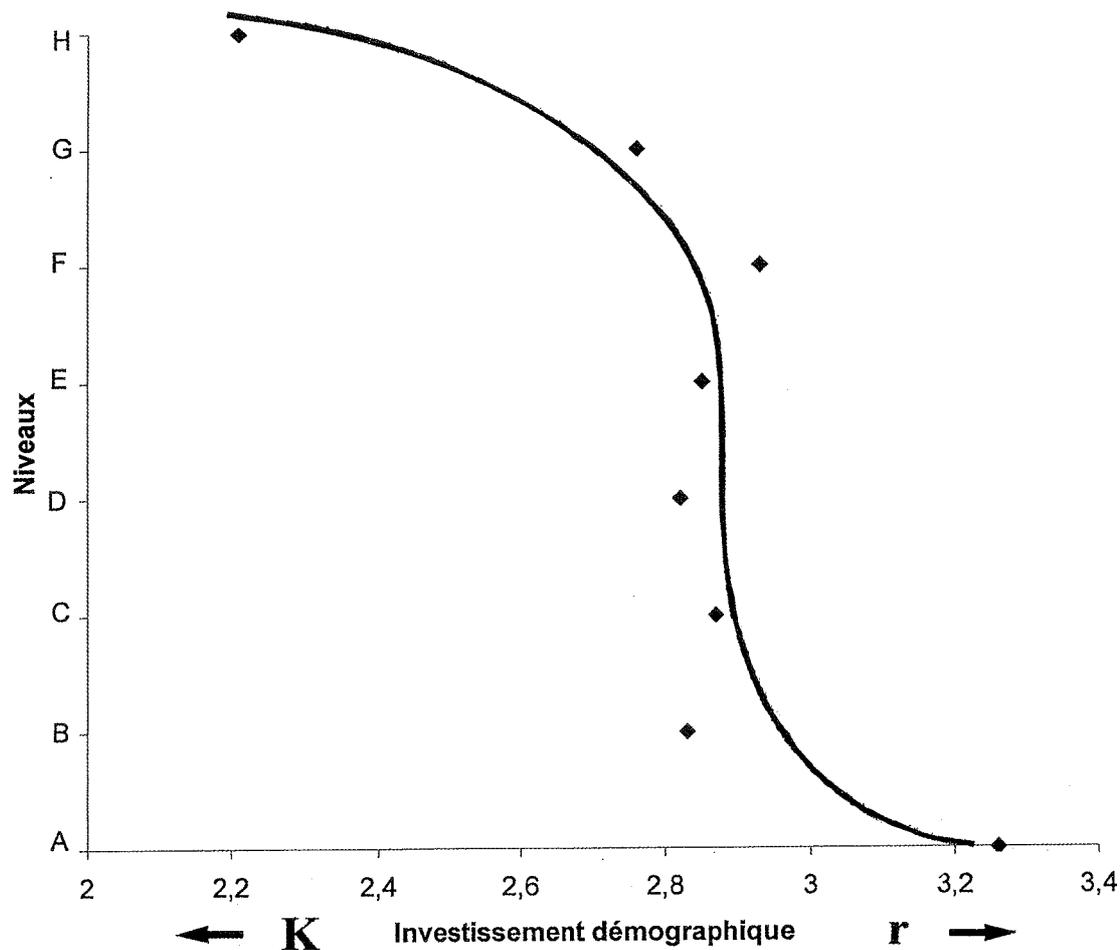


Figure 10. Évolution de l'investissement parental, exprimé en classes, par niveaux consécutifs de 150 mètres.

Niveaux	A	B	C	D	E	F	G	H	
Altitude (m)	1 600	1 800	1 950	2 100	2 250	2 400	2 550	2 700	2 900
Nombre de stations	8	8	18	22	30	30	18	7	
Nombre d'espèces	17	13	24	15	17	12	8	6	
Nombre de contacts	34	29	76	68	100	102	37	14	
Contacts / espèce	2.0	2.2	3.2	4.5	5.9	8.5	4.6	2.3	
Richesse spécifique	4.25	3.63	4.22	3.09	3.33	3.40	2.06	2.00	
(écart-type)	(1.39)	(0.50)	(2.10)	(1.48)	(1.63)	(1.00)	(0.87)	(1.00)	
Indice de SHANNON et WEAVER	3.80	3.31	3.85	3.25	3.23	2.84	2.74	2.68	

Tableau VII. Caractéristiques avifaunistiques des différents niveaux consécutifs de 150 mètres

DISCUSSION

1. ÉTAGEMENT BIOCLIMATIQUE

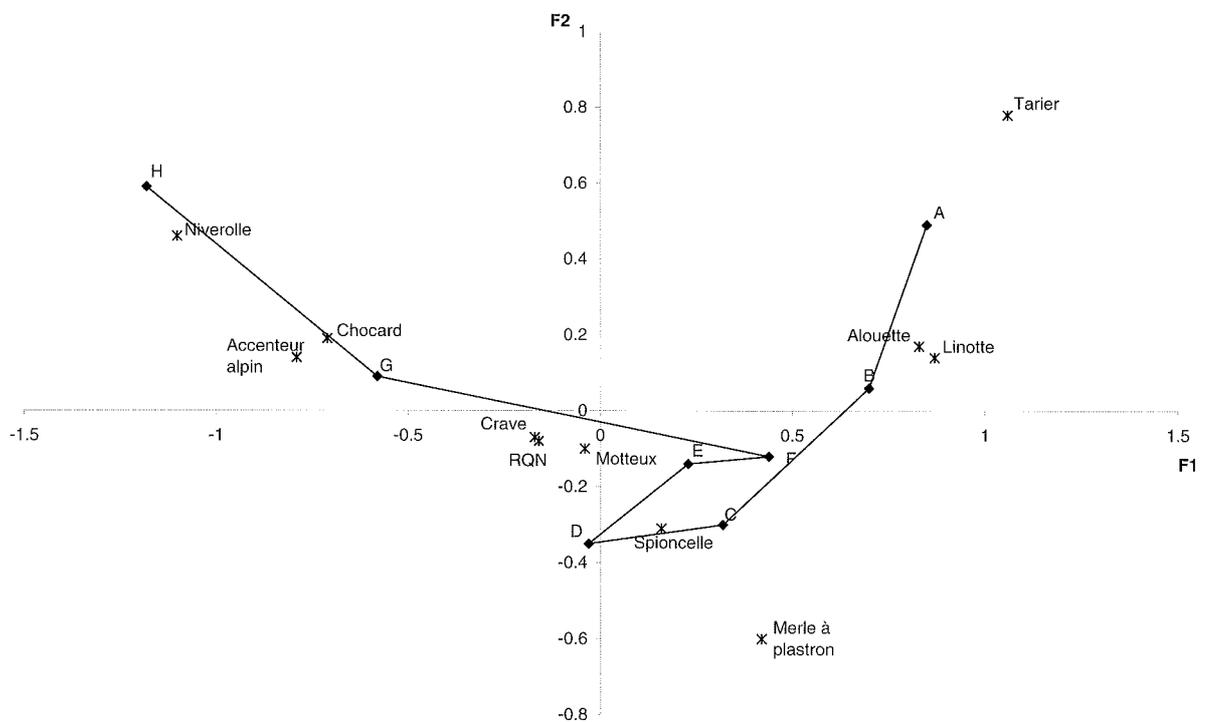
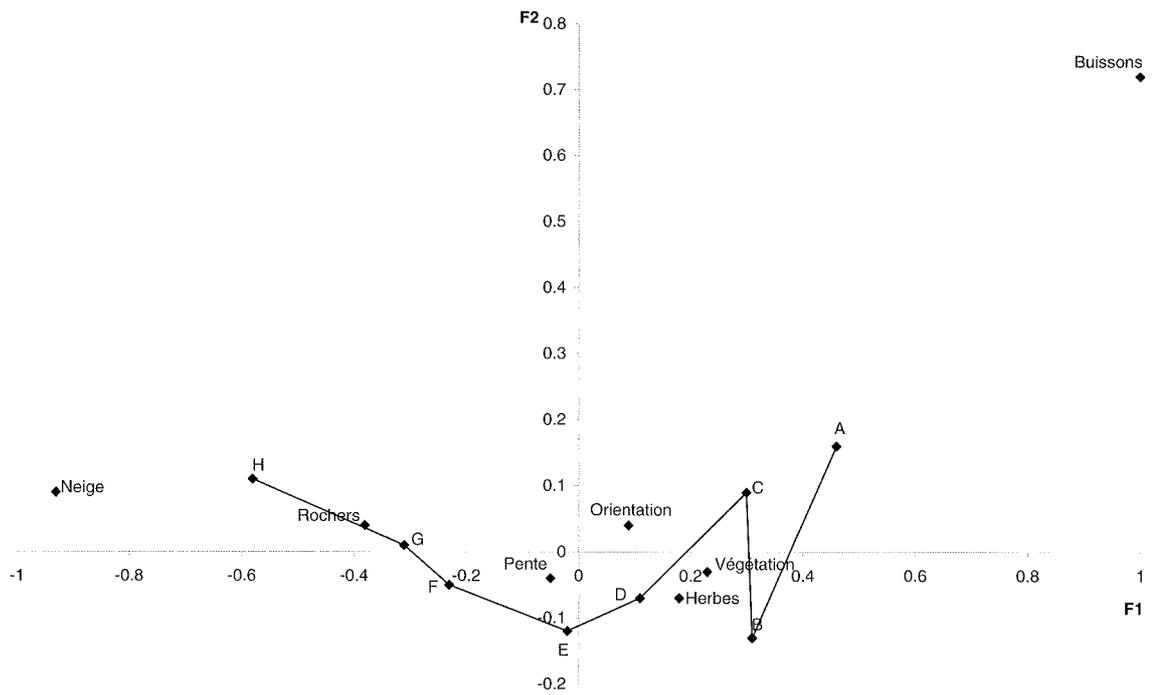
Des analyses multivariées (A.F.C. et A.C.P.) ont été conduites sur les matrices rassemblant aux divers niveaux les fréquences aviennes (11 espèces majeures) et / ou les valeurs moyennes des facteurs mésologiques ; le premier axe de ces analyses porte l'essentiel de l'information et s'organise en fonction de l'altitude, pour les milieux (fig.11a ; des buissons à la neige) comme pour les espèces (fig.11b ; du Tarier des prés à la Niverolle). Ces analyses confirment l'existence des groupes avifaunistiques précédemment reconnus (*cf.* tableau III / fig. 2) et leurs affinités avec des facteurs mésologiques eux-mêmes gradués (*cf.* tableau II / fig. 3).

Ajoutées aux ruptures observées dans la richesse globale et les paramètres mésologiques (tableau VII), ces résultats amènent à reconnaître trois sous-ensembles écologiques dans le transect réalisé (tableau VIII), homologables aux sous-étages bioclimatiques définis par les phytoécologues. Le sous-ensemble I est "tiré" par la variable Buissons (seule ou ajoutée à la variable "Herbes" au titre de Végétation) et regroupe du Tarier des prés au Merle à plastron (la situation serait amplifiée par la prise en compte de l'Accenteur mouchet). Le sous-ensemble II, en position centrale, est déterminé par la variable Herbes (Orientation et Pente sont à leurs valeurs médianes), du Pipit spioncelle au Crave. Le sous-ensemble III est typiquement minéral (Rochers et Neige), avec le Chocard, l'Accenteur alpin et la Niverolle.

Le premier sous-ensemble couvre de 1 600 à 2 100 mètres ; la présence de la Linotte et de l'Accenteur mouchet reflète l'influence de la strate buissonnante ; à ces niveaux asylvatiques, celle du Merle à plastron n'est pourtant pas exceptionnelle pour une espèce réputée forestière (ISENMANN, 1985). La richesse moyenne est (relativement) élevée, avec en moyenne 4 espèces par station, tout comme la biodiversité calculée selon SHANNON et WEAVER, voisine de 3,7 bits. Les rochers laissent la plus large part à la végétation d'adret qui, à de telles cotes, n'est en rien climacique (isotherme annuelle locale + 2,5°C) ; le peuplement végétal correspond donc à **des pâturages gagnés sur la forêt** (hors stations particulières) : nous sommes dans le **sous-étage subalpin supérieur**, dont le climax est arboré.

Le second sous-ensemble occupe de 2 100 à 2 550 mètres, à partir duquel diminue la couverture herbacée, avec elle l'Alouette (des champs) et le Tarier (des prés). La richesse stationnelle est de l'ordre de 3 espèces, la biodiversité voisine de 3,1 bits. L'élément minéral (rochers, eau, neige) progresse, au détriment des formations buissonnantes (lande subalpine). Le peuplement herbacé, encore important, correspond ici à une **pelouse climacique**. Les oiseaux présentent de large amplitude altitudinale, comme le Rougequeue noir, connu dès la plaine, et même le Pipit spioncelle, apparu dès le montagnard supérieur. L'isotherme annuelle 0°C étant ici située à 2 585 mètres, il est manifeste que ce sous-ensemble correspond au **sous-étage alpin stricto sensu** des phytoécologues.

Le dernier sous-ensemble débute à 2 550 mètres ; les fréquences moyennes de l'Accenteur alpin (52 contre 41 % dans le sous-ensemble précédent), du Chocard (40 contre 33 %) et de la Niverolle (16 % contre 15 %), sont à leur maximum, comme la neige et les rochers. La richesse stationnelle (2 espèces en moyenne) est à son minimum, ainsi que la diversité calculée selon Shanon et Weaver, voisine de 2,7 bits. Ces niveaux correspondent au **sous-étage nival**, qui voit la disparition de la présence ornithologique régulière, au-delà de 3 000 mètres.



Figures 11a,b. Plans F₁- F₂ d'une analyse multivariée (A.F.C. = Analyse factorielle des correspondances) situant les niveaux altitudinaux (de A à H) en fonction des facteurs mésologiques (11a) et des oiseaux (11b).

	Sous-ensemble I A + B+ C 34 stations	Sous-ensemble II D + E + F 82 stations	Sous-ensemble III G + H 25 stations
Limites altitudinales	1 600 – 2 100 m	2 100 – 2 550 m	2 550 – 2 900 m
Richesse spécifique	4.09 (1.73) sp. **	3.29 (1.37) sp. ***	2.04 (0.89) sp.
Fréquences aviennes %			
Niverolle alpine	0	15	16
Accenteur alpin	6	41	52
Chocard à bec jaune	21	33	40
Crave à bec rouge	6	15	12
Traquet motteux	15	24	12
Rougequeue noir	41	59	32
Pipit spioncelle	82	88	28
Merle à plastron	24	10	0
Alouette des champs	18	8	0
Linotte mélodieuse	35	6	0
Tarier des prés	29	2	4
Accenteur mouchet	18	2	0
Sizerin flammé	9	1	0
Pipit des arbres	12	0	0
Caractères biologiques			
B.C. stationnelle	63 (10)	65 (9)	49 (12)
Biomasse stationnelle	371 g	386 g	261 g
B.C. individuelle	15.6 (1.7)	19.7 (2.6)	24.4 (6.3)
Biomasse individuelle	51 g	71 g	96 g
Régime alimentaire	2.2 (0.1)	2.1 (0.1)	2.4 (0.2)
Investissement parental	3.0 (0.2)	2.9 (0.2)	2.5 (0.3)
Indice de sédentarité	2.1 (0.4)	3.1 (0.3)	4.2 (0.5)
Indices mésologiques			
Buissons	0.38 (0.65) **	0.05 (0.22) *	0.00
Herbes	2.59 (0.57) NS	2.50 (0.80) ***	1.64 (0.86)
Végétation	2.97 (0.97) *	2.55 (0.80) ***	1.64 (0.86)
Rochers	1.00 (0.95) **	1.61 (0.84) **	2.08 (0.86)
Pente	2.21 (0.77) NS	2.35 (1.17) NS	2.20 (1.19)
Orientation	3.59 (1.05) **	3.02 (0.98) NS	3.12 (1.13)
Neige	0.03 (0.17) ***	0.82 (0.79) **	1.40 (1.00)
Eau	0.44 (0.50) **	0.21 (0.41) NS	0.20 (0.41)

Tableau VIII. Caractéristiques biologiques et écologiques des 3 sous-ensembles altitudinaux de l'avifaune supra-forestière

En ce qui concerne les caractères biologiques, l'indice de sédentarité et la biomasse individuelle augmentent corrélativement à travers les trois sous-ensembles, connaissant leurs valeurs maximales aux plus hauts niveaux. En revanche, la situation est duale et inversée pour la biomasse stationnelle, ce qui peut laisser penser à un rôle limitant du paramètre "ressources nutritionnelles". Ces biocaractères sont portés à leur maximum à la frange supérieure du sous-étage nival (niveau H, cf. tableau V-VII), au delà de 2 700 mètres, où 2 espèces (Chocard et Accenteur alpin) sur 6 fournissent à elles seules plus de la moitié des occurrences.

2. SOUS-ENSEMBLES FONCTIONNELS

Les résultats plaident en faveur d'une distinction bipolaire entre milieux prairial (végétal) et rocheux (minéral). Pour autant, nous avons noté le rôle important tenu par la strate buissonnante dans l'étagement global de la richesse avifaunistique ; en d'autres termes, notre analyse reconnaît l'importance de la **lande subalpine**, formation de transition entre pâturages (= milieu paraclimacique, potentiellement ligneux) et pelouses (= milieu climaciquement herbacé). Pour préciser ce point, une simulation a été conduite en éliminant les 14 stations du transect présentant une strate buissonnante, ramenant ainsi leur nombre à 127 stations exclusivement herbacées. Après cette épuration du paramètre "physionomie végétale", des résultats assez différents sont obtenus pour l'évolution altitudinale du milieu et de l'avifaune (tableau IX). Il n'y a notamment plus de différence de richesse avienne entre pâturages (1 600 - 2 100 m) et pelouses (2 100 - 2 550 m), dont les couvertures herbacées présentent d'ailleurs des valeurs identiques ; au-delà (sous-étage nival), l'élément minéral (rochers et neige) élimine une partie du végétal et prend le dessus, d'où baisse (et spécialisation) consécutive(s) de l'avifaune.

	Sous-ensemble I' A' + B' + C' 24 stations		Sous-ensemble II' D' + E' + F 78 stations		Sous-ensemble III' G + H 25 stations
Limites altitudinales	1 600 - 2 100 m		2 100 - 2 550 m		2 550 - 2 900 m
Richesse spécifique	3.36 sp.	NS	3.28 sp.	***	2.04 sp.
Fréquences aviennes %					
Niverolle alpine	0		14		16
Accenteur alpin	6		44		52
Chocard à bec jaune	13		35		40
Crave à bec rouge	4		15		12
Traquet motteux	17		24		12
Rougequeue noir	38		58		32
Pipit spioncelle	83		87		28
Merle à plastron	21		9		0
Alouette des champs	38		13		0
Linotte mélodieuse	29		5		0
Tarier des prés	29		3		4
Accenteur mouchet	4		0		0
Sizerin flammé	4		1		0
Pipit des arbres	8		0		0
Indices mésologiques					
Herbes	2.50	NS	2.49	***	1.64
Rochers	1.13	**	1.63	**	2.08
Neige	0.00	***	0.83	**	1.40

Tableau IX. Caractéristiques faunistiques et écologiques des 3 sous-ensembles altitudinaux de l'avifaune supra-forestière, après élimination des stations buissonnantes

Le sous-ensemble I' perd 10 stations par rapport à I (soit le tiers), le sous-ensemble II' en perd seulement 4 (soit le vingtième) et III' n'en perd aucune. Les espèces aviennes dont nous avons reconnu l'inféodation aux buissons sont évidemment décimées : au total, l'Accenteur mouchet perd 7 contacts sur 8, la Linotte 6 sur 17, le Sizerin 2 sur 4 et le Tarier des prés 3 sur 13 ; la richesse stationnelle moyenne fait évidemment les frais de cette réduction. À l'inverse, le milieu "landes" représenté par les 14 stations éliminées (altitude moyenne : 1978 +/- 213 m) présente une richesse moyenne de 4.86 (1.79) espèces, statistiquement supérieure à celle des tranches herbacées homologues (A à E, 72 stations), soit 3.32 (1.54) espèces ($t = 3.29$; d.d.l. = 84 ; $p = 0.001$). Plus précisément, si l'on considère plus en détail (tableau X) les différences de richesse entre les deux échantillons incluant ou non les stations buissonnantes, on s'aperçoit qu'elles sont essentiellement dues à la tranche C, entre 1 950 et 2 100 mètres, à la limite supérieure du sous-étage subalpin.

Niveaux	A	B	C	D	E	F	G	H	
Altitude (m)	1 600	1 800	1 950	2 100	2 250	2 400	2 550	2 700	2 900
Stations avec ou sans buissons									
nombre	8	8	18	22	30	30	18	7	
richesse stationnelle	4.25	3.63	4.22	3.09	3.33	3.40	2.06	2.00	
moyenne (écart-type)	1.39	0.50	2.10	1.48	1.63	1.00	0.87	1.00	
sans buissons									
nombre	4	7	13	19	29	30	18	7	
richesse stationnelle	4.50	3.43	3.23	3.00	3.38	3.40	2.06	2.00	
moyenne (écart-type)	0.91	0.98	1.48	1.53	1.60	1.00	0.87	1.00	

Tableau X. Comparaison des richesses stationnelles des 8 niveaux altitudinaux de l'avifaune supra-forestière, avec ou sans les stations buissonnantes

La différence entre les richesses de ces deux niveaux est toutefois à la limite de la signification ($t = 1.54$; $p = 0.065$), étant surtout due à deux stations particulièrement riches en buissons (indice 2), abritant - entre autres - l'Accenteur mouchet.

CONCLUSION

Natura non facit saltus, la nature ne fait pas de sauts, elle a horreur du vide et ignore les discontinuités : sous la plupart des cieux, les milieux naturels se succèdent graduellement, la brousse (strate arbustive) et la lande (strate buissonnante) faisant ici transition entre forêt et formations herbacées. D'un point de vue anthropocentriste, le phénomène est souvent méconnu, ou sinon déploré : l'aulne vert et le rhododendron n'ont évidemment pas la même utilité (économique) que le bois ou le foin, même si leur présence modèle le paysage et accroît la biodiversité à tous les niveaux d'organisation biologique.

Nous avons précédemment constaté, après bien d'autres, l'existence d'un continuum de richesse avifaunistique de la plaine aux cimes, même si des ruptures de pentes marquent certains niveaux, dont l'interface entre étages subalpin et alpin, justement. L'analyse plus fine à laquelle nous nous sommes livré permet d'imaginer ce que serait la situation en l'absence de transition nuancée entre milieux boisé et prairial : entre arbre et herbe, une chute brutale de la richesse avienne serait observée, puis celle-ci resterait sensiblement constante (malgré le refroidissement) tout au long des sous-étages subalpin déboisé et alpin *sensu stricto*, non boisé, jusqu'à ce qu'une nouvelle discontinuité mésologique se produise au delà de l'isotherme annuelle 0°C, vers le milieu minéral dominant du sous-étage nival.

C'est reconnaître ainsi à la lande subalpine un rôle d'écotone tout à fait classique : participant à la fois des milieux herbacés et ligneux *pro parte*, ce milieu intermédiaire apporte un complément de richesse avienne

qui, entre 1 600 et 2 100 mètres, vient compenser l'importante différence notée entre pâturages (subalpins) et milieux ligneux (boisés ou non) de mêmes cotes, dont la richesse stationnelle moyenne (8 +/- 4 espèces) est égale au double de celle des milieux herbacés homologues (4 +/- 1 espèces). Le phénomène est confirmé en envisageant dans le même esprit la brousse subalpine qui apporte à l'avifaune nicheuse son lot d'espèces, originales (Tétras lyre) ou ubiquistes (Fauvette des jardins, Rousserolle verderolle) : pour 12 stations arbustives (mais non arborées) situées entre 1 700 et 2 300 mètres (dont la moitié au dessus de 2 100 m), la richesse moyenne (7 +/- 3 espèces) est nettement supérieure à celle des milieux buissonnants / herbacés homologues. Les effets de l'altitude restent de second ordre à cette échelle ; toutefois, les deux stations les plus pauvres (2 et 4 espèces) sont situées au-dessus de 2 100 mètres.

Sauf à être fermée, la lande n'empêche pas la présence d'espèces praticoles dans les plages herbacées résiduelles ou proches (Pipit spioncelle et Tarier des prés, notamment) ; pas davantage d'ailleurs, landes et pelouses colonisées par l'élément minéral (blocs, éminences) ne s'opposent à la présence d'oiseaux en principe inféodés aux niveaux supérieurs (Merle de roche, Rougequeue noir). Ce phénomène de superposition (ou de juxtaposition) faunistique serait d'ailleurs plus important encore si l'on considérait seulement la dimension "nourriture" des niches écologiques, puisque la plupart des espèces rupicoles se nourrissent sur les alpages (cas du Crave à bec rouge notamment). Pour autant, l'analyse ne méconnaît pas l'existence de deux pôles ornithologiques respectivement "praticole" et "rupicole", se relayant en altitude de telle sorte que les niveaux extrêmes hébergent des avifaunes nidificatrices aux caractères biologiques (taille et investissement parental, nourriture et régime alimentaire) éminemment distincts, conformément à la loi écophysologique des surfaces corporelles régie par le refroidissement altitudinal.

Remerciements. Ils vont aux cinq membres du CORA-Savoie ayant effectué ces relevés ornithologiques d'altitude : Jean-Noël AVRILLIER, Marc DOMENGET, André MIQUET, Nelly MOINE et Hubert TOURNIER.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- CALLENGE (C.), BIRKAN (M.) ET LEBRETON (PH.), 2003. Separation of ecological niches of Galliform mountain birds in the Northern Alps (Vanoise National Park) - *Game & wildlife science*, 20 : 259-285.
- CATZEFLIS (F.), 1975. Remarques sur la nidification rupestre de la Niverolle *Montifringilla nivalis* - *Nos Oiseaux*, XXXIII : 64-65.
- CATZEFLIS (F.), 1978. Sur la biologie de reproduction du Pipit spioncelle alpin. *Nos Oiseaux*, XXXIV : 287-302.
- DEJONGHE (J.-F.), 1984. *Les Oiseaux de montagne*. Maisons-Alfort : Point vétérinaire. 310 p. (Collection les oiseaux dans leur milieu naturel).
- DELESTRASSE (A.), 1989. Quelques facteurs influençant la répartition des Chocards dans la vallée de Chamonix. *Acta biologica montana*, 9 : 193-102.
- DENDALETCHÉ (C.) ET SAINT-LEBE (N.), 1988. Le Chocard à bec jaune *Pyrrhocorax graculus*. *Acta biologica montana*, 8 : 147-170.
- DESMET (J.-F.), 1988. Le Lagopède alpin *Lagopus mutus helveticus* dans les Alpes françaises septentrionales; descriptif de l'habitat en haute-vallée du Giffre. Dans : *Actes du Colloque Galliformes de montagne (Grenoble ; 1987)* / Office national de la chasse. Paris : Secrétariat d'Etat auprès du Premier ministre chargé de l'environnement. p. 129-61.
- FRAMARIN (F.), 1982. Première enquête sur la population de l'Aigle royal dans le Parc National du Grand Paradis. *Acta biologica montana*, 1 : 281-292.
- GEROUDET (P.), 1957. Observations sur le Traquet tarier au Val Ferret. *Nos Oiseaux*, XXIV : 109-117.
- GEROUDET (P.) ET CUISIN (M.), 1998. *Les Passereaux d'Europe*. 4ème édition. Neuchâtel : Delachaux et Niestlé. 2 tomes, 405 et 512 p.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM (U. N.), BAUER (K. M.) ET BEZZEL (E.), 1981. Le tétras lyre *Tetrao tetrix* L. 1758. *Bulletin mensuel - Office national de la chasse*. Numéro scientifique et technique, déc. 1981 : 3-86.
- ISENMANN (P.), 1985. Nidification rupestre et prédation sur un lacertid du Merle à plastron (*Turdus torquatus alpestris*) en Savoie. *Alauda*, 53 : 231-232.
- LEBRETON (Ph.), LEBRUN (Ph.), MARTINOT (J.-P.), MIQUET (A.) ET TOURNIER (H.), 2000. Approche écologique de l'avifaune de la Vanoise. *Trav. sci. Parc natl. Vanoise*, XXI : 5-304.

- MARTINOT (J.-P.), 1983. L'Aigle royal (*Aquila chrysaetos*) dans le département de la Savoie, plus particulièrement dans le Parc national de la Vanoise. *Trav. sci. Parc natl. Vanoise*, XIII : 175-181.
- PACCAUD (O.), 1989. Les oiseaux. Dans : *Guide du Naturaliste dans les Alpes / J.-P. Schaer et al.* Neuchâtel : Delachaux et Niestlé. 2ème édition. (Collection les guides du naturaliste). [partie] VIII, p. 345-371.
- PRAZ (J.-C.), 1976. Notes sur l'Accenteur alpin *Prunella collaris* dans le Val d'Hérens (Valais). *Nos Oiseaux*, XXXIII : 257-264.
- SCHMID (H.), LUDER (R.), NAEF-DAENZER (B.), GRAF (R.) et ZBINDEN (N.), 1998 - *Atlas des oiseaux nicheurs de Suisse*. Sempach, Suisse : Station ornithologique/Schweizerische Vogelwarte. 574 p.

