

# La biodiversité animale sur le mont Ventoux

par Jacques BLONDEL

*Je dédie cet article à Paul du Merle, passionné du mont Ventoux qui coordonna avec compétence et rigueur le programme de recherche organisé par la Délégation générale à la recherche scientifique et technique*

***Les études à long terme qui ont été menées sur le Ventoux depuis plus de trente cinq ans, en ont fait un des rares sites qui permette d'avoir le recul nécessaire pour apprécier un certain nombre de changements, notamment pour la faune et plus spécialement l'avifaune, décrites dans cet article. Les grands reboisements et la diversité des formations forestières du massif ont joué un rôle important sur les peuplements et populations d'oiseaux.***

## Une montagne de recherches dans une montagne d'exception

Le mont Ventoux est certainement, de tous les massifs montagneux français, celui qui a été l'objet des recherches scientifiques les plus soutenues, les plus approfondies et les plus variées. A la suite du Père Laval qui en entreprit l'ascension en 1711 dans le but d'en déterminer la hauteur et la latitude, se succédèrent, pratiquement sans interruption jusqu'à nos jours, toute une série de curieux et de savants, puis de chercheurs, amateurs ou professionnels, versés dans les disciplines les plus diverses : botaniques surtout, mais aussi zoologiques, géologiques, pédologiques, climatologiques, sans oublier, bien sûr, les recherches en sciences forestières qui avaient là l'opportunité de se déployer sur un territoire et un modèle d'étude d'exception. C'est Jean-Henri Fabre qui donne vraiment le coup d'envoi des recherches zoologiques avec ses fameux travaux entomologiques, discrètement évoqués dans une savoureuse description de sa vingt-troisième ascension de la montagne. Il faut dire que la position biogéographique du mont Ventoux aux confins des biomes médio-européen, alpin et méditerranéen, sa puissance altitudinale, son orientation est-ouest qui permet de fortes oppositions de versants, et sa situation d'éperon avancé de l'arc préalpin français, font de ce massif un espace biologique exceptionnel où s'affrontent et s'entremêlent des tendances écologiques et biogéographiques singulièrement contrastées.

Dès la fin des années 1950, l'INRA (Institut national de la recherche agronomique) engage des travaux sur les insectes nuisibles aux forêts, d'abord sur la chenille processionnaire du pin, qui cause des dommages considérables aux pineraies du massif, puis à d'autres insectes. J'y reviendrai plus loin. D'autres équipes du CNRS, du Muséum national d'histoire naturelle et des Universités engagent dans les années 1960 des études sur d'autres composantes de la faune, attirées qu'elles sont par la diversité des milieux que présente le massif et une tradition de recherche déjà solidement établie (Cf. article p. 333).

Ces recherches furent largement facilitées par une action concertée multidisciplinaire intitulée « Equilibres biologiques au mont Ventoux » qui s'est déroulée de 1972 à 1978 sous les auspices et grâce au financement de la Délégation générale à la recherche scientifique et technique (DGRST). Ce fut une belle histoire dont Paul du Merle, spécialiste mondial des Bombylides, mais surtout connu au Ventoux pour ses magnifiques travaux sur la tordeuse verte des chênes et les fourmis, assura la coordination (Cf. *La Terre et la Vie* 1978, suppl. 1). S'appuyant sur les travaux des phytoécologistes qui établirent la trame des habitats représentés au Ventoux, telle qu'elle peut se caractériser par la végétation, ces travaux portèrent sur de nombreux groupes animaux de vertébrés (oiseaux, reptiles) et d'invertébrés (fourmis, acridiens, lépidoptères, araignées, vers, nématodes, etc.).

**Photo 1 :**

Le Circaète est bien représenté au mont Ventoux, cet aigle ne se nourrit que de serpents  
Photo J. Blondel.



## Une montagne aux confins des biomes méditerranéen et médio-européen

Nombre de ces travaux insistèrent sur les conséquences, en termes de diversité biologique, de la position géographique du mont Ventoux, promontoire dominant la vallée du Rhône et la dépression du Comtat et dernier massif franchement alpin appartenant à la chaîne des Préalpes calcaires. Les recherches menées sur les oiseaux permirent de préciser l'origine et la composition biogéographique des faunes. Avec une centaine d'espèces d'oiseaux nicheurs — auxquelles s'ajoutent un cortège impressionnant d'espèces migratrices et hivernantes — le massif est riche d'espèces aux origines variées, car sa situation géographique et sa structure en anticlinal orienté ouest-est en font un point de convergence de faunes thermophiles, de type méditerranéen en adret, et de faunes médio-européennes, voire montagnardes, en ubac. S'y ajoute une faune xérophile et rupicole représentée, par exemple, par le merle de roche, le bruant fou ou encore le traquet oreillard. A ce titre, le Ventoux est plus riche que les deux ensembles montagneux qui le flanquent au nord et au sud : les reliefs des Baronnies et du Diois d'une part, les massifs pyrénéo-provençaux (Luberon, Alpilles, Sainte-Victoire) d'autre part. Cette situation se traduit par un remarquable télescopage des faunes puisqu'à l'échelle du massif cohabitent des espèces « froides » d'origine boréale comme le pic noir, la chouette de Tengmalm, le merle à plastron ou le pipit spioncelle, et des espèces thermophiles franchement méditerranéennes comme le groupe des Fauvettes méditerranéennes du genre *Sylvia*. L'examen de l'évolution de la composition biogéographique de l'avifaune du Ventoux, le long d'un gradient altitudinal s'échelonnant du piémont au sommet de la montagne, révèle que c'est surtout aux altitudes intermédiaires, entre 800 m et 1600 m, que la participation des espèces « nordiques » est la plus forte. Ce phénomène résulte essentiellement de l'influence considérable des massifs forestiers, souvent de reboisement, qui constituent aujourd'hui un manteau presque continu dans cette tranche altitudinale.

Quant aux éléments méridionaux au sens large, qui évitent la forêt, ils sont relégués,

soit aux altitudes inférieures, dans les garrigues, cultures et milieux variés inaccessibles à de nombreuses espèces sylvatiques, soit dans les milieux dépourvus de couvert forestier de la calotte sommitale, où se rencontrent plusieurs espèces de type « azonal », largement distribuées en Europe dans les milieux herbacés et buissonnants bas, comme l'alouette des champs ou la linotte mélodieuse.

C'est donc au pied et au sommet du Ventoux que se rassemblent les espèces aux origines les plus diverses, les grands massifs forestiers ayant une avifaune foncièrement homogène participant pour son immense majorité du vieux stock sylvatique européen.

Des remarques du même ordre ont été faites sur les faunes d'araignées étudiées par J.-F. Cornic (1978). Avec 24 familles répertoriées, le Ventoux compte des représentants de la grande majorité des familles représentées en France. Cette faune est constituée de quatre éléments :

- une majorité d'espèces communes sur l'ensemble de la France et de l'Europe, un peu comme les oiseaux forestiers des étages intermédiaires de la montagne,

- une trentaine d'espèces caractéristiques des régions chaudes du sud de l'Europe et qui remontent le long des pentes du Ventoux à la faveur de stations bien exposées et abritées du vent,

- des espèces franchement alpines qui sont ici à la limite de leur aire de répartition (genres *Drassodes*, *Oardosa*, *Alopecosa*),

- et, enfin, des espèces d'Europe tempérée qui sont ici en limite sud de leur aire de distribution.

## Des études sur la biodiversité avant l'heure

Le capital de données accumulées sur le massif, notamment celles des années 1970, permit de se faire une bonne image de sa biodiversité, à une époque où ce terme n'existait pas encore<sup>1</sup>. De nombreux groupes animaux sont bien connus pour la richesse spécifique de leurs peuplements, mais aussi pour leur structure et dynamique au sein des mosaïques d'habitats. Un plan d'échantillonnage fut construit pour établir le diagnostic de la structure des peuplements d'oiseaux en

fonction de la structure des habitats, grâce aux cartes phytogéographiques dressées par les botanistes de Marseille dans le cadre de l'action concertée de la DGRST. Là encore, la structure forestière du massif et la diversité exceptionnelle des formations végétales qui y sont représentées, étaient particulièrement propices à la mise en évidence des normes de sélection de l'habitat par les différentes espèces. On a pu démontrer par de grandes séries de dénombrements d'oiseaux effectués à l'aide de méthodes appropriées (voir BLONDEL 1978), que les descripteurs écologiques qui apportent le plus d'information sur les normes de sélection de l'habitat, donc sur la distribution des espèces, sont la première espèce végétale dominante, la stratification de la végétation, la hauteur du toit de cette dernière et l'altitude. Distribués dans les trois dimensions de l'espace, les oiseaux sont davantage sensibles à l'organisation du décor végétal qu'à l'identité des essences ; ce sont de bons architectes, mais de piètres botanistes ! L'approche permet de détecter de bons indicateurs de biodiversité des différentes séries de végétation, car l'étude combinée des profils écologiques des espèces a permis de déterminer avec une grande précision les préférences écologiques de chaque espèce.

Dans le même ordre d'idées, une étude comparable fut entreprise sur les peuplements de fourmis et d'acridiens par du Merle et Luquet (1978). L'objectif était de mettre en évidence les rapports liant les espèces et les peuplements de ces deux groupes d'insectes aux conditions d'habitat très diverses que présente le Ventoux. Comme pour les oiseaux, les milieux ont été définis sur des critères phytoécologiques. Au total, 64 espèces de fourmis et 31 espèces d'acridiens ont été observées sur le massif, ce qui est un score remarquable si on le compare à ceux que l'on peut relever sur des espaces de superficie analogue dans d'autres régions. Une analyse fine des normes de distribution des espèces a permis de calculer pour chacune sa distribution altitudinale et son amplitude écologique. L'analyse de l'incidence de divers facteurs du milieu sur la distribution des espèces a révélé le rôle fondamental du régime des températures qui se répercute sur les insectes par une zonation altitudinale très marquée.

Il s'est avéré que plusieurs espèces de fourmis sont de redoutables prédatrices d'œufs d'insectes, y compris d'insectes nuisibles aux

1 - Le terme « biodiversité », attribué à tort à Edward O. Wilson a été utilisé pour la première fois par Walter G. Rosen dans les années 1980 pour stigmatiser l'érosion de la diversité biologique.



arbres. A cet égard, les clairières forestières jouent un rôle important dans les équilibres forestiers, car elles permettent l'installation à proximité immédiate de la forêt d'une faune variée de fourmis qui ne nichent pas en forêt, mais exercent dans le sous-bois une activité prédatrice qui a certainement une influence non négligeable dans la mesure où de nombreux insectes liés aux forêts passent une partie de leur vie (stades nymphal ou imaginal) dans l'un ou l'autre de ces milieux.

A ma connaissance, peu de travaux ont été entrepris sur les reptiles et amphibiens du Ventoux, à l'exception notable de la Vipère d'Orsini (*Vipera ursinii*) dont il faut faire une mention spéciale, car il s'agit d'une petite vipère endémique des montagnes sèches du sud de la région Paléarctique, dont il existe une douzaine de populations très localisées et menacées en France, dont celle du mont Ventoux, isolée à l'extrémité occidentale de son aire de distribution. Son habitat se situe sur les crêtes et replats secs des étages montagnard et subalpin, préférant les expositions orientées à l'est et au sud-est. Le cadre végétal de son habitat comporte des pelouses alternant avec des arbustes au port souvent en coussinet comme le genévrier nain. C'est très souvent à la bordure de ces végétaux qu'on peut avoir la chance de l'observer. Cette vipère a été l'objet de travaux détaillés par BARON (1997), qui a décrit dans le détail son habitat, sa biologie et sa démographie. C'est un petit serpent ovovivipare d'une quarantaine de centimètres au maximum, qui mène une vie discrète, passant facilement inaperçu surtout que sa colo-

ration gris brun le camoufle parfaitement et qu'il est très craintif. Il n'est actif que quelques mois par an et choisit l'immobilité ou la fuite discrète lorsqu'on s'en approche. Malgré un cycle saisonnier qui correspond à la période de forte fréquentation humaine, cette vipère est pratiquement inconnue de la plupart des gens qui fréquentent la montagne, surtout qu'elle est discrète et peu agressive au point qu'on ne connaît pas de cas de morsure qui, de toute façon, seraient sans gravité. L'essentiel du régime alimentaire de l'animal est composé d'orthoptères qu'il trouve en fortes quantités dans les espaces herbacés qui constituent l'une des composantes essentielles de son habitat. L'une des principales menaces est la remontée de la forêt qui rétrécit et fragmente les espaces de pelouse dont elle a besoin pour se nourrir. La présence régulière sur son habitat d'affleurements rocheux fissurés ou de tas de pierre permet à l'animal d'hiberner sur son territoire.

### Les heureuses conséquences sur la biodiversité des grands travaux de reboisement

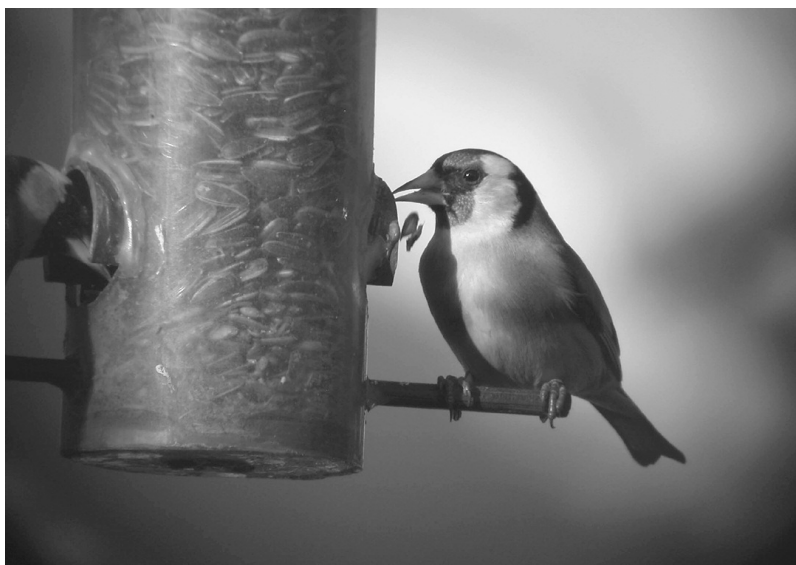
Toutes les analyses effectuées sur les peuplements d'oiseaux, notamment les analyses multivariées de type Analyse factorielle des correspondances, confirment que l'avifaune des reboisements ne diffère pas significativement de celle des îlots forestiers spontanés qui persistent localement et qui servent de référence à une étude réalisée dans les années 1970 sur l'influence des reboisements sur les peuplements d'oiseaux (BLONDEL 1976). Un diagnostic écologique des communautés d'oiseaux a été mené dans douze formations forestières spontanées et artificielles du massif, ce qui permet en quelque sorte d'avoir un retour d'expérience sur les reboisements. L'analyse des résultats révéla que :

– Cinquante et une espèces, soit la moitié de l'avifaune nicheuse totale du Ventoux, ont été recensées dans ces forêts. L'examen de la répartition des espèces dans les différentes formations a montré que les reboisements ont « reconstruit » une avifaune forestière qui n'était pas significativement différente de celle des forêts spontanées. Autrement

#### Photo 2 :

Le Chardonneret est un oiseau granivore très caractéristique des boisements de conifères

Photo J. Blondel



dit, l'Homme a indirectement réintroduit ce que sa hache et la dent de ses moutons avaient fait disparaître au cours des siècles. Pour faire bref, les reboisements ont réinstallé la sittelle et les roitelets là où les bûcherons et pasteurs avaient mis les fauvettes passerinette et pitchou.

– A l'époque de l'étude, l'habitat le plus riche et le plus diversifié était la cédraie. Elle était caractérisée alors par une structure multistrate particulièrement favorable à la biodiversité, car la première génération de cèdres, ceux qui furent plantés dans les années 1860, avait recréé une ambiance forestière et permis le retour de toute une flore composée d'érables, de chênes, d'amélanchiers et de leurs accompagnatrices du sous-bois. Le traitement en futaie jardinée par bouquets était particulièrement favorable à l'avifaune, qui comportait quelques espèces emblématiques comme le pic noir et l'autour des palombes. Certains esprits chagrins, écologistes radicaux, prétendent que le Cèdre, espèce introduite, n'a rien à faire en France. Mais c'est oublier deux choses. D'abord que l'espèce a existé dans notre pays avant son éradication par la dernière glaciation du Würm ; l'Homme a simplement contribué à le remettre en place. Ensuite que le Cèdre de l'Atlas est l'une des trois espèces méditerranéennes de Cèdre et fait donc, à ce titre, partie intégrante de la flore du Bassin.

– La richesse et la diversité des peuplements d'oiseaux sont étroitement fonction de la diversité de structure de la végétation. Les oiseaux réagissent de la même façon à ce paramètre de structure, que la formation soit spontanée ou de reboisement. C'est ainsi que la diversité floristique et de structure végétale de ce bel espace boisé qu'est la cédraie, crée la gamme complète des habitats de notre avifaune forestière qui comporte des grands rapaces arboricoles (autour des palombes), des oiseaux qui creusent leur loge de nidification dans les grands arbres (pic épeiche et pic noir) — au grand dam des forestiers — mais ils ont d'autres fonctions régulatrices pour la forêt, des espèces de buissons (fauvettes, pouillots), des espèces qui se nourrissent et nichent dans les branches mortes (rouge queue à front blanc, mésange huppée), tout le cortège des oiseaux qui nichent et se nourrissent dans les arbres (mésanges, sittelles, grimpereaux, fringilles) et enfin les espèces qui nichent et se nourrissent au sol (bécasse, pinson).

– Plus le paysage forestier est varié, plus la communauté contient des espèces rares et exigeantes dans le choix de leur habitat car l'évolution a fabriqué des espèces particulières à chaque compartiment d'espace. Dans les monocultures équiennes de conifères dont la végétation est très simplifiée, on ne trouve que quelques espèces banales et ubiquistes.

– Les coefficients de ressemblance entre les différentes communautés, que les méthodes d'acquisition puis de traitement statistique des données avaient permis de calculer, sont élevés et ne permettent pas d'isoler les reboisements des formations spontanées. Huit formations, dont cinq sont spontanées (hêtraie-sapinière, pineraie de pins sylvestres, pineraie spontanée de pins à crochets, boisement mixtes de chênes pubescents x pins sylvestres, chênaie de chênes pubescents) et trois de reboisement (pineraie de pins noirs, cédraie, pineraie artificielle de pins à crochets), forment un ensemble homogène relié au niveau de similitude de 0,75, ce qui est très élevé.

L'étude des mécanismes d'occupation de l'espace par les oiseaux, notamment dans le milieu le plus riche, la cédraie, et dans le plus pauvre, la pineraie artificielle de pins à crochets, permet de conclure que le succès des aménagements forestiers est d'autant meilleur que ces aménagements ont pour effet d'augmenter la diversité de structure de la végétation (traitement en futaie jardinée) et respectent le retour spontané d'une proportion importante de feuillus. La mixité est toujours avantageuse dans les reboisements en conifères, car c'est elle qui permet la reconstitution d'une véritable ambiance forestière, si favorable à la biodiversité.

### Photo 3 :

Le Gobemouche noir est une espèce migratrice sur le déclin comme presque tous les migrateurs transsahariens  
Photo J. B.



Les oiseaux ne furent pas les seuls bénéficiaires des grands travaux de reboisement du mont Ventoux (voir DU MERLE 1978). Quelle qu'ait été l'essence utilisée, les reboisements ont eu une incidence très importante sur les peuplements d'insectes des étages les plus chauds (étages méso- et supra-méditerranéen) du versant méridional. Chez les fourmis, ils ont profondément modifié l'organisation de ces peuplements, en provoquant un accroissement considérable des populations de *Lasius niger*. Alors que cette espèce est assez rare dans les formations non arborées et souvent très sèches comme beaucoup de fruticées, elle devient l'espèce dominante dans les clairières des plantations âgées et à proximité de ces plantations, ce qu'elle doit à son hygrophylie.

La faune du sol peut être utilisée comme indicatrice des changements de l'activité biologique des sols à la suite de grands travaux de reboisement. Si la structure des peuplements de nématodes ne diffère guère entre les reboisements artificiels et les peuplements forestiers spontanés, en revanche, les reboisements en cèdres et certains boisements artificiels en pin noir d'Autriche — deux essences non indigènes — semblent se caractériser par un déficit de la nématofaune phytophage.

Au total, si les reboisements ont répondu aux besoins urgents de lutte contre l'érosion, ce qui fut la motivation première de leur mise en œuvre, ils contribuèrent à revaloriser économiquement et socialement la montagne et, bien au delà des seules préoccupations économiques, ils reconstituèrent une

véritable ambiance forestière, avec toute la biodiversité qui lui est liée.

### Un laboratoire de recherche en entomologie forestière

C'est en 1956 que démarre vraiment une programmation à long terme de la recherche zoologique dans le mont Ventoux, à la faveur d'un projet de lutte lancé par l'INRA contre les attaques incessantes et dévastatrices de la chenille processionnaire du pin. L'INRA prenait alors le relais des célèbres travaux consacrés par Jean-Henri Fabre à cet insecte. Il faut dire que l'œuvre admirable de restauration forestière réalisée au Ventoux depuis le milieu du XIX<sup>e</sup> siècle justifiait pleinement qu'on prit un soin tout particulier du manteau forestier ainsi reconstitué. De fait, la plupart des grandes essences constituant la toile de fond forestière du massif, les chênes, pins et le cèdre subissent, parfois à intervalles de temps rapprochés des attaques souvent spectaculaires et dévastatrices par des ravageurs divers : processionnaires, tordeuses, pucerons, insectes des cônes, etc. Sous la direction de P. Grison, E. Biliotti et C. Vago sont alors engagées des recherches dont la logistique fut facilitée par l'établissement d'un laboratoire de campagne à Malaucène, au pied même du massif, dans les anciennes plâtrières du Groseau. La découverte d'un nouvel ennemi du ravageur, un virus, débouche rapidement sur un essai d'utilisation en vraie grandeur dans les pineraies les plus attaquées par la processionnaire. Les études portant sur cet insecte iront en s'amplifiant sous l'impulsion de Guy Démolin (Cf. article pp. 339), tandis que d'autres équipes de la Station de zoologie forestière de l'INRA s'intéresseront à d'autres insectes utiles ou nuisibles — selon la terminologie de l'INRA — coccinelles et tordeuses en particulier. Ces études avaient pour but de limiter les pullulations d'insectes ravageurs au moyen de méthodes qui soient à la fois efficaces, économiquement rentables et sans effets négatifs sur les équilibres biologiques. La mise au point de ces méthodes nécessitait au préalable de disposer d'informations précises sur la biologie générale des insectes, la dynamique de leurs populations et les relations entre ces populations et la biologie des peuplements forestiers. Ce sont donc véritablement des études

**Photo 4 :**

La Mésange bleue. Cette espèce est l'objet de suivis à long terme pour mesurer les effets du réchauffement climatique  
Photo J. B.





de biodiversité fonctionnelle, comme on les entend aujourd'hui, qui furent pratiquées.

En réalité, les travaux menés au Ventoux sur ces insectes, débordent largement le cadre de la protection phytosanitaire des seules forêts de ce massif. L'étonnante diversité des conditions d'habitat qu'on y trouve, permet d'étudier la dynamique de ces insectes dans des contextes écologiques si variés, que les résultats obtenus peuvent être aisément extrapolés à bien d'autres régions de l'aire méditerranéenne. Le Ventoux offre ainsi aux chercheurs un champ d'expérimentation exceptionnel, dont il n'existe sans doute pas d'autre exemple dans notre pays.

C'est la processionnaire du pin, le principal ennemi des pins dans tout le Bassin Méditerranéen, mais aussi — avec les scolytes — dans une large partie de la France, qui fut la première cible de ces études. Les recherches portèrent essentiellement sur la biologie, l'écologie et la démographie du ravageur ainsi que sur son cortège d'ennemis naturels (DEMOLIN 1969). L'objectif était de mettre au point et de rationaliser des méthodes de régulation fiables, peu onéreuses et respectueuses des équilibres naturels, faisant appel à la lutte directe (préparations microbiologiques ou chimiques) ou à l'utilisation de phéromones sexuelles.

Un autre ravageur forestier, la tordeuse du cèdre, a été la cible d'études approfondies par Jean-Pierre Fabre. Il s'agissait de protéger cette magnifique cédraie qui, en peuplements purs ou mélangés à d'autres essences (chêne pubescent, pin noir d'Autriche, pin sylvestre) joue un rôle forestier (et économique) majeur qui est sans doute appelé à s'accroître encore grâce à l'intérêt que la « filière bois » lui porte aujourd'hui, non seulement au Ventoux, mais dans bien d'autres secteurs méditerranéens. Le cortège faunistique d'espèces qui s'attaquent au cèdre comprend plusieurs espèces, une tordeuse, deux pucerons qui peuvent, certaines années, entraîner une défoliation totale des arbres, ainsi qu'un hyménoptère chalcidien qui s'attaque aux graines de cèdre. La dynamique des populations de la tordeuse du cèdre a été suivie pendant près de 25 ans, révélant que l'espèce présente une succession rapide de phases de pullulation, puis de récession. Quant aux deux espèces de pucerons, elles ne sont vraiment nuisibles qu'en dessous de 700 m d'altitude, donc dans des

milieux où la tordeuse est pratiquement inoffensive. Un résultat intéressant fut l'introduction réussie ces dernières années d'un parasite spécifique du puceron, l'hyménoptère *Cedrobium laportei* provenant du Maroc et qui s'est parfaitement acclimaté aux cédraies du Ventoux et du Luberon. Il s'agit du premier cas d'introduction réussie d'un entomophage en milieu forestier.

Quant aux travaux menés par Paul du Merle sur la tordeuse verte du chêne, ils sont sans doute un modèle du genre en matière de biologie appliquée, car ils se sont toujours appuyés sur un solide corpus de biologie fondamentale. Avec le bombyx disparate, cette tordeuse est certainement le principal ennemi des chênes, dont les études au Ventoux ont été rendues exemplaires par la diversité des situations écologiques présentées par les chênaies qui se déploient sur un gradient d'altitude allant de 350 m à 1400 m. La coexistence sur le massif des deux espèces de chênes, le chêne pubescent et le chêne vert, ajoutait encore à l'intérêt de ces travaux. De nombreuses observations ont montré que le débourrement printanier bien plus tardif du chêne vert par rapport à celui du chêne pubescent, s'accompagne d'une adaptation des tordeuses à cette variation phénologique. En effet, pour que les chenilles de tordeuses se développent normalement, il faut que leurs œufs éclosent au moment de l'éclatement des bourgeons foliaires du chêne. Or, du Merle a montré qu'il existe au Ventoux deux « lignées » de tordeuses, l'une adaptée au chêne pubescent et l'autre adaptée au chêne vert, dont les œufs éclosent près d'un mois plus tard. Il est très intéressant de constater que la même adaptation se retrouve sur un prédateur de ces chenilles, les mésanges, chez qui l'on trouve également des « génotypes chêne pubescent » qui nichent un mois plus tôt que les « génotypes chêne vert ». Il s'agit là d'un très bel exemple de processus écologiques en cascade qui se déroulent le long de la chaîne alimentaire, qui va des feuilles de chêne aux consommateurs primaires (chenilles), puis aux prédateurs secondaires (mésanges). Dans les deux cas, chez les tordeuses comme chez les mésanges, on a pu montrer que ces adaptations sont génétiquement fixées. Enfin, comme pour montrer que la biodiversité n'est pas une mince affaire, le cortège parasitaire de la tordeuse verte du Ventoux comprend pas moins de 75 espèces d'insectes appartenant à deux familles de diptères et douze

familles d'hyménoptères. Très varié, ce cortège est aussi redoutablement complexe, puisqu'il comporte non seulement des espèces parasitant ou dévorant directement la tordeuse, mais aussi des parasites secondaires et tertiaires.

## Avifaune et changement global ou l'utilité des suivis sur le long terme

L'intérêt de travailler pendant de nombreuses années sur le même site et à l'aide des mêmes méthodes, donne le recul nécessaire pour détecter, voire mesurer, les changements qui surviennent et, dans certains cas, d'en déterminer les causes. L'exemple que je viens de citer des tordeuses du chêne et des mésanges en porte témoignage. Les études à long terme qui furent menées au Ventoux sur ces espèces, ont permis de montrer que la chaîne trophique feuilles de chênes-chenilles-mésanges, ne peut fonctionner que si la phénologie des différents processus est bien synchronisée. Que se passerait-il si la réponse au réchauffement global était différente d'une espèce à l'autre, entraînant des ruptures de synchronisme dans les interactions ? La question est d'autant plus pertinente, qu'une expérience menée en espaces clos en Angleterre a montré que l'adaptation à de nouveaux régimes de température est bien plus rapide chez les chênes et les chenilles que chez les mésanges qui sont des organismes bien plus compliqués à construire. Cet asynchronisme entraîne une

baisse du succès reproducteur des mésanges et un déclin de leurs populations. On peut cependant prédire que ce déclin ne sera que passager, car les traits impliqués dans la reproduction ont une forte héritabilité, ce qui leur permettra de répondre rapidement aux nouvelles pressions de sélection que le réchauffement climatique va entraîner. Nous sommes là au cœur d'études sur l'aspect fonctionnel de la biodiversité. Deux exemples tirés des travaux sur le Ventoux en portent témoignage.

Le premier porte sur les éventuels changements survenus dans la composition et la structure des peuplements d'oiseaux au cours des trente dernières années en réponse à divers types de changements, soit de type climatique (du mois de mars au mois de mai le climat s'est réchauffé de 2,4°C au Ventoux entre 1976 et 2001, d'après les données de Météo-France, Carpentras - Mont Ventoux), soit dus à des aménagements forestiers. On sait que certains groupes d'oiseaux sont particulièrement sensibles aux changements globaux, plus particulièrement les oiseaux des paysages agricoles ouverts et les migrants transsahariens qui présentent un sérieux déclin de leurs populations. Ces tendances ont été notées de manière globale sur l'ensemble du territoire français (JULLIARD *et al.* 2001). L'existence d'une grande série de relevés d'avifaune réalisés sur l'ensemble du massif dans les années 1970 (BLONDEL 1978) nous a permis de ré-échantillonner les mêmes habitats trente ans plus tard. L'idée était que les espaces méditerranéens non soumis à une agriculture de type intensif, devraient être relativement épargnés par la dégradation des habitats, mais que le réchauffement du climat pourrait avoir d'ores et déjà des conséquences. Le ré-échantillonnage a été fait dans les mêmes habitats dans les années 2000 par Frédéric Archaux, après que les changements survenus entre-temps dans la structure forestière ont été pris en compte, et en tenant compte du fait que les observateurs n'étaient pas les mêmes d'une période à l'autre (on a contrôlé pour l'effet observateur en testant la répétabilité des mesures au moyen de relevés faits en même temps par les deux observateurs). Sans insister sur les problèmes méthodologiques, souvent très compliqués, que soulèvent de telles comparaisons, il s'est avéré que (ARCHAUX 2003) : sur 39 espèces dont les effectifs mesurés permettaient des comparaisons, 19 ont accusé des changements signifi-



**Photo 4 :**

La Sittelle, cet oiseau qui niche dans des cavités d'arbres symbolise le retour de la forêt  
Photo J. B.



catifs de fréquence entre les deux périodes. Dans l'ensemble et sauf quelques exceptions, les migrateurs transsahariens n'ont pas été davantage affectés que les espèces sédentaires, tandis que les espèces des milieux ouverts ont montré une tendance au déclin. En revanche, la plupart des espèces forestières sont restées stables (10 espèces) ou ont augmenté (13 espèces), sauf le rossignol et la fauvette passerinette, migrateurs transsahariens, qui ont décliné. Les espèces forestières qui ont significativement augmenté sont le pigeon ramier, le pic noir, l'accenteur mouchet, le rouge-gorge, la grive draine, le merle noir, la fauvette à tête noire, la fauvette mélanocéphale, le pouillot véloce, les mésanges bleue et huppée, le grimpeur des jardins et le pinson des arbres. La situation est moins nette pour les espèces des milieux ouverts : si le chardonneret, le verdier et le bruant fou ont affiché des baisses significatives d'abondance, le venturon montagnard, espèce emblématique de la ceinture sub-sommitale de conifères (pins à crochet) a en revanche augmenté. Alors qu'on pourrait supposer que le réchauffement climatique entraîne une remontée en altitude des organismes, phénomène observé dans plusieurs régions d'Europe, rien de tel n'a été observé au Ventoux, sauf peut-être pour le merle noir. Il n'y a donc pas de remontée évidente en altitude des communautés d'oiseaux en réponse au réchauffement climatique.

Le second exemple porte sur la biologie des populations de mésanges se reproduisant dans la cédraie. Il s'agit d'un programme à long terme initié en 1975 et qui se poursuit encore actuellement<sup>2</sup>. Son but est d'étudier dans le détail le fonctionnement d'un « système population-environnement » en établissant les relations qui existent entre les traits démographiques, physiologiques, comportementaux et génétiques des populations et les paramètres de l'environnement par rapport auxquels ces traits ont valeur de survie, notamment les espèces proies, comme la tordeuse du chêne évoquée dans le paragraphe précédent. Outre l'intérêt de ce programme sur le plan fondamental de la biologie évolutive, il permet de mesurer l'impact des changements globaux, notamment du réchauffement climatique, sur la biologie des oiseaux utilisés comme modèles de référence.

La réalité d'un réchauffement du climat de la planète n'est plus contestée par personne ; le vingtième siècle a été le plus chaud du

millénaire, la décennie 90 la plus chaude du siècle et l'année 1998 la plus chaude de la dernière décennie. Au mont Ventoux, la température moyenne a augmenté de 1,8°C entre 1972 et 2001, avec d'importantes variations saisonnières, puisque cette augmentation atteint 2,5°C au printemps et 2,2°C en été, mais 1,4°C seulement en automne et 0,8°C en hiver (données recueillies à Carpentras et mentionnées par F. Archaux dans sa thèse sur l'évolution à long terme des communautés d'oiseaux du Ventoux). Un tel changement global ne peut pas ne pas avoir de profondes répercussions sur de nombreux processus biologiques. Ces répercussions peuvent être positives ou négatives pour le fonctionnement des écosystèmes, mais leur nature et leur ampleur restent encore très mal connues. Les mesures collectées de manière répétitive et standardisée sur de nombreuses années sont précieuses, car elles fournissent des termes de référence pour analyser les réponses des organismes à ces changements.

Le suivi de la reproduction des mésanges tel qu'il est pratiqué depuis plusieurs décennies dans la cédraie du mont Ventoux, nous ont permis d'analyser les réponses de ces oiseaux au réchauffement climatique (BLONDEL et HAUREZ 2004). Notre idée était que les mésanges avanceraient leur époque de la reproduction puisque ce réchauffement équivaut à un avancement du printemps. Or, l'analyse de nos données n'a révélé qu'une faible tendance à l'avancement de la date de ponte, trop faible pour être statistiquement significative, alors qu'elle l'est fortement dans des populations de mésanges situées plus au nord, en Belgique ou en Angleterre. L'explication de ces différences entre régions réside probablement dans la nature des facteurs écologiques qui déclenchent la reproduction. Alors que dans les contrées plus froides de l'Europe tempérée, la température a un effet déclencheur direct sur l'époque de reproduction, les températures printanières en région méditerranéenne sont déjà au delà du seuil de réponse, de sorte que les mésanges sont sensibles à d'autres facteurs tels que la nourriture ou la lumière. Le principal intérêt de cette étude est de montrer que les organismes sont capables de s'adapter au changement climatique. On peut supposer que si les températures continuent à augmenter comme le prédisent les climatologues, ils continueront à trouver des parades à ce changement global.

2 - Je remercie chaleureusement à cette occasion Jacques Haurez qui assure depuis plusieurs années avec dévouement et efficacité le suivi de la station à nichoirs de la Cédraie du Ventoux.

## Conclusion

La variété remarquable de ses habitats et de ses microclimats qui s'étagent du piémont au sommet de la montagne, sa position charnière au confluent d'influences méditerranéennes, médio-européennes et atlantiques font du mont Ventoux un théâtre d'action exceptionnel pour le biologiste comme pour l'enseignant désireux de montrer à ses étudiants ce qu'est réellement une montagne méditerranéenne.

Au-delà de l'étagement naturel des ceintures de végétation et des peuplements animaux et végétaux qui les caractérisent, la reforestation du massif a aussi joué un rôle capital pour la biodiversité ainsi que pour les sociétés humaines qui y vivent. Il ne fait aucun doute que l'intérêt écologique du Ventoux a été considérablement enrichi par ces opérations qui ont diversifié et enrichi les espaces qui étaient couverts autrefois de pelouses et fruticées basses. Si aujourd'hui les formations herbacées et arbustives complètent harmonieusement les formations arborées, la forte diminution de la pression pastorale a pour conséquence une extension naturelle des secondes au détriment des premières avec, à terme, le risque d'un appauvrissement du massif en certains de ses éléments faunistiques les plus récents. Je pense en particulier à la vipère d'Orsini qui, dans certains de ses habitats, voit ses populations reculer devant l'avancée du pin sylvestre. Le maintien de la richesse actuelle du Ventoux passe donc inévitablement par celui d'une certaine activité pastorale dont une renaissance serait hautement souhaitable.

Il reste que ce panorama reste nécessairement très fragmentaire. Quelques groupes animaux semblent être bien connus, mais ils ne représentent qu'un infime partie de la biodiversité totale du massif et, encore, le problème des interactions entre espèces, qui est au cœur même du concept de biodiversité, ne fut-il qu'effleuré. Si une activité soutenue de prospection et d'inventaire reste de mise au Ventoux, on est malheureusement loin du bouillonnement de recherches qui eurent lieu il y a une trentaine d'années dans ce superbe laboratoire naturel qu'est le mont Ventoux. On ne peut qu'espérer que la Réserve de Biosphère récemment créée redonne de la vigueur à cette belle tradition.

**J.B.**

Jacques BLONDEL  
Directeur  
de recherche émérite  
CEFE-CNRS  
34293 Montpellier  
cedex 5  
Mél : jacques.  
blondel@cefe.cnrs.fr

## Orientation bibliographique

Le lecteur trouvera une bonne documentation dans le numéro spécial de la revue *La Terre et la Vie*, Vol. 32, Supplément 1, 1978 réalisé sous la direction de Paul du Merle.

- Archaux, F. (2003). Avifaune et changement global : aspects méthodologiques et changements à long terme des communautés d'oiseaux dans les Alpes Françaises. Thèse, Université Montpellier II.
- Baron, J.-P. (1997). Démographie et dynamique d'une population française de *Vipera ursinii* (Bonaparte, 1835). Thèse de Doctorat, Ecole Pratique des Hautes Etudes.
- Blondel, J. (1976). L'influence des reboisements sur les communautés d'oiseaux, l'exemple du mont Ventoux. *Ann. Sci. Forest.* 33, 221-245.
- Blondel, J. (1978). L'avifaune du mont Ventoux, essai de synthèse biogéographique et écologique. *La Terre et la Vie* 32, suppl. 1, 111-145.
- Blondel, J. et Haurez, J. (2004). Le réchauffement climatique et la biologie des oiseaux. *Les Carnets du Ventoux* 44, 84-87.
- Blondel, J., Thomas, D.W., Charmantier, A., Perret, P., Bourgault, P. and Lambrechts, M.M. (2006). A thirty year study of phenotypic and genetic variation of blue tits in Mediterranean habitats mosaics. *BioScience* 56, 661-673.
- Cornic, J.-F. (1978). Première contribution à la connaissance des Araignées du mont Ventoux. *La Terre et la Vie* 32, suppl. 1, 281-294
- Demolin, G. (1969). Comportement des adultes de *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. Dispersion spatiale, importance écologique. *Ann. Sci. Forest.* 26, 81-102.
- Du Merle, P. (1978) sous la direction de. Le massif du Ventoux, Vaucluse. Eléments d'une synthèse écologique. *La Terre et la Vie* supplément 1, 314 pages.
- Du Merle, P. (1983). Phénologies comparées du Chêne vert, du Chêne pubescent et de *Tortrix viridana* L. (Lép., Tortricidae). Mise en évidence chez l'insecte de deux populations sympatriques adaptées chacune à l'un des Chênes. *Acta Oecologica/Oecologica Applicata* 4, 55-74.
- Fabre, J.-P. (1976). Extension du Cèdre et risques d'attaques d'insectes. *Rev. Forest. Fr.* 4, 261-269.
- Julliard, R., Lois, G., Jarry, G. et Couvet, D. (2001) Oiseaux communs en France : variations d'abondance entre 1988 et 1998, évaluation du programme STOC-capture. *Alauda* 69, 75-86.
- Luquet, G.-C. et du Merle, P. (1978). Les peuplements de fourmis et les peuplements d'acridiens du mont Ventoux. III. Les peuplements d'Acridiens. *La Terre et la Vie* 32, suppl. 1, 219-279.
- Lyet, A., Orsini, Ph. et Cheylan, M. (2005). Plan de restauration de la Vipère d'Orsini. Ecole Pratique des Hautes Etudes, Montpellier.