

Du chablis à la futaie: 50 ans de suivi de l'avifaune nicheuse

Jean-Luc Zollinger | AVRIL 2024



Sommaire

3	Introduction
4	Cadre de l'étude
9	Méthode
12	Résultats
12	Espèces observées non nicheuses
12	La communauté des espèces nicheuses
	· Structure générale
	· Richesse spécifique
	· Abondance et densité
	· Évolution des populations
	· Biomasse de la communauté
	· Évolution des groupes écologiques
27	Impact sur l'avifaune nicheuse de l'exploitation forestière et de l'ouragan Lothar
	· L'influence des essences replantées
	· L'influence du fauchage en début de succession
	· L'importance du maintien des îlots arborisés dans un chablis
	· L'impact de l'ouragan Lothar
	· L'influence de l'intensification de l'exploitation forestière dans la futaie
34	Discussion
34	Variabilité de la communauté
36	Évolution de la communauté avienne d'une succession mixte
38	Analyse des tendances évolutives des guildes écologiques
41	Sylviculture et évolution de la communauté avienne
	· Surveillance de l'avifaune forestière suisse
	· Composition du peuplement forestier et avifaune nicheuse: adaptation au réchauffement
	· Gestion des chablis profitable à l'avifaune
	· Des coupes mieux adaptées à l'avifaune nicheuse
	· Perturbations climatiques aggravées par les dépôts d'azote
45	Remarques générales sur l'étude des successions forestières et leurs communautés aviennes
46	Considérations méthodologiques
47	Conclusion
48	Remerciements
48	Trois résumés avec mots-clés
50	Bibliographie
54	Annexe 1
55	Annexe 2
56	Annexe 3
57	Annexe 4

Introduction

Horn (1974) définit la succession secondaire comme un mode de changements dans la composition spécifique d'une communauté biologique après un bouleversement radical: en conditions naturelles et dans les écosystèmes forestiers, il peut s'agir d'ouragans, de tempêtes, d'invasions d'insectes ravageurs, d'incendies, d'avalanches ou de laves torrentielles, plusieurs de ces causes pouvant se cumuler; la succession secondaire prend place dans un site ayant préalablement déjà abrité de la végétation, mais il existe une variation considérable parmi les successions forestières eu égard aux différences géographiques, climatiques et édaphiques notamment (Helle & Mönkkönen 1990). Les chablis étendus représentent un bouleversement énorme dans une forêt (Askins & Ewert 1991; Lynch 1991; Virkkala et al. 1991; Wermelinger et al. 1995; Broggi 2000; Glutz von Blotzheim 2001; Muller 2002, 2008; Hohlfeld 2006; Mollet et al. 2017; Chevalier et al. 2019): sur le Plateau suisse, celui-ci peut être dû à des tempêtes extrêmes (bise, foehn), à des ouragans (Vivian en 1990, Lothar en 1999) et plus rarement à certaines formes d'exploitation forestière (coupes à blanc). De 1865 à 2014, la Suisse a essuyé 26 tempêtes hivernales occasionnant chacune plus de 70 000 m³ de chablis (Usbeck 2015). Ainsi, avant 1990, plusieurs événements sévères avaient déjà malmené localement une série de forêts: le 24 avril 1972, une tempête de bise renversa 13 ha contigus d'une futaie vieillissante d'épicéas *Picea abies* dans la forêt cantonale d'Orjulaz (Vaud); ce chablis a cédé sa place à une succession secondaire issue de replantation. Après façonnage et évacuation complets des bois cassés, le Service cantonal des forêts procéda en 1973-74 à un reboisement expérimental de la coupe en créant un peuplement mixte en mosaïque, avec six essences plantées. Dès 1976, une parcelle de 9,2 ha a été délimitée pour un suivi scientifique de l'évolution de la jeune succession secondaire: en 1976-1977, nous avons étudié la recolonisation par la flore et la faune (Insectes + Vertébrés) et démarré en 1978 le suivi à long terme de l'avifaune nicheuse (Zollinger 1994, 1996). Les oiseaux sont passifs dans le processus de succession car ils suivent l'évolution de la végétation: étant faciles à dénombrer et dotés d'une écologie variée et bien connue, Głowaciński (1975) les considère comme les vertébrés adéquats pour évaluer la succession forestière; ceux-ci étant mobiles et ayant majoritairement une durée de vie courte, les phénomènes impliqués dans la succession avifaunistique opèrent à une autre échelle temporelle que ceux de la succession végétale (Wiens 1981; Helle & Mönkkönen 1990; Mikusiński et al. 2018). Suivre la durée et l'amplitude des variations de la composition des

populations nicheuses, leurs dynamiques spécifiques et modes d'interaction dans une communauté avienne non statique nécessite une étude à long terme, à l'échelle temporelle des décades (Wiens 1984; Hogstad 1993; Enemar et al. 1984, 1994, 2004; Holmes & Sherry 2001; Wesolowski et al. 2010). Ces auteurs déplorent la rareté des études utilisant cette méthode directe. Dans les pays européens encore dotés d'immenses massifs forestiers (France, Pologne, Finlande), de nombreuses études à court terme ont privilégié la toposéquence depuis un demi-siècle: tous les stades représentatifs sont recensés en 1 à 3 ans, simulant à l'aide de parcelles d'âges différents la séquence complète de la succession secondaire (Haapanen 1965, 1966; Ferry & Frochot 1970; Głowaciński 1981; Muller 1985; Helle 1985; revue dans Zollinger 1996, 2015a). Dans ce type d'étude, les différences observées entre parcelles ne sont pas obligatoirement liées à l'âge à cause de l'impossibilité de contrôler tous les facteurs d'influence (Helle & Mönkkönen 1990; Holmes & Sherry 2001) et de la variabilité temporelle de ceux-ci: une étude courte pourrait ne pas réellement représenter les conditions existant en cours de succession, notamment à cause des fluctuations annuelles de population (Hall 1984; Hogstad 1993).

Les successions dans des peuplements mixtes de feuillus et de conifères sont très peu documentées, y compris en Suisse, exceptée l'étude de Christen (2003, 2018). Notre étude à long terme, étalée sur 50 ans, reflète l'évolution spatio-temporelle naturelle d'une telle succession et de sa communauté d'oiseaux nicheurs, de 1974 à 2023. Elle documente les changements d'abondance des populations spécifiques, ainsi que ceux de richesse spécifique, de diversité et de biomasse de la communauté (Zollinger 2015b, 2016), grâce à trente et une années de recensements exhaustifs; elle évoque brièvement l'influence de pratiques sylvicoles initiales ou actuelles, et quelques conséquences de l'ouragan Lothar sur la succession. La complexité de la végétation (hauteur, structure, stratification) augmente en cours de développement et sa croissance est plus forte dans les jeunes stades (James & Wamer 1982; Bilcke 1984; Helle & Mönkkönen 1990): ce travail en analyse les répercussions sur l'évolution des populations d'espèces et de familles choisies, ainsi que sur celle de trois types de guildes écologiques. Cette recherche dévoile une part de la complexité de l'étude d'une succession secondaire, et permet d'examiner la dynamique de la communauté avienne à une échelle locale dans un habitat évoluant rapidement.

Cadre de l'étude

La succession étudiée (coordonnées 6°36 E; 46°36 N) se situe dans la forêt cantonale d'Orjulaz, à 13 km au nord-ouest de Lausanne VD (Suisse) et à une altitude de 600 m ± 2 m (fig. 1), dans la tranche altitudinale médiane de l'étage sub-montagnard (Horisberger & Clot 2009); la figure 2 montre l'état de la surface de 13 ha vingt-cinq mois après la tempête et deux mois après la fin des replantations et situe la parcelle d'étude de 9,2 ha, délimitée dans le chablis de 13 ha. La parcelle et la forêt mixte environnante reposent sur de basses collines molassiques, partiellement recouvertes de sables, puis de limons argileux, de sables riches en matières organiques et finalement d'un mètre de terre végétale; il s'agit d'un sol brun à brun lessivé plus ou moins hydromorphe. Originellement, le faciès phytosociologique de la station comportait plus de 80 % de hêtraie à aspérule mésophile *Galio-Fagetum* typique du climax climatique de cet étage (Clot 2009), accompagnée de hêtraie à gouet *Aro-Fagetum* et de frênaie à érable dans un couloir très humide; aux 19^e et 20^e siècles, les plantations d'épicéas et de Sapin blanc *Abies alba* avaient en partie remplacé cette végétation natu-

relle. En août 1973 eut lieu un traitement préventif de toute la surface aux herbicides (2.4.5-T et Triazine), puis entre novembre 1973 et mars 1974, la parcelle étudiée a été reboisée sous la forme d'une mosaïque de placettes homogènes avec 77% de conifères (Épicéa, Sapin de Douglas *Pseudotsuga*

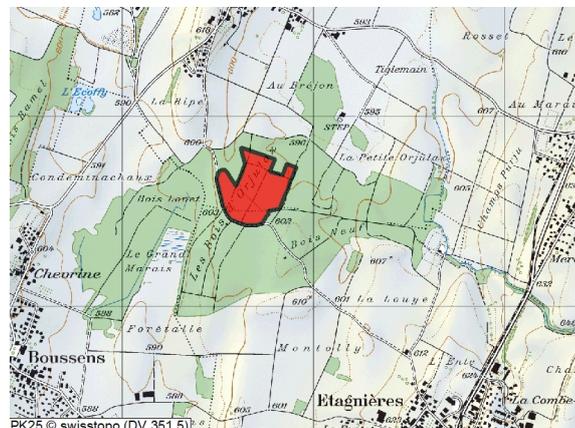


Fig. 1: Localisation de la parcelle étudiée (en rouge), dans la forêt cantonale d'Orjulaz, à 13 km au nord-ouest de Lausanne VD. Reproduit avec l'autorisation de Swisstopo (BA14089). © G. Hilke-Peter

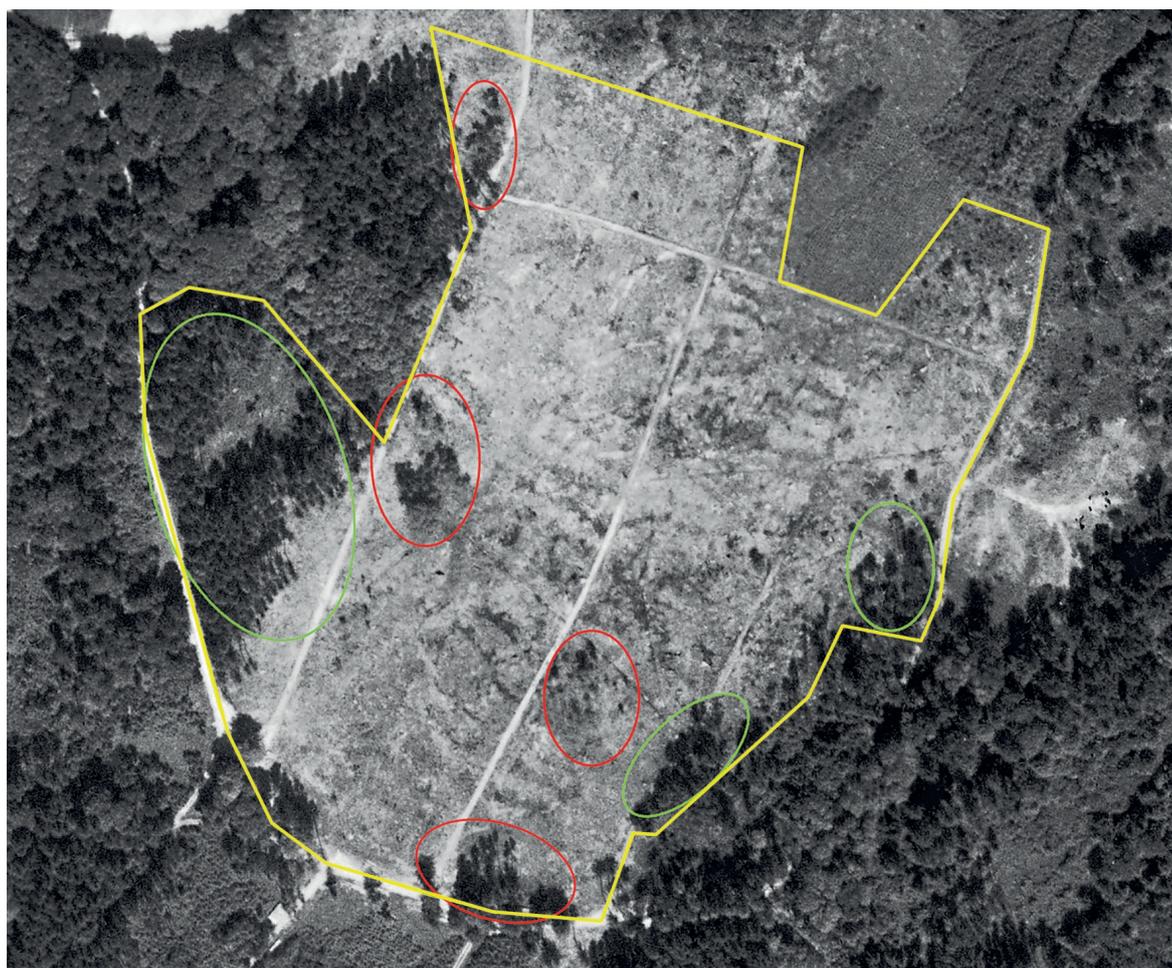


Fig. 2: Vue aérienne de la parcelle (limite des 9,2 ha étudiés en jaune), prise le 4 juin 1974, soit vingt-cinq mois après la tempête et deux mois après la fin des plantations. Les ellipses rouges signalent les 4 îlots de feuillus ayant résisté à la tempête et précieusement conservés; les ellipses vertes délimitent les ultimes placettes de vieux épicéas, exploitées à fin 1974 afin de compléter les plantations. Reproduit avec l'autorisation de Swisstopo (BA140394).

menziesii, Mélèze *Larix decidua*, Sapin blanc) et 23% de feuillus (Érable sycomore *Acer pseudoplatanus* et Aulne glutineux *Alnus glutinosa*).

45 ans plus tard, lors de l'inventaire forestier 2019, les neuf placettes échantillonnées sur la parcelle étudiée révélèrent 63% de résineux et 37% de feuillus (M. Meylan, comm. pers.): le peuplement évolue vers davantage de feuillus, dont plusieurs essences absentes lors de la replantation en 1974 (fig. 3).

En 2023, suite à plusieurs coupes de réalisation, la part des résineux a passé sous la barre des 60%: les sapins de Douglas sont régulièrement versés lors de coups de vent violents, et les épicéas sont

de plus en plus vulnérables aux attaques de bostryches; à long terme, en vue des adaptations au changement climatique, la part des résineux devrait fortement diminuer et ne représenter qu'environ 10% des arbres, l'objectif étant d'obtenir une forêt avec une large dominance de chênes et de feuillus divers (J.-Ph. Crisinel, comm. pers.).

La végétation de la forêt environnante et le couvert végétal pionnier de la parcelle (entre 1975 et 1977) ont été succinctement décrits dans une étude précédente (Zollinger 1994). Dans l'optique de l'actuelle stratégie de conservation de la biodiversité, trois mesures prises entre 1974 et 1978 dans cette parcelle expérimentale peuvent être considérées, avec le recul, comme innovantes pour l'époque:

- Le maintien de toutes les souches (parfois de grande taille, fig. 4)
- Le maintien de quatre îlots arborisés de feuillus (frênes et aulnes glutineux) épargnés par la tempête, et bien visibles sur la figure 2
- La limitation des soins culturaux durant les cinq premières années: aucune sélection ou éclaircie, fauchage annuel partiel dans les seules placettes d'épicéas.

La majeure partie de la surface est donc livrée aux processus naturels durant cette période, et la jeune succession devient très attractive pour la faune en général, avec une physionomie marquée par le développement remarquable de la strate herbacée et une grande abondance d'arbustes à baies (ronces *Rubus sp.*, Sureau rouge *Sambucus*

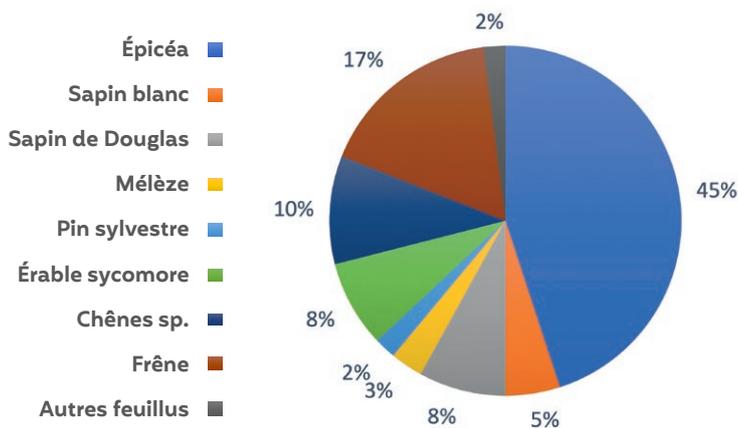


Fig. 3: Proportion des différentes essences de résineux et de feuillus (nb de tiges/ha) répertoriées dans la parcelle lors de l'inventaire forestier de 2019.



Fig. 4: Une souche déracinée en cinquième année de végétation dans une placette d'épicéas, envahie par les ronces *Rubus sp.* et les chèvrefeuilles *Lonicera periclymenum*: ces structures augmentent fortement l'offre en postes de chant et sites de nidification. Bois d'Orjulaz VD, mai 1978. © J.-L. Zollinger

racemosa, Viorne obier *Viburnum opulus* et Chèvrefeuille des bois *Lonicera periclymenum*). En été 1977, la flore de la parcelle compte à nouveau 28 espèces d'arbustes et 144 espèces de plantes herbacées (Zollinger 1994): la surface replantée est encore un milieu assez ouvert avec une strate herbacée haute et couvrante (dominance de la Laiche des bois *Carex silvatica*, de la Laiche pâle *Carex pallescens*, du Jonc courbé *Juncus inflexus*, accompagnés de la Moehringie à trois nervures *Moehringia trinerva*, du Dryoptéris herbe à Robert *Dryopteris Robertiana* et de l'Anémone sylvie *Anemone nemorosa*), et les jeunes plants sont accompagnés par un recrû vigoureux de Sureau rouge et de Noisetier *Corylus avellana*.

Entre 5 et 20 ans d'âge, la composition et la physiologie de la végétation de la jeune succession ont rapidement évolué sous l'effet conjugué de la dynamique naturelle et des nombreuses interventions sylvicoles (voir Zollinger 1996); au total, des interventions significatives (ébranchage, dégagement, éclaircie sélective, coupes de réalisation) ont eu lieu lors de vingt-sept des cinquante premières années, avec une accélération du rythme lors des vingt dernières années; c'est assez éloigné de la dynamique d'une succession purement naturelle, mais bien représentatif de la gestion actuelle d'une forêt de production du Plateau suisse, soumise à une exploitation soutenue.

En l'absence de relevés phytosociologiques après 1978, nous proposons un portrait résumé à 5, 10, 20, 40 et 50 ans:

5 ans: la surface replantée est encore un milieu assez ouvert avec une strate herbacée haute et couvrante, dominée par les laiches (*Carex silvatica* et *pallescens*), le Jonc courbé et les ronces. Les jeunes plants sont accompagnés par un recrû vigoureux de Sureau rouge et de Noisetier.

10 ans: taillis dense et impénétrable, dépourvu de strate herbacée sous les plants de conifères et pourvu d'un riche couvert d'arbustes et de ronces sous les feuillus, notamment un recrû vigoureux de Frêne *Fraxinus excelsior*, de Bouleau pendant

Betula pendula et de Chêne pédonculé *Quercus robur*.

20 ans: perchis déjà sélectivement éclairci. La lumière atteint encore difficilement le sol sous les conifères d'où la quasi-absence des strates herbacée et arbustive. Sous les feuillus, la strate herbacée diffuse et une strate arbustive basse dominée par le Noisetier et les ronces créent une structure plus diversifiée, mais encore très aérée.

40 ans: jeune futaie mixte. Au fur et à mesure des éclaircies sélectives dans les peuplements de conifères, les essences spontanées de feuillus (Frêne, Bouleau pendant, Cerisier sauvage *Prunus avium*, Chênes sessile et rouvre) y ont atteint la canopée; une strate arbustive assez dense et étagée composée de Noisetier, de Sureau noir *Sambucus nigra*, de Chèvrefeuille à balais *Lonicera xylosteum* et de diverses espèces de ronces caractérise toutes les parcelles sauf les épicéas insuffisamment éclaircis.

50 ans: futaie mixte. Exploitation plus soutenue d'épicéas, de sapins de Douglas, de frênes (atteints d'une maladie fongique, la Chalarose), d'aulnes glutineux et de bouleaux pendants, créant de petites clairières très favorables aux essences spontanées de feuillus (Hêtre, Frêne, Bouleau pendant, Cerisier sauvage, Chênes sessile et rouvre). La strate arbustive s'enrichit grâce au Merisier à grappes *Prunus padus*, au Cornouiller sanguin *Cornus sanguinea*, au Chèvrefeuille à balais, au Saule marsault *Salix caprea* et aux Aubépines *Crataegus sp.* On note la colonisation croissante du sous-bois par diverses espèces de ronces, spécialement dans les parcelles de conifères éclaircies.

Pour illustrer la croissance des jeunes arbres, le tableau 1 donne le diamètre (à h = 1,3 m) et la hauteur des six essences principales à quatre des âges évoqués.

Enfin, la figure 5 montre l'évolution comparée de la végétation aux mêmes âges dans une placette d'épicéas et dans une placette d'érables sycomores.

Âge parcelle	Mesures moyennes	Épicéa	Sapin de Douglas	Mélèze	Érable sycamore	Frêne	Chêne pédonculé	Aulne glutineux
5 ans	Diamètre	3,2 cm	6,8 cm	7,3 cm	2,1 cm	3 cm	2,7 cm	?
	Hauteur	2,5 m	4 m	3,5 m	3,6 m	3,4 m	2,8 m	?
10 ans	Diamètre	8,4 cm	10,7 cm	12,9 cm	10,2 cm	10 cm	8,8 cm	?
	Hauteur	5,6 m	≈ 7 m	≈ 7 m	≈ 7,5 m	≈ 7,6 m	6,7 m	?
20 ans	Diamètre	18,2 cm	16,1 cm	?	17 cm	16 cm	13,5 cm	15,9 cm
	Hauteur	≈ 11 m	≈ 12,5 m	?	≈ 12 m	≈ 12 m	?	?
40 ans	Diamètre	46 cm	42,8 cm	38,5 cm	34,9 cm	35,7 cm	34,7 cm	27,8 cm
	Hauteur	23 m	27 m	?	19 m	18,5 m	18,5 m	?

Tabl. 1: Diamètre et hauteur moyens de cinq essences plantées (voir texte) et de deux essences spontanées (Frêne *Fraxinus excelsior* et Chêne pédonculé *Quercus robur*) à quatre âges de la succession.

5 ans



10 ans



20 ans



40 ans



50 ans

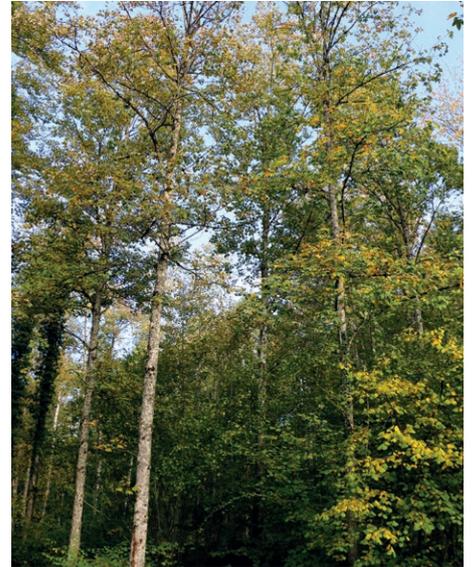


Fig. 5: Évolution comparée de la physiologie de la végétation à 5, 10, 20, 40 et 50 ans (de haut en bas). Colonne de gauche: secteur planté d'épicéas. Colonne de droite: secteur planté d'érables sycomores. Les photos en cours de succession n'ont pu être prises du même point de la parcelle, pour des raisons pratiques. Bois d'Orjulaz VD. © J.-L. Zollinger

Épicéas

Érables

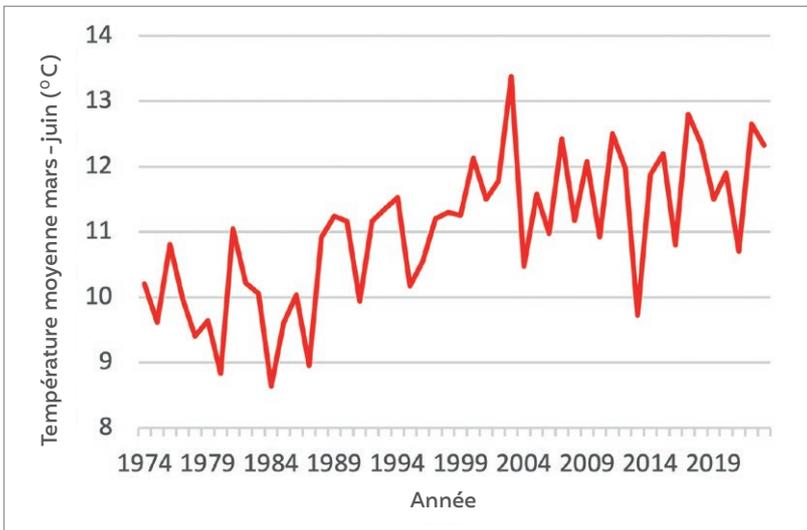


Fig. 6: Température moyenne₁₉₇₄₋₂₀₂₃ (°C) des mois de mars à juin.

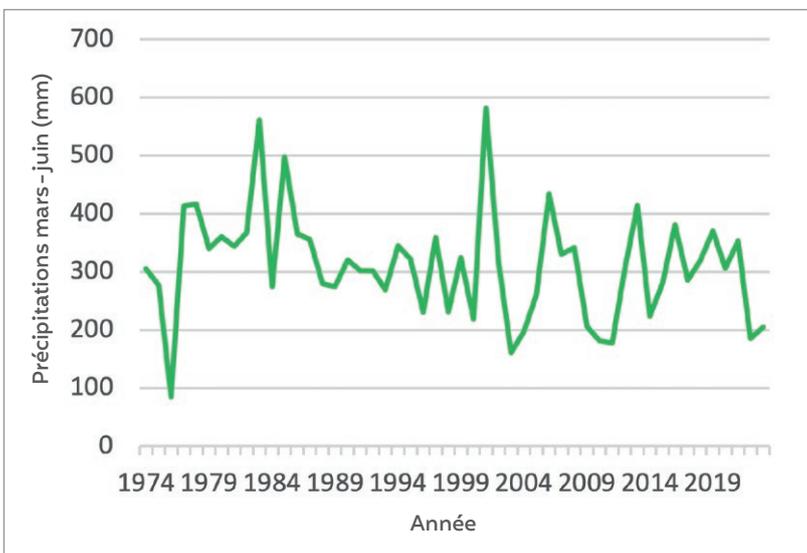


Fig. 7: Cumul pluviométrique₁₉₇₄₋₂₀₂₃ (en mm) des mois de mars à juin.

La description climatique qui suit se base sur les données des stations Météo-Suisse de Payerne VD (température), à 34 km au nord-est de la zone d'étude, et de Cossonay VD (pluviométrie), à 7 km à l'ouest de la zone d'étude, entre 1974 et 2023. Durant cette période, la température annuelle moyenne a été de $9,52 \pm 0,66$ °C et il est tombé en moyenne annuelle 983 ± 152 mm de pluie. Les conditions de la période de reproduction concernent les mois de mars à juin dans la zone étudiée; la température mensuelle moyenne évolue de $5,43 \pm 1,6$ °C en mars (extrêmes: 2° en 1987 et 9,1° en 1994) à $16,8 \pm 1,7$ °C en juin (extrêmes: 13,8° en 1980 et 22,4° en 2003). Au niveau pluviométrique, le cumul moyen des précipitations mensuelles affiche $63,1 \pm 47$ mm en mars, $64 \pm 42,1$ mm en avril, $90,3 \pm 45,7$ mm en mai et $93,7 \pm 44,7$ mm en juin: la saison de reproduction a été la plus sèche en 1976 (85 mm) et la plus humide en 2001 (581,6 mm).

En Suisse, depuis 1864, le réchauffement climatique a provoqué une hausse de la température annuelle moyenne d'environ 1,8° C, et les températures augmentent beaucoup plus vite depuis la fin des années 70: à partir de 1997, toutes les moyennes de la température estivale (avril à septembre) ont dépassé la moyenne de la période 1961-1990 (+ 1,5° depuis 1931) (Remund et al. in Pluess et al. 2016). Mais le climat en forêt est encore peu connu: on sait cependant que le climat à l'intérieur d'un peuplement diffère nettement du climat en terrain ouvert adjacent (les températures maximales y sont nettement plus basses et l'humidité de l'air en général plus élevée); notre bref portrait climatique n'a donc qu'une valeur indicative régionale, ne nous autorisant pas à une analyse fine de l'influence du réchauffement sur la communauté avienne de notre parcelle.

Méthode

Selon Wiens (1981), les phénomènes affectant les individus, les populations, les communautés aviennes et leurs habitats varient probablement qualitativement et quantitativement à différentes échelles d'espace et de temps: l'échelle d'échantillonnage devrait idéalement coïncider avec l'échelle à laquelle opèrent les processus étudiés.

À l'échelle temporelle choisie ici, l'étude d'une succession sur plusieurs décennies documente avec précision l'histoire évolutive de la communauté avienne et peut de surcroît révéler des phénomènes inattendus (déclin d'espèces) ou rares. L'échelle spatiale nous a été imposée par la catastrophe naturelle survenue dans cette forêt: avec une surface de 9,2 ha, la parcelle étudiée se situe à la marge inférieure de la fourchette 10-30 ha (IBCC 1969) ou celle de 10-20 ha (Bibby et al. 2000), recommandées pour les écosystèmes forestiers complexes. Un éventuel effet de la taille de la parcelle sur certains paramètres de la communauté avienne (en particulier la densité de population) est à considérer, en lien avec l'âge des stades de la succession (Helle 1984).

Retenue pour cette étude, la méthode de cartographie (mapping method) a été utilisée dès 1978 suivant les exigences d'Enemar (1959) et de l'IBCC (1969): très appréciée des cher-

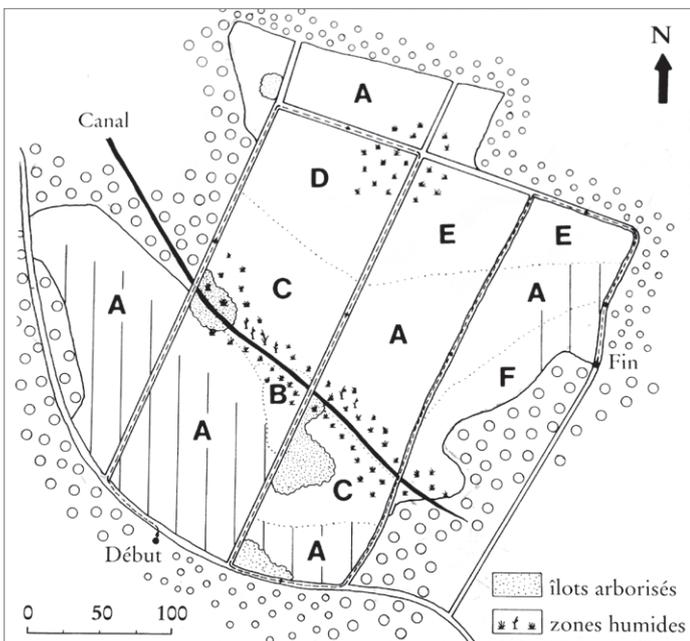


Fig. 8: Carte du secteur étudié: nous y avons figuré les chemins, les îlots arborisés et les secteurs plus humides. En pointillé: limites des plantations d'essences différentes. En traitillé: parcours pour les dénombrements (1,52 km de longueur). Hachures larges: parcelles ayant subi un fauchage partiel entre 1974 et 1978.

Répartition des essences forestières plantées:

A = Épicéa; B = Aulne glutineux; C = Érable sycomore; D = Mélèze; E = Sapin de Douglas; F = Sapin blanc © J.-L. Zollinger

cheurs, elle est considérée comme adéquatement précise pour l'évaluation de densités de population (Zollinger 1996, 2015b; Holmes & Sherry 2001), et les relevés de terrain produisent une estimation réaliste du nombre réel de territoires (O'Connor 1981; Enemar et al. 2004). Cependant, elle présente des difficultés méthodologiques réelles et bien documentées (Svensson 1974; Berthold 1976; Mayfield 1981; Morozov 1995), que Best (1975) regroupe en deux sources majeures d'erreur, pouvant par ailleurs se cumuler:

Les biais d'observation

- Énorme variabilité dans la fréquence de chant pour différentes espèces, différents individus, différents moments du jour, différentes phases de reproduction, différentes conditions météorologiques (Mayfield 1981): il en résulte une détectabilité très variable (Kéry & Schmid 2004, 2006; Kéry et al. 2005).
- Efficacité de l'observateur dans l'écoute, dans l'observation visuelle et dans l'interprétation mentale immédiate des observations (Svensson 1974).
- Compétence de l'observateur: respect du protocole d'observation détaillé, nombre de relevés, durée des relevés, aptitude à gérer des activités vocales ou des densités élevées.

Les biais d'interprétation

- Grande variabilité inter-personnelle dans l'évaluation des cartes spécifiques (Svensson 1974; Enemar et al. 1978; O'Connor 1981; Morozov 1995)
- Difficulté d'interprétation des contacts multiples avec le même oiseau
- Priorité très variable attribuée aux contacts simultanés de deux ou plusieurs chanteurs
- Prise en compte variable du changement de configuration des territoires
- Les cartographes sous-estiment généralement la population réelle (Best 1975)

Dans notre étude longitudinale, une partie de cette variabilité disparaît car les comptages sur le terrain et l'interprétation des cartes spécifiques ont été exclusivement conduits par l'auteur: la connaissance intime du terrain et une longue expérience réduisent cette variabilité (Oelke 1981; Enemar et al. 1994; Morozov 1995). Afin d'optimiser le travail avec la méthode de cartographie, nous avons intégré certaines améliorations proposées par Tomiałojć (1980) et Oelke (1981):

- Effectuer un minimum de 10 comptages par saison
- Introduire quelques comptages du soir pour améliorer le recensement des Turdidés et réduire la difficulté de réalisation des cartes spécifiques de la Grive musicienne *Turdus philomelos* et surtout du Merle noir *Turdus merula* (Svensson 1974)
- Enregistrer tous les types possibles de contacts durant les relevés de terrain
- Étendre la notation des contacts à 30 m au-delà de la limite de parcelle
- Faire une recherche systématique des contacts simultanés (chant, combat territorial) entre mâles voisins lors des relevés
- Augmenter la durée des relevés plutôt que leur nombre
- Axer autant que possible la délimitation des territoires-papier (cluster) sur les contacts simultanés
- Porter une grande attention à la prise en compte des territoires limitrophes

La zone d'étude de 9,2 ha est parcourue par quatre chemins parallèles et distants de 80 à 100 m, et son périmètre mesure 1660 m (fig. 8): les comptages se sont déroulés sur un parcours de 1520 m de long empruntant exclusivement les chemins, de façon que tout point de la parcelle se trouve à 50 m au maximum de l'observateur cheminant lentement (Holmes & Sherry 2001). Schieck (1997) a montré que la détection des vocalisations varie de manière complexe dans les habitats forestiers, qu'elle diffère au cours de la succession et baisse après la formation des feuilles; 100% des chants étant détectés à 50 m, il propose d'en faire la distance de détection maximale lors des relevés de terrain. Tous les relevés de terrain et les cartes spécifiques ont été réalisés sur un plan à l'échelle 1 : 2500.

Les dénombrements ont été effectués lors de 31 printemps pas toujours consécutifs, répartis au cours des 50 premières années de la succession, avec une moyenne de 13,1 relevés par saison dont 10,4 à l'aube et 2,7 au crépuscule (tabl. 2): ils ont été conduits, sauf exception, dans de bonnes conditions météorologiques (absence de forte pluie ou de vent violent). Le même ensemble de symboles cartographiques a été utilisé durant les 50 ans (voir Chessex & Ribaut 1966).

Au cours de cette étude, la durée moyenne annuelle des comptages a fluctué de 31 à 63 minutes, avec une durée moyenne de $49,5 \pm 6,9$ minutes sur les 31 années: cela représente un effort moyen d'observation de 53,8 min./10 ha en comparaison des 100-150 min./10 ha prônées par Tomiałojć (1980) et Tomiałojć & Wesołowski (1990); nous l'expliquons en partie par l'excellente accessibilité de notre terrain plat, l'absence de recherche systématique des nids et de délimitation des frontières territoriales au moyen de la repasse des chants, mais également par l'extrême pauvreté de la parcelle entre 20 et 30 ans. Il faut trouver un équilibre: dans les comptages trop courts, les contacts simultanés peuvent manquer et les comptages trop longs augmentent sensiblement le risque de double comptage d'un même oiseau (Morozov 1995); notre vitesse de dénombrement offre l'avantage indéniable de limiter fortement ce risque, source de problèmes d'interprétation parfois insolubles en l'absence de marquage individuel. Seuls les Passériformes, les Colombidés, les Cuculidés et les Pucidés ont été pris en compte dans ce suivi bien que la méthode de cartographie ne soit pas optimale pour les pics et les Corvidés (mêmes manifestations vocales chez le mâle et la femelle) et que la parcelle soit petite pour les espèces à grand territoire (Coucou gris *Cuculus canorus*,

Année	Âge succession	Nb total comptages	Comptages aube	Comptages crépuscule	Nb comptages valides
1978	5	17	17	0	13
1981	8	12	6	6	8
1982	9	9	9	0	7
1984	11	14	11	3	10
1985	12	12	12	0	9
1990	17	10	8	2	10
1991	18	11	9	2	10
1992	19	15	14	1	11
1993	20	14	13	1	10
1994	21	13	9	4	10
1997	24	16	13	3	11
1999	26	12	9	3	11
2001	28	12	9	3	10
2003	30	11	9	2	9
2005	32	11	10	1	9
2007	34	9	7	2	9
2009	36	14	10	4	11
2010	37	12	8	4	11
2011	38	14	11	3	10
2012	39	14	10	4	11
2013	40	13	10	3	10
2014	41	14	11	3	11
2015	42	15	11	4	12
2016	43	15	11	4	12
2017	44	14	11	3	12
2018	45	14	11	3	12
2019	46	14	11	3	11
2020	47	14	11	3	11
2021	48	14	11	3	11
2022	49	14	11	3	12
2023	50	14	11	3	11
Moyennes		13,12	10,45	2,67	10,48

Tabl. 2: Statistique de répartition des comptages durant les 31 années de dénombrements.

Pic noir *Dryocopus martius*, Pic vert *Picus viridis*, Geai des chênes *Garrulus glandarius*, Corneille noire *Corvus corone*). S'y ajoutent les Passereaux difficiles à recenser à cause de manifestations vocales timides (Cobemouche gris *Muscicapa striata*, Mésange à longue queue *Aegithalos caudatus*) ou peu portantes (roitelets *Regulus sp.*), ou de plages quotidiennes de chant temporellement restreintes (Turdidés).

Aux difficultés de réalisation des comptages s'ajoutent celles de l'interprétation des cartes spécifiques: pour pallier à l'oubli des détails, ces dernières sont exécutées immédiatement après la fin de la saison des relevés de terrain. Tous les contacts d'une même espèce sont reportés sur une carte à l'échelle 1:2500 et les «territoires-papier» ou territoires théoriques délimités correspondent aux nuages de contacts (cluster): ces approximations plus ou moins grossières ne recouvrent pas les véritables limites territoriales (Best 1975), Enemar et al. (1976) ajoutant qu'ils ne correspondaient pas toujours à l'emplacement des nids trouvés. Fuller & Marchant (1985) relèvent chez des cartographes expérimentés une difficulté marquée d'interprétation pour environ 50% des espèces, à cause du manque d'efficacité des relevés et de la visibilité insuffisante de nuages de contacts clairs (Svensson 1974). En ne conservant que les dénombrements valides (au nombre moyen de 10,5 pour l'étude, voir tabl. 2), effectués après les dates-seuil fixées pour les différentes espèces par Schmid et al. (2004), nous avons appliqué les exigences minimales de Bibby et al. (2000) pour la délimitation du territoire-papier d'un mâle cantonné: celui-ci nécessite 2 contacts pour 8 ou moins de 8 dénombrements et 3 contacts au-delà de 8 dénombrements (le chant simultané de deux mâles ou le chant sont parmi les meilleurs contacts). Une attention particulière a été portée aux territoires limitrophes afin d'améliorer l'estimation de l'abondance (Tomiałojc 1980; Holmes et al. 1986; Morozov 1995), offrant au cartographe la possibilité de valider 0 ou 0,5 ou 1 territoire selon les particularités de ce-dernier; Bibby et al. (2000) demandent plus de la moitié des contacts dans la parcelle pour valider un territoire, et nous avons accepté un demi-territoire lorsque plus de la moitié de sa surface se trouve dans les limites de la parcelle.

Cette méthode de cartographie est destinée à chiffrer la densité des populations d'oiseaux nicheurs (Holmes & Sherry 2001): les relevés de terrain donnent une estimation fiable du nombre réel de territoires (Enemar et al. 2004) dans la parcelle étudiée, y compris ceux occupés par des mâles célibataires, renseignant sur l'abondance de l'espèce et de la communauté.

La fréquence (en %) d'une espèce est le quotient du nombre d'années avec reproduction par le nombre d'années de recensements (31 ans). La densité d'une espèce est le nombre de territoires/10 ha lors d'une année de recensement, et sa densité moyenne s'obtient en divisant la somme de ses densités annuelles par le nombre d'années de recensements (31 ans); la densité relative moyenne de cette espèce, également appelée dominance, est le quotient (exprimé en %) de sa densité moyenne par la densité moyenne de la communauté au cours des 31 ans de recensements. L'index de dominance (ID) est constitué de la somme des abondances relatives des espèces dominantes annuellement: compris

entre 0 et 1, il a été calculé pour chacune des 31 années. La diversité H' mesure le niveau de complexité de la communauté: plus il y a d'espèces et plus leurs densités respectives sont proches, plus la diversité est élevée. La diversité H' est la fonction de Shannon, calculée selon la formule: $H' = -\sum_{i=1}^n p_i \log_2 p_i$ où p_i est l'abondance relative de l'espèce i dans une communauté de n espèces.

L'indice de similarité est une mesure de dissimilarité (ici temporelle) entre deux communautés, basée sur l'abondance relative (dominance) des espèces (Virkkala 2016): nous avons calculé le pourcentage de similarité (PS) de la communauté avienne nicheuse durant l'étude selon la formule $PS = \sum \min(p_{1i}, p_{2i})$, où p_{1i} et p_{2i} sont les proportions de l'espèce i dans les séquences temporelles 1 et 2. Ce pourcentage de similarité de la communauté avienne a été comparé dans dix séquences consécutives de cinq années chacune.

Concernant la biomasse avienne au cours de la succession, nous avons recherché pour chacune des 45 espèces nicheuses un poids moyen des mâles et des femelles (donc des couples), en utilisant les données du «Handbuch der Vögel Mitteleuropas» (Glutz von Blotzheim & Bauer 1980-1997). Dans une jeune succession, le rythme évolutif de la biocénose est rapide: il est intéressant de mettre en lumière le rôle de certains paramètres écologiques dans les transformations de la communauté des oiseaux nicheurs. Nous nous sommes inspirés de la classification assez claire et simple de Hewson & Noble (2009) pour définir trois types de guildes écologiques d'espèces nicheuses (tabl. 4), en les adaptant à notre pays (Maumary et al. 2007).

1| gilde phénologique:

définit la zone d'hivernage (donc la stratégie migratoire)
sédentaire: hiverne sur place ou dans un rayon local;
migrateur partiel: hiverne au sud de l'Europe et sur le pourtour méditerranéen;
migrateur transsaharien: hiverne dans les savanes sahéliennes et les tropiques humides.

2| gilde trophique:

définit l'endroit où l'espèce se nourrit majoritairement.
sol: nourriture animale ou végétale prélevée sur le sol forestier;
buissons: nourriture prélevée dans les strates herbacée et arbustive;
arbres: nourriture prélevée sur la couronne, les branches et le tronc;
variable: nourriture prélevée sur plus d'une des localisations précédentes.

3| gilde selon le site de nid:

définit l'endroit où l'espèce niche majoritairement.
sol: nid au sol ou proche (racines);
buissons: nid dans les hautes herbes, les buissons bas et les arbustes;
arbres: nid dans les branches ou contre le tronc;
cavités: nid dans les souches, les chandelles ou les troncs.

Les analyses de corrélation et les calculs des coefficients des régressions ont été faits avec le logiciel R 4.3.0 (R Core Team 2023).

Résultats

Espèces observées non nicheuses

Au cours de ce suivi, quinze espèces ont été observées sur la parcelle à une fréquence variable (tabl. 3), sans qu'aucun territoire de reproduction ne puisse jamais être validé selon les critères de la méthode, au sein de leurs populations respectives. Les sept espèces de migrants tropicaux sont accidentelles et n'ont été vues qu'une ou deux fois en 31 années de dénombrements. Le Bouvreuil pivoine *Pyrrhula pyrrhula* et le Bec-croisé des sapins *Loxia curvirostra* sont d'une discrétion extrême en période de nidification, sans jamais avoir satisfait aux critères de reproduction exigés: très fréquent dans les sapinières des jeunes stades, le Bouvreuil a disparu depuis plus de quinze ans, alors que le Bec-croisé des sapins, très dépendant de la fructification abondante des épicéas, s'est peut-être reproduit occasionnellement en-dehors de la période des dénombrements printaniers.

Espèce observée	Fréquence d'observation (%)	Gp
Pigeon colombin <i>Columba oenas</i>	9,7	mp
Huppe fasciée <i>Upupa epops</i>	3,2	mt
Pic mar <i>Leiopicus medius</i>	6,4	s
Rosignol philomèle <i>Luscinia megarhynchos</i>	3,2	mt
Rougequeue à front blanc <i>Phoenicurus phoenicurus</i>	3,2	mt
Grive litorne <i>Turdus pilaris</i>	22,6	mp
Locustelle tachetée <i>Locustella naevia</i>	6,4	mt
Pouillot de Bonelli <i>Phylloscopus bonelli</i>	3,2	mt
Pouillot siffleur <i>Phylloscopus sibilatrix</i>	6,4	mt
Gobemouche noir <i>Ficedula hypoleuca</i>	6,4	mt
Serin cini <i>Serinus serinus</i>	12,9	mp
Tarin des aulnes <i>Spinus spinus</i>	9,7	s
Bec-croisé des sapins <i>Loxia curvirostra</i>	25,8	s
Bouvreuil pivoine <i>Pyrrhula pyrrhula</i>	38,7	s
Bruant des roseaux <i>Emberiza schoeniclus</i>	3,2	mp

Tabl. 3: Liste des quinze espèces observées sur la parcelle, mais sans preuves de reproduction, au cours des 31 années de dénombrements, accompagnée de la fréquence d'observation (en%) et de la guilda phénologique (Gp). Voir la signification des symboles dans le tableau 4.

La communauté des espèces nicheuses

STRUCTURE GÉNÉRALE

Durant cette étude, 45 espèces ont montré une activité reproductrice à un stade ou un autre de la succession (tabl. 4), avec un maximum annuel de 26 espèces: dix sont des migrants transsahariens, douze des migrants partiels, vingt-trois des espèces sédentaires, et huit figurent sur la

dernière Liste rouge des oiseaux nicheurs menacés de Suisse (Knaus et al. 2021). La figure 9 montre les évolutions annuelle et cumulée des nombres d'espèces observées d'une part, et celles des espèces nicheuses d'autre part.

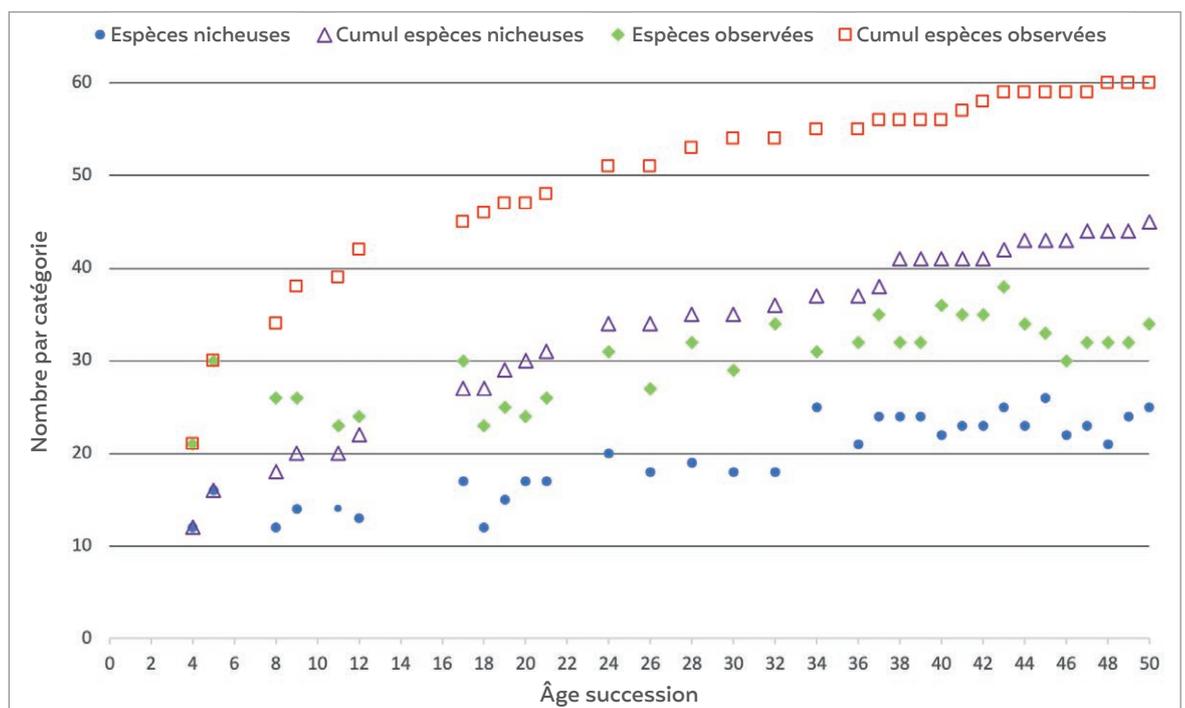


Fig. 9: Évolution de la richesse spécifique et de la richesse cumulée au cours de la succession; sont figurées les espèces nicheuses et les espèces observées durant la saison de reproduction dans la parcelle étudiée.

Espèce nicheuse	Fréquence (%)	Densité moyenne	Écart-type	CV (%)	Densité relative (%)	Rang	Gp	Gn	Gt
Pigeon ramier <i>Columba palumbus</i>	70,96	3,4	3,06	90	3,71	11	mp	ar	so
Tourterelle des bois <i>Streptopelia turtur</i>	38,7	0,52	0,76	146,1	0,79	22	mt	ar	so
Coucou gris <i>Cuculus canorus</i>	9,67	0,08	0,28	350	0,1	36	mt	bu	va
Pic cendré <i>Picus canus</i>	3,22	0,02	0,1	500	0,02	44	s	ca	va
Pic vert <i>Picus viridis</i>	9,67	0,07	0,23	328,6	0,08	37	s	ca	so
Pic noir <i>Dryocopus martius</i>	9,67	0,07	0,23	328,6	0,07	38	s	ca	va
Pic épeiche <i>Dendrocopos major</i>	64,51	0,79	0,68	86,07	0,89	20	s	ca	ar
Pipit des arbres <i>Anthus trivialis</i>	12,9	0,35	1,1	314,3	0,53	27	mt	so	so
Troglodyte <i>Troglodytes troglodytes</i>	93,54	3,77	2,09	55,43	4,8	8	s	bu	bu
Accenteur mouchet <i>Prunella modularis</i>	87,09	2,19	1,64	74,88	3,26	13	mp	bu	so
Rougegorge <i>Erithacus rubecula</i>	96,77	6,52	3,1	47,54	8,44	4	mp	so	so
Merle noir <i>Turdus merula</i>	100	9,02	3,51	38,91	11,14	2	s	bu	so
Grive musicienne <i>Turdus philomelos</i>	96,77	3,86	1,74	45,07	4,91	7	mp	bu	so
Grive draine <i>Turdus viscivorus</i>	58,06	0,68	0,69	101,5	0,74	23	mp	ar	so
Hypolaïs ictérine <i>Hippolais icterina</i>	3,22	0,03	0,19	633,3	0,05	41	mt	bu	bu
Fauvette à tête noire <i>Sylvia atricapilla</i>	100	7,89	2,72	34,47	10,23	3	mp	bu	va
Fauvette des jardins <i>Sylvia borin</i>	58,06	2,17	3,75	172,8	3,44	12	mt	bu	va
Fauvette grisette <i>Sylvia communis</i>	3,22	0,03	0,19	633,3	0,05	40	mt	bu	bu
Pouillot véloce <i>Phylloscopus collybita</i>	100	4,19	1,44	34,36	6,02	5	mp	bu	ar
Pouillot fitis <i>Phylloscopus trochilus</i>	19,35	0,77	1,66	215,6	1,29	18	mt	so	bu
Roitelet huppé <i>Regulus regulus</i>	80,64	4,78	3,9	81,58	5,29	6	s	ar	ar
Roitelet triple-bandeau <i>Regulus ignicapillus</i>	87,09	3,38	1,96	57,98	4,24	10	mp	ar	ar
Gobemouche gris <i>Muscicapa striata</i>	16,12	0,21	0,51	242,9	0,23	30	mt	ca	ar
Mésange à longue queue <i>Aegithalos caudatus</i>	9,67	0,1	0,33	330	0,11	34	s	bu	ar
Mésange nonnette <i>Poecile palustris</i>	45,16	0,65	0,86	132,3	0,74	24	s	ca	va
Mésange boréale <i>Poecile montanus</i>	16,12	0,17	0,4	235,3	0,21	31	s	ca	va
Mésange huppée <i>Lophophanes cristatus</i>	64,51	1,42	1,43	100,7	1,52	16	s	ca	va
Mésange noire <i>Periparus ater</i>	83,87	3,4	2,29	67,35	4,26	9	s	ca	ar
Mésange bleue <i>Cyanistes caeruleus</i>	54,83	0,68	0,77	113,2	0,87	21	s	ca	ar
Mésange charbonnière <i>Parus major</i>	77,41	1,54	1,22	79,22	2,02	15	s	ca	va
Sittelle torchepot <i>Sitta europaea</i>	16,12	0,17	0,4	235,3	0,17	32	s	ca	ar
Grimpereau des bois <i>Certhia familiaris</i>	41,93	0,65	0,88	135,4	0,66	25	s	ca	ar
Grimpereau des jardins <i>Certhia brachydactyla</i>	9,67	0,12	0,44	366,7	0,11	33	s	ca	ar
Loriot d'Europe <i>Oriolus oriolus</i>	38,7	0,31	0,46	148,4	0,37	28	mt	ar	ar
Pie-grièche écorcheur <i>Lanius collurio</i>	3,22	0,02	0,1	500	0,02	43	mt	bu	so
Geai des chênes <i>Garrulus glandarius</i>	74,19	1,19	0,83	69,74	1,41	17	s	ar	so
Corneille noire <i>Corvus corone</i>	22,58	0,26	0,52	200	0,27	29	s	ar	va
Grand Corbeau <i>Corvus corax</i>	3,22	0,02	0,1	500	0,01	45	s	ar	va
Étourneau sansonnet <i>Sturnus vulgaris</i>	9,67	0,1	0,33	330	0,1	35	mp	ca	va
Pinson des arbres <i>Fringilla coelebs</i>	83,87	9,83	5,7	57,98	11,81	1	mp	ar	va
Verdier d'Europe <i>Chloris chloris</i>	41,93	0,61	0,88	144,3	0,63	26	s	ar	va
Chardonneret élégant <i>Carduelis carduelis</i>	3,22	0,03	0,19	633,3	0,05	42	mp	ar	va
Linotte mélodieuse <i>Linaria cannabina</i>	16,12	0,75	2,28	304	1,07	19	mp	bu	so
Bruant jaune <i>Emberiza citrinella</i>	41,93	1,98	4,14	209,1	2,88	14	s	bu	so
Gros-bec casse-noyaux <i>Coccothraustes coccothraustes</i>	6,45	0,07	0,27	385,7	0,07	39	s	ar	va

Tabl. 4: Fréquence (%), densité moyenne (territoires/10 ha) avec écart-type et coefficient de variation (CV = 100 • écart/moyenne), et densité relative moyenne (en%) pour chacune des 45 espèces nicheuses constituant la communauté: les 6 espèces régulières (fréquence > 90%) et les 6 espèces dominantes (densité relative > 5%) sont figurées en gras. Le rang de chaque espèce est donné en lien avec la fig. 20.

Les 3 guildes écologiques sont indiquées pour chaque espèce: guildes phénologique (Gp), guildes de nidification (Gn) et guildes trophique (Gt). Signification des symboles: s = sédentaire, mp = migrateur partiel, mt = migrateur transsaharien, so = sol, bu = buissons, ar = arbres, va = variable, ca = cavité. Les 8 espèces en rouge figurent dans la dernière Liste rouge des oiseaux nicheurs menacés de Suisse (Knaus et al. 2021).

La jeune succession est très dynamique, puisqu'à 5 ans près de 60% des espèces observées, respectivement 40% des espèces nicheuses, sont déjà apparues ; à dix ans, ces valeurs approchent respectivement 70% et 50%, et à vingt ans elles valent 86% et 73%.

La courbe de variation de la densité de la communauté est clairement bimodale, avec un pic de 81 territoires/10 ha à 9 ans puis une augmentation un peu irrégulière entre 20 et quarante ans pour approcher de la barre des 100 territoires/10 ha, ensuite régulièrement franchie durant la dernière décennie ; cette densité a varié entre 35,9 (à 12 ans) et 120,6 territoires/10 ha (à 46 ans). L'évolution comparée de la richesse et de la densité est présentée dans la figure 10, sous forme de moyennes par tranche de cinq années (donc dix tranches pour les 50 ans de la succession) : la richesse évolue très lentement et n'accuse pas de baisse entre les 10^e et 20^e années.

La diversité spécifique (H') a varié entre 3,11 (à 18 ans) et 4,14 (à 50 ans) : elle fluctue fortement au stade du taillis, s'effondre au stade du perchis (entre 18 et 20 ans), croît rapidement à la transition perchis – jeune futaie puis se met à osciller autour d'une valeur de 4 (Annexe 3). Au stade de la jeune futaie (36-50 ans), la diversité moyenne est de 3,98 : la figure 11 fait apparaître une forte corrélation positive entre la diversité H' et le logarithme de la richesse ($r_{31} = 0,896$) : schématiquement, plus la communauté abrite d'espèces nicheuses, plus la diversité est élevée.

D'autre part, on relève une forte corrélation négative (fig. 12) entre la diversité H' et l'index de dominance (ID) ($r_{31} = -0,803$) : plus la proportion des espèces dominantes est élevée dans la communauté, plus la diversité décline.

La fréquence de chaque espèce nicheuse au cours de la succession a été calculée (tabl. 4) : près de la moitié des espèces nicheuses sont concentrées aux deux extrémités de la distribution ; d'une part, treize espèces nicheuses rares, présentes 1 à 3 ans, partagées entre des migrateurs transsahariens spécialistes du taillis, des sédentaires spécialistes de la futaie mature et des espèces forestières à très grand territoire. D'autre part six espèces régulières, plutôt généralistes, présentes 29 à 31 fois lors de 31 années de relevés (fréquence > 90%) : ce sont des oiseaux sédentaires (Troglodyte mignon *Troglodytes troglodytes*, Merle noir), ou migrateurs à courte distance (Rougegorge *Erithacus rubecula*, Grive musicienne, Fauvette à tête noire *Sylvia atricapilla*, Pouillot véloce *Phylloscopus collybita*) ; en cours de succession, la part de ces six espèces à l'abondance de la communauté fluctue de 28,3% à 62,7% (moyenne 45,6% ± 7,3%). Le coefficient moyen de variation de ces 6 espèces est CV = 42,6% ± 8,3% alors que celui des 39 espèces irrégulières (de fréquence < 90%) est CV = 247% ± 171,4%. La variation de densité (CV) des 45 espèces est négativement corrélée avec la densité moyenne de leurs populations respectives ($p < 2e-16$; $r^2 = 0,8103$) : les quinze espèces dont la variation de densité est supérieure à 300% ont une densité moyenne inférieure à 0,8 T/10 ha ;

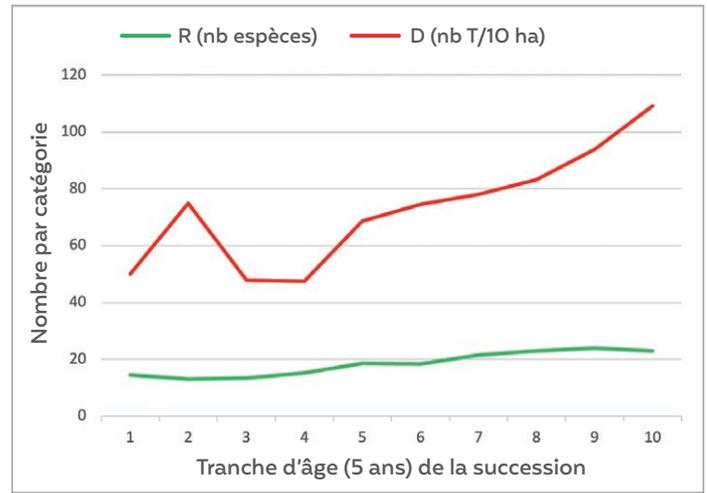


Fig. 10: Évolution comparée, au cours de 10 tranches de 5 ans, de la richesse (nombre d'espèces nicheuses) et de la densité (nombre de territoires/10ha) de la communauté étudiée.

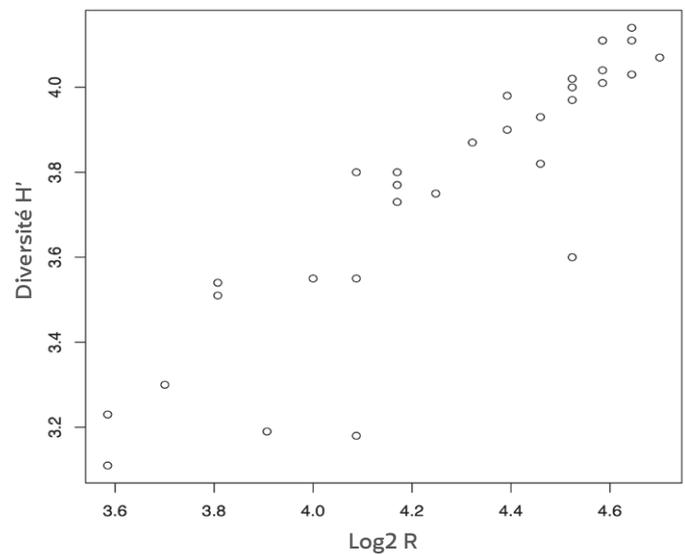


Fig. 11: Relation fortement positive entre la diversité H' et le logarithme base 2 de la richesse lors des 31 années de dénombrements (coefficient de corrélation $r_{31} = 0,896$).

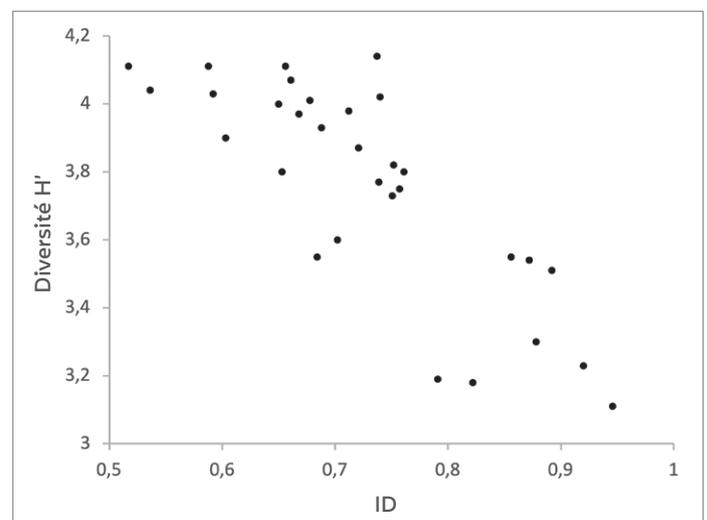


Fig. 12: Relation fortement négative entre la diversité H' et l'index de dominance (ID) lors des 31 années de dénombrements (coefficient de corrélation $r_{31} = -0,803$).

inversement, les six espèces dominantes dans la succession ont un CV inférieur à 100% (fig. 13). Il y a aussi une modeste corrélation négative entre le CV et la densité moyenne des espèces régulières ($r_s = -0,46$): schématiquement, plus haute est la densité moyenne, plus faible est la variation de densité, sauf pour le Pouillot véloce. Notons que le Pinson des arbres *Fringilla coelebs* est apparu tard dans la succession (19^e année) et n'est de ce fait pas considéré comme régulier (fréquence = 83,9%): il affiche la plus haute densité moyenne mais un CV de 58% (voir tabl. 4).

RICHESSE SPÉCIFIQUE

Le nombre d'espèces nicheuses (fig. 9) a varié de 12 (à 4, 8 et 18 ans) à 26 (45 ans): la richesse spécifique annuelle croît vite entre les stades plantation et jeune taillis (5 ans) grâce à la juxtaposition de deux cortèges d'espèces nicheuses: les oiseaux de milieux ouverts ou de buissons bas (Pipit des arbres *Anthus trivialis*, Fauvette grisette *Sylvia communis*, Bruant jaune *Emberiza citrinella*) d'une part, les oiseaux des formations arbustives du taillis (Accenteur mouchet *Prunella modularis*, Merle noir, Hypolais icterine *Hippolais icterina*, Fauvette à tête noire, Fauvette des jardins *Sylvia borin*, Pouillot véloce, Pouillot fitis *Phylloscopus trochilus*, Linotte mélodieuse *Linaria cannabina*) d'autre part; ensuite, elle régresse à la transition des stades taillis âgé – jeune perchis (vers 10 ans) avec la disparition d'espèces des milieux semi-ouverts spécialistes du taillis (Fauvette des jardins, Pouillot fitis, Bruant jaune). Entre la 15^e et la 20^e année, elle recommence à augmenter avec l'arrivée progressive des espèces purement forestières dans la jeune futaie (Pigeon ramier *Columba palumbus*, tous les cavernicoles, roitelets, Pinson des arbres). Peu après la 30^e année, la richesse se maintient constamment au-dessus de 20 espèces nicheuses.

Logiquement, la richesse spécifique cumulée suit une croissance régulière de 12 à 45 espèces dans l'intervalle de 50 ans, mais à un rythme de plus en plus lent: on relève trois petites poussées de croissance, entre 21 et 24 ans, 37 et 38 ans,

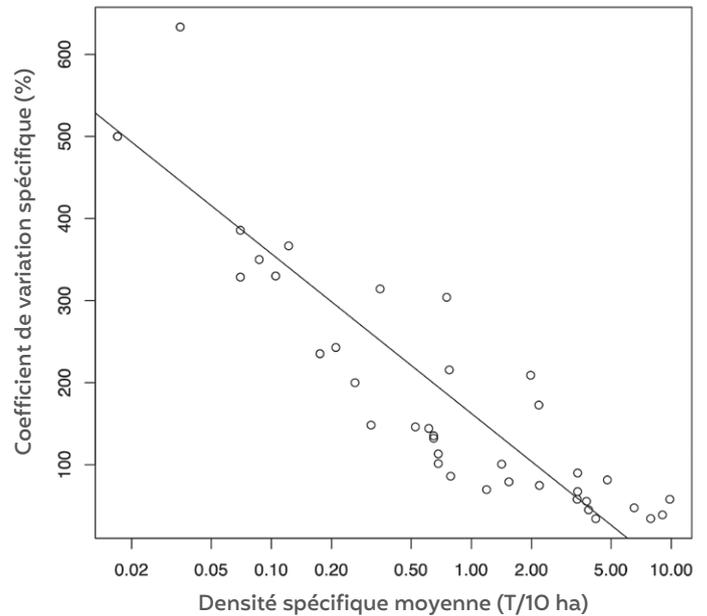


Fig. 13: Relation négative significative entre le coefficient de variation spécifique CV (en%) et le logarithme de la densité moyenne (en T/10ha), pour chacune des 45 espèces nicheuses de la succession, et droite de régression associée $y = 162,57 - 194,61x$.

puis 43 et 50 ans, dues à des espèces de faible abondance (Coucou gris, Pic noir, Grimpereau des bois *Certhia familiaris*, Étourneau sansonnet *Sturnus vulgaris* et Grand corbeau *Corvus corax*).

Une espèce est dominante dans la communauté lorsque sa densité relative dépasse le seuil des 5% de la densité totale (voir ci-après); la figure 14 montre que la richesse relative des espèces dominantes (leur part à la richesse totale) baisse continuellement jusque vers la 35^e année, puis oscille autour de 30%. Cette richesse en espèces dominantes au début de la succession s'explique par la présence d'espèces typiques des buissons bas (Fauvette des jardins, Linotte mélodieuse, Bruant jaune) aux côtés d'espèces généralistes (Accenteur mouchet, Merle noir, Fauvette à tête noire).

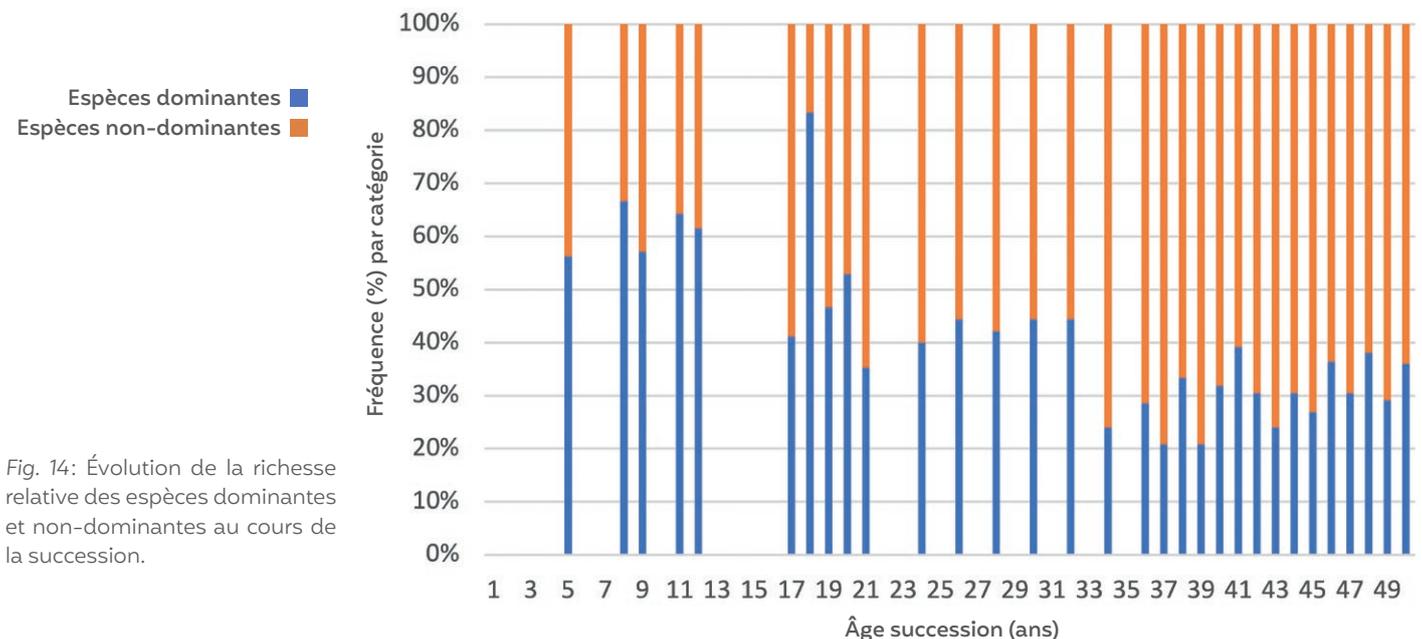


Fig. 14: Évolution de la richesse relative des espèces dominantes et non-dominantes au cours de la succession.

ABONDANCE ET DENSITÉ

En préambule, notons qu'il existe une forte corrélation positive ($p=3,29e-11$; $r^2=0,7856$) entre la durée annuelle moyenne des comptages et l'abondance annuelle de la communauté avienne (fig. 15):

L'Annexe 1 présente le nombre total de territoires des 45 espèces nicheuses dans la parcelle de 9,2 ha et la densité (nombre de territoires/10 ha) de la communauté au cours des 31 années de relevés, et la figure 16 illustre l'évolution de son abondance: elle montre que la colonisation était vraiment explosive au stade du taillis bas (de 3 à 9 ans environ).

Jusqu'à 4 ans, la parcelle replantée a dû être occupée par les espèces affectionnant les milieux prairiaux parsemés de buissons bas et de secteurs peu végétalisés: le Pipit des arbres, la Fauvette grisette et la Pie-grièche écorcheur *Lanius collurio* (fig. 17).

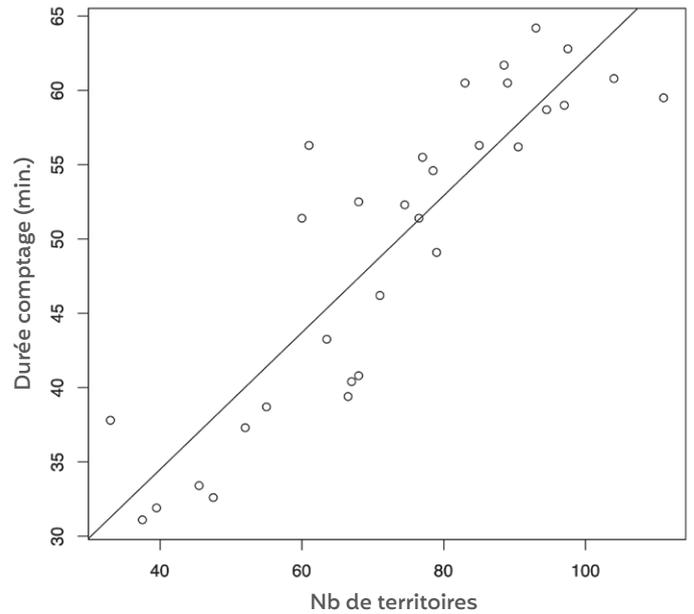


Fig. 15: Relation positive entre la durée annuelle moyenne des comptages (en minutes) et l'abondance annuelle (nb de territoires/9,2 ha) au cours de la succession, et droite de régression associée $y = 16,0627 + 0,4607x$.

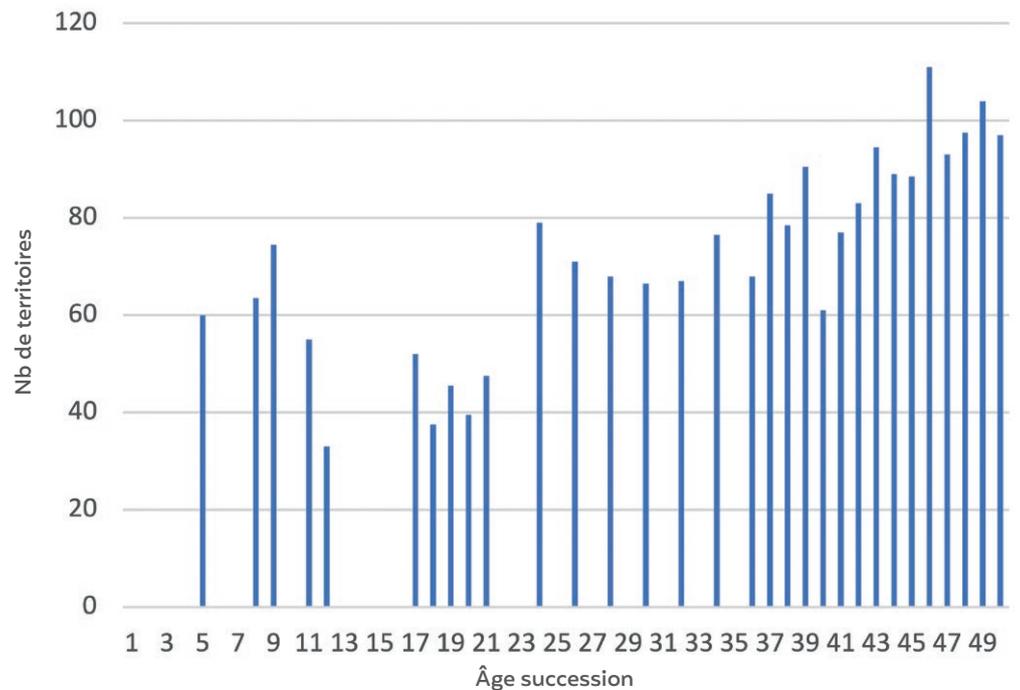


Fig. 16: Évolution de l'abondance de la communauté (nombre de territoires/9,2 ha) au cours de la succession.



Fig. 17: La Fauvette grisette *Sylvia communis* (gauche) et la Pie-grièche écorcheur *Lanius collurio* (droite), deux espèces des buissons bas présentes dans la jeune plantation entre les 2^e et 5^e années de la succession. © D. Saluz (g), D. Aubort (d)



Fig. 18: La Linotte mélodieuse *Linaria cannabina* (gauche) et le Bruant jaune *Emberiza citrinella* (droite), deux espèces dominantes dans le taillis jeune, surtout entre les 5^e et 9^e années de la succession. © D. Aubort

Dès 4 ans, la luxuriance de la strate arbustive attire en nombre les espèces privilégiant le jeune taillis richement structuré (Accenteur mouchet, Merle noir, 4 espèces de Sylviidés, Linotte mélodieuse et Bruant jaune; fig. 18), dont huit espèces dominantes responsables du pic d'abondance de la 9^e année; à ce stade, les espèces de milieux plus ouverts ont déjà disparu.

Entre 12 et 15 ans (transition entre taillis âgé et jeune perchis), l'abondance atteint un plancher: le taillis âgé est déserté par toutes les espèces très spécialisées des buissons bas (Fauvette des jardins, Linotte mélodieuse et Bruant jaune) à cause de la fermeture du milieu, et n'attire pas encore les espèces du perchis et surtout de la futaie; cette physionomie végétale ne convient plus qu'à quelques espèces simultanément fréquentes et dominantes (voir ci-après). Dès la 20^e année (stade du perchis), l'installation progressive d'espèces purement forestières (Pigeon ramier, roitelets et mésanges *Parus sp.*, grimpeaux *Certhia sp.*, Geai des chênes, Pinson des arbres) entraîne une nouvelle augmentation. Schématiquement, la densité moyenne de la période 5-10 ans vaut 71,2 territoires (T)/10 ha, celle de la période 11-20 ans plonge à 47,5 T/10 ha, celle de la période 21-30 ans remonte à 72,1 T/10 ha et celle de la période 41-50 ans vaut 101,5 T/10 ha (Annexe 2).

La figure 19 présente la relation, pour les 45 espèces nicheuses, entre la fréquence spécifique et l'abondance spécifique moyenne, sur la base des 31 années de dénombrements: de façon spectaculaire, il apparaît que les 14 espèces très fréquentes ($F > 70\%$) sont aussi les plus abondantes ($> 2 T/9,2 ha$), à l'exception de la Mésange charbonnière *Parus major* et du Geai des chênes. Le Pinson des arbres est l'espèce la plus abondante dans la succession: cependant, sa fréquence n'est que de 83,8% car il ne niche qu'à partir de la 19^e année. Tous les nicheurs très occasionnels ont des abondances moyennes inférieures à 0,2 territoires sur 9,2 ha!

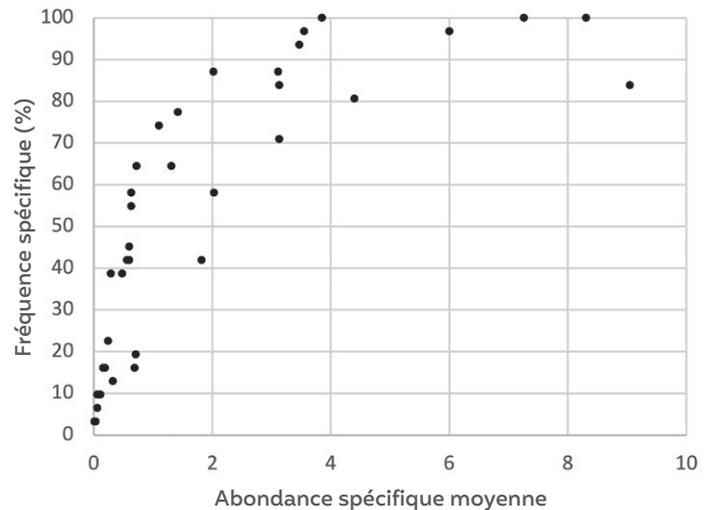


Fig. 19: Relation entre la fréquence spécifique (%) et l'abondance spécifique moyenne (nombre moyen de territoires sur la parcelle) des 45 espèces nicheuses de la succession.

Durant ces 50 premières années de la succession, la structure de la communauté avienne est bien illustrée par la densité relative moyenne (dominance moyenne¹) (Annexe 3): la figure 20 ordonne les 45 espèces par densité relative décroissante et montre que seules six espèces sont dominantes (densité relative > 5%) sur la durée. Trois d'entre elles (Merle noir, Fauvette à tête noire, Pinson des arbres) assurent près de 33% de la densité communautaire, épaulées par le Rougegorge, le Pouillot véloce et le Roitelet huppé *Regulus regulus* (19,7% à eux trois). Ces six espèces assurent donc un peu plus de la moitié de la densité moyenne de la commu-

nauté; à l'inverse, 26 espèces ont une dominance moyenne inférieure à 1% au cours de la succession. Il est intéressant de regarder évoluer le ratio d'abondance relative entre les espèces dominantes et les non-dominantes: la figure 21 illustre que la part des espèces dominantes baisse sensiblement en cours de succession, passant d'une abondance relative de 89,9% dans les dix premières années à 68,9% entre 40 et 50 ans; au stade de la jeune futaie, la communauté s'enrichit en fait de nombreuses espèces peu abondantes qui accroissent un peu la diversité H'.

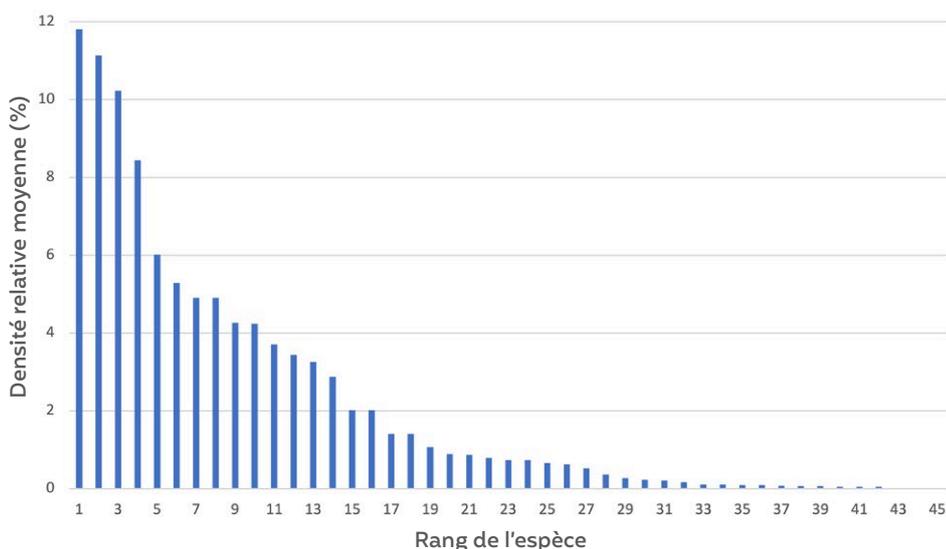


Fig. 20: Ordination des 45 espèces nicheuses par densité relative moyenne (ou dominance moyenne en %, cf Annexe 3) décroissante au cours des 50 premières années de la succession étudiée. L'identité des espèces en regard de leur rang figure dans le tabl. 4.

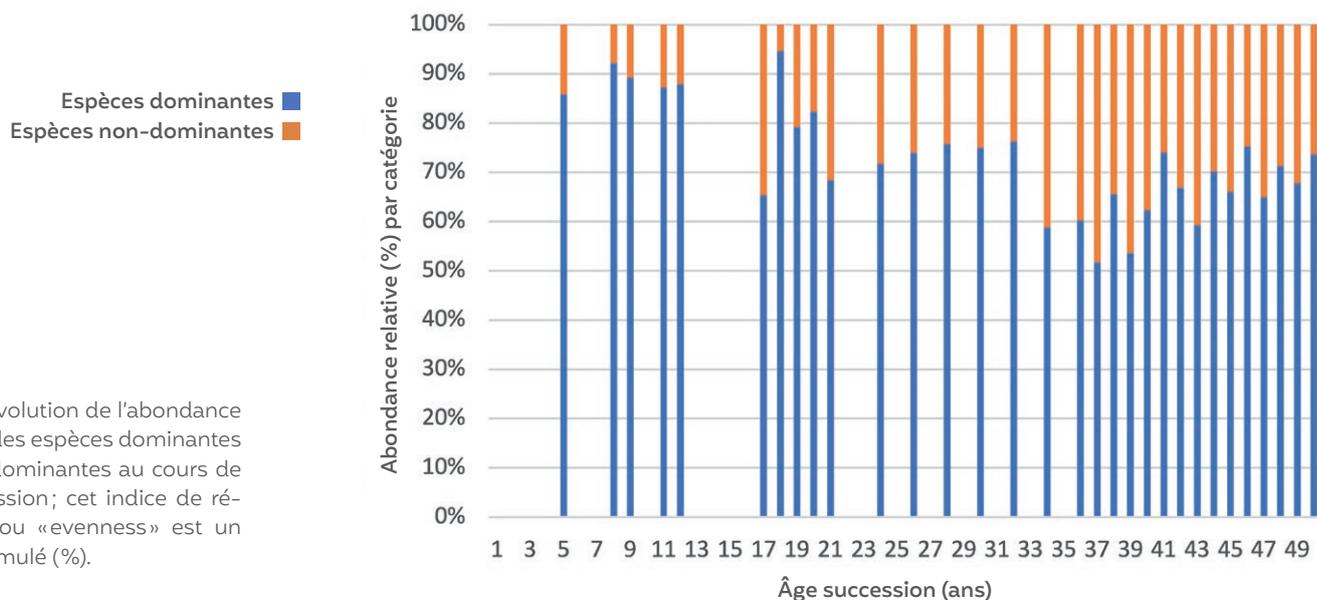


Fig. 21: Évolution de l'abondance relative des espèces dominantes et non-dominantes au cours de la succession; cet indice de régularité ou «evenness» est un score cumulé (%).

¹ La densité relative moyenne (ou dominance) est le quotient (exprimé en pour cent) de la densité moyenne d'une espèce par la densité moyenne de la communauté au cours des 31 ans de recensements.

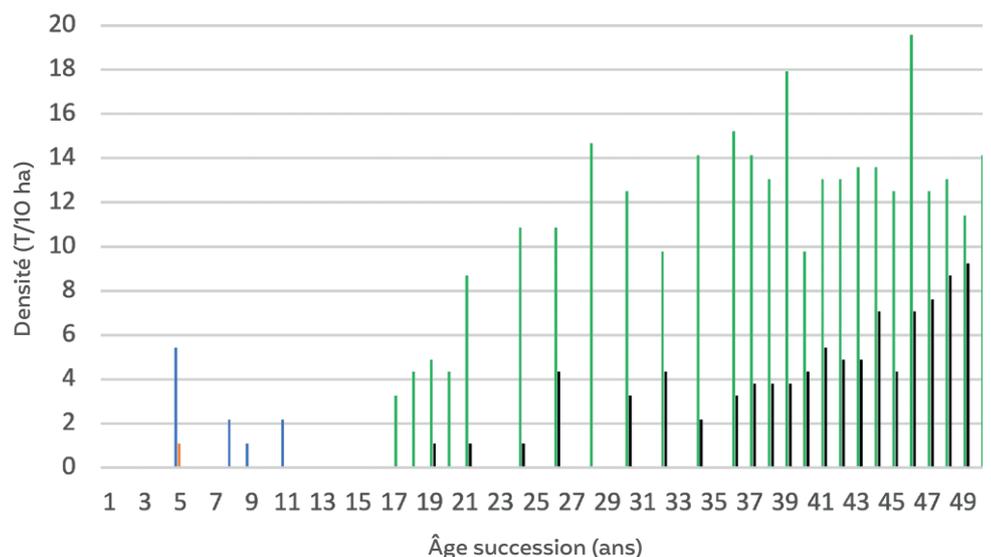
ÉVOLUTION DES POPULATIONS

Nous avons choisi de documenter uniquement l'évolution de quelques espèces et familles, en raison de leur représentativité des changements de cette succession.

La figure 22 représente, d'une part, la brève colonisation de la succession par deux espèces des milieux ouverts et buissons bas: la Fauvette grisette s'efface dès la 6^e année et le Pipit des arbres dès la 12^e. S'y observe, d'autre part, l'apparition dans le perchis âgé du Pinson des arbres, puis du Pigeon ramier, deux espèces typiquement forestières: la densité du premier fluctue à des valeurs très élevées dans la seconde moitié de la succession, celle du second augmente de façon spectaculaire lors des quinze dernières années.

Fig. 22: Évolution de la densité de population (territoires/10 ha) de deux espèces du stade taillis jeune (Pipit des arbres *Anthus trivialis* et Fauvette grisette *Sylvia communis*) et de deux espèces de la transition jeune futaie – futaie (Pigeon ramier *Columba palumbus* et Pinson des arbres *Fringilla coelebs*) en cours de succession.

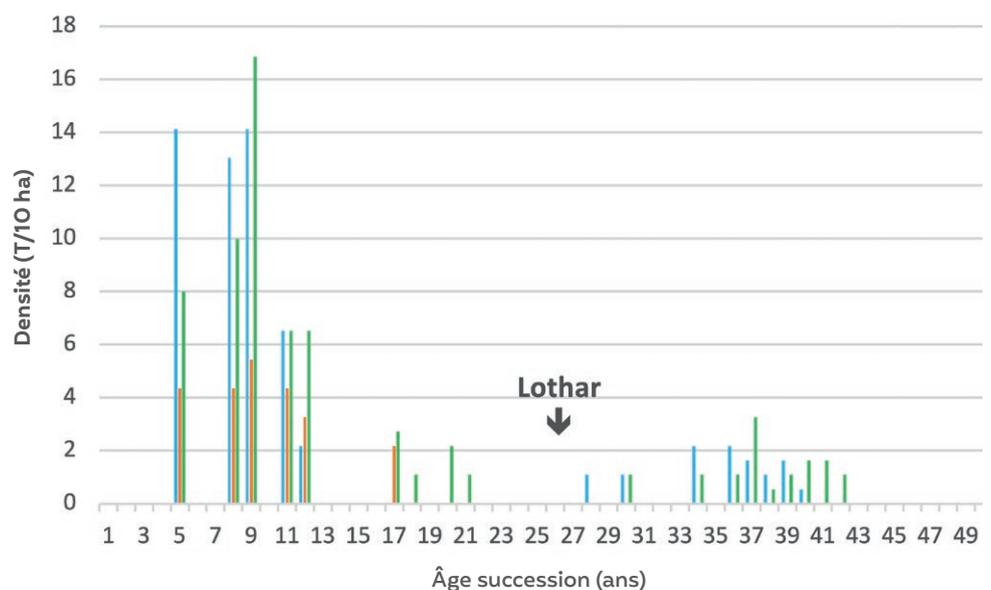
Pipit des arbres ■
Fauvettes grisette ■
Pinson des arbres ■
Pigeon ramier ■



La figure 23 illustre trois espèces de la transition taillis – jeune perchis: le Bruant jaune et la Fauvette des jardins ont atteint des densités exceptionnelles dans le taillis âgé, ont ensuite disparu pour réapparaître respectivement seize et neuf ans plus tard dans les clairières occasionnées par l'ouragan Lothar; le Pouillot fitis, moins abondant, a lentement mais définitivement disparu de la succession.

Fig. 23: Évolution de la densité de population (territoires/10 ha) de trois espèces caractéristiques de la transition taillis âgé – jeune perchis; le Bruant jaune *Emberiza citrinella* et la Fauvette des jardins *Sylvia borin* se sont réinstallés dans les clairières ouvertes par l'ouragan Lothar, au contraire du Pouillot fitis *Phylloscopus trochilus* ou de la Fauvette grisette *Sylvia communis* (clairières trop «forestières»).

Bruant jaune ■
Pouillot fitis ■
Fauvette des jardins ■



La figure 24 montre clairement que cette succession mixte est dominée par les conifères, car la Mésange noire *Periparus ater* y est solidement établie, malgré d'impressionnantes et continuelles fluctuations, alors que la Mésange bleue *Cyanistes caeruleus* n'y niche qu'occasionnellement à une densité très faible dans la première moitié de la succession, avant de devenir régulière dans la jeune futaie.

La figure 25 compare deux familles, dont l'empreinte sur la communauté diffère sensiblement : les Sylviidés sont vraiment représentatifs de cette succession, très dominants au stade du taillis, puis bien présents dans la strate arbustive de la jeune futaie. Logiquement, les Paridés cavicoles ne prennent de l'importance qu'à partir du perchis âgé, mais restent continuellement moins abondants que les Sylviidés, respectivement $D_m = 11,2$ et $14,2$ T/10 ha entre les 36^e et 50^e années de la succession.

Fig. 24: Évolution de la densité de population (territoires/10 ha) de deux espèces de mésanges dans cette succession mixte dominée par les conifères: la Mésange noire *Periparus ater* (forêt de conifères) est nettement plus abondante que la Mésange bleue *Cyanistes caeruleus* (forêt de feuillus), mais subit des fluctuations interannuelles de grande ampleur.

Mésange noire ■
Mésange bleue ■

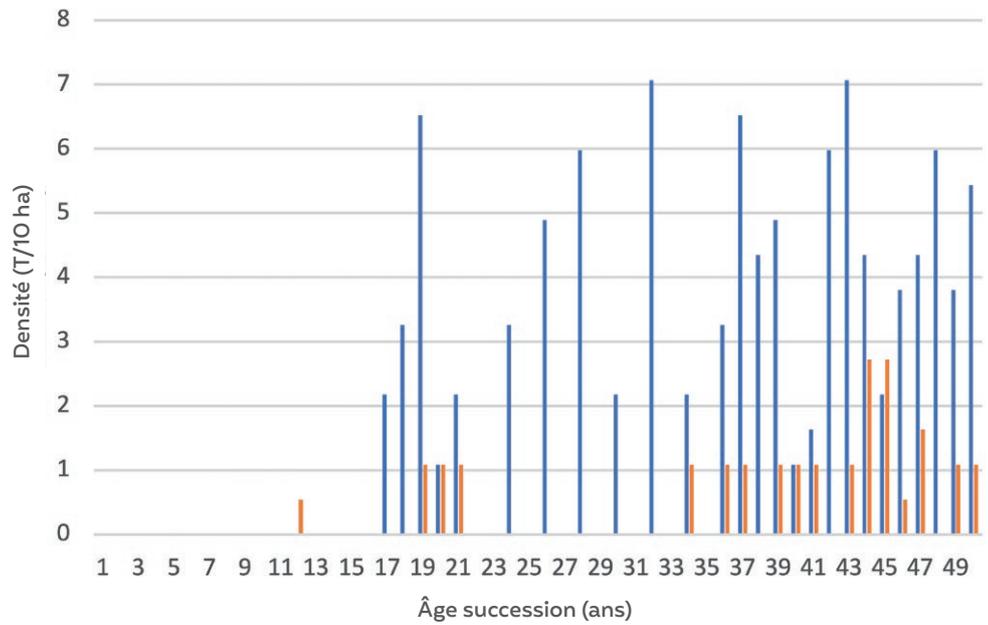
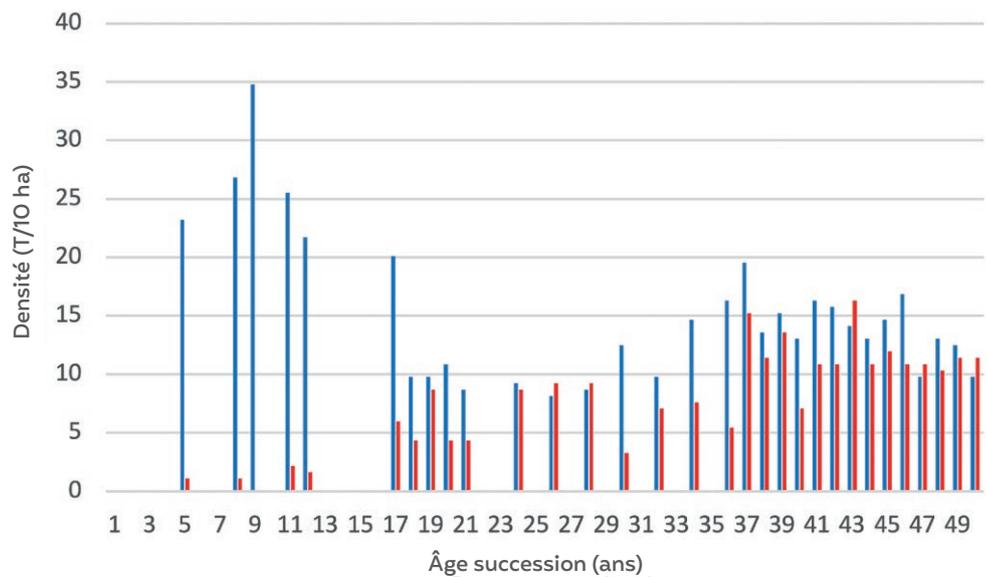


Fig. 25: Évolution de la densité de population (territoires/10 ha) de deux familles bien caractérisées de la succession étudiée: les Sylviidés (6 espèces à l'exclusion des deux espèces de roitelets) assurent une présence continue et presque toujours plus abondante que les Paridés (7 espèces), plutôt spécialistes de la futaie.

Sylviidés ■
Paridés ■



La cartographie des territoires permet d'illustrer quelques aspects choisis de l'évolution de cette communauté: la figure 26 illustre la distribution des territoires de deux espèces de migrateurs transsahariens affectionnant le taillis riche-ment structuré, la Fauvette des jardins et le Pouillot fitis; abondantes à la fin des années septante dans notre parcelle, ces deux espèces ont actuellement quasiment disparu des jeunes stades des successions forestières de plaine.

Au stade jeune futaie, il est instructif d'observer la cohabitation des deux espèces de roitelets (huppé et triple-bandeau) lors d'une année d'abondance, et la répartition spatiale des dix-huit territoires (fig. 27): tous les territoires du Roitelet huppé sont installés dans les placettes d'épicéas ou de sapins de Douglas alors que le Roitelet triple-bandeau *Regulus ignicapillus* s'accommode volontiers de placettes mixtes abritant de nombreux feuillus (voir fig. 8 pour les placettes); le

chevauchement des territoires des deux espèces est finalement assez faible. On voit aussi que les peuplements purs d'érables sycomores sont délaissés par les roitelets.

Parmi les bénéficiaires du réchauffement climatique, on trouve le Pigeon ramier, un habitant des peuplements matures apparu en 19^e année de la succession: la figure 28 illustre son étonnante abondance, pour un oiseau de cette taille, dans la futaie âgée de 50 ans.

Nous avons également testé les corrélations entre les abondances de trois paires d'espèces proches au cours de la succession: Merle noir versus Grive musicienne (fig. 29), Roitelet huppé vs Roitelet triple-bandeau et Mésange noire vs Mésange huppée. Étonnamment, les trois corrélations sont positives: faiblement entre les deux roitelets ($r = 0,495$), moyennement entre les deux mésanges ($r = 0,648$) et fortement entre les deux Turdidés ($r = 0,873$).

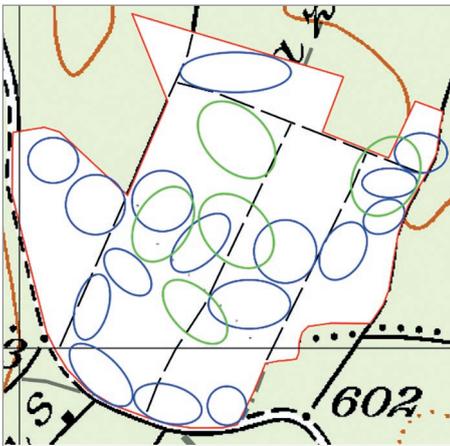


Fig. 26: Cartographie de 1982 (9^e année): distribution des territoires de la Fauvette des jardins *Sylvia borin* (ellipses bleues) et du Pouillot fitis *Phylloscopus trochilus* (ellipses vertes) dans le jeune taillis. Le Pouillot fitis évitait en général les jeunes placettes pures d'épicéas. © J.-L. Zollinger

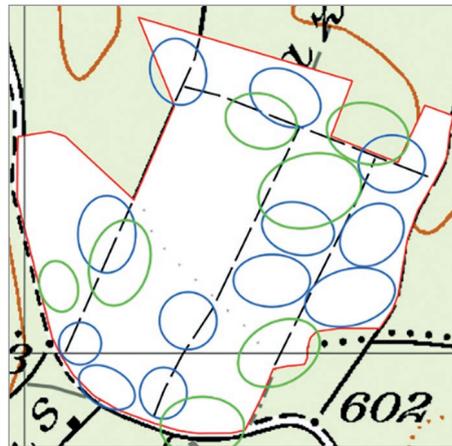


Fig. 27: Cartographie de 2019 (46^e année): distribution des territoires du Roitelet huppé *Regulus regulus* (ellipses bleues) et du Roitelet triple-bandeau *Regulus ignicapillus* (ellipses vertes) lors d'une année d'abondance des deux espèces. © J.-L. Zollinger

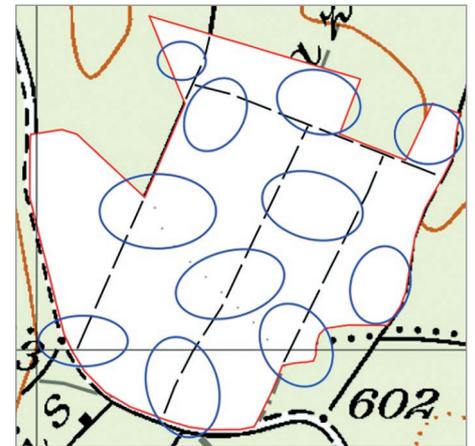


Fig. 28: Cartographie de 2023 (50^e année): distribution des territoires du Pigeon ramier *Columba palumbus*. © J.-L. Zollinger

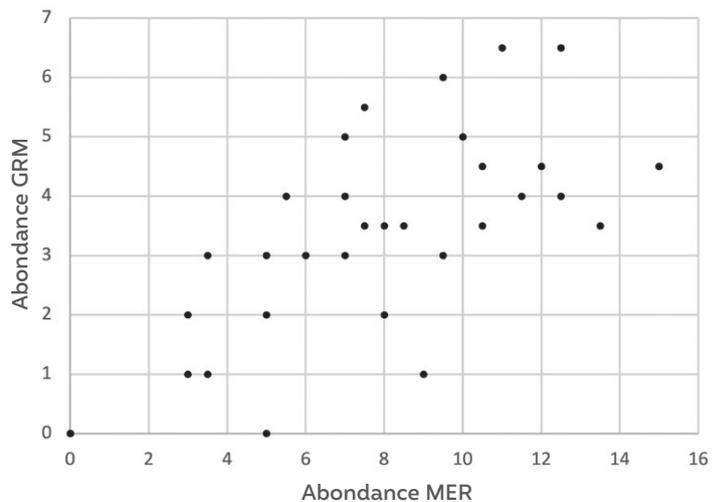


Fig. 29: Relation positive entre les abondances respectives (territoires/9,2 ha) du Merle noir *Turdus merula* (MER) et de la Grive musicienne *Turdus philomelos* (GRM) au cours de la succession (coefficient de corrélation $r_{31} = 0,873$).

BIOMASSE DE LA COMMUNAUTÉ

Globalement, cette biomasse n'a cessé de croître au cours des 50 premières années de la succession (Annexe 4), avec toutefois une certaine irrégularité : la figure 30 révèle un petit pic (4,5 kg) à 9 ans grâce à l'abondance des petites espèces du taillis, suivi d'un minimum entre 11 et 20 ans ($m = 2,67$ kg) ; on note ensuite une croissance continue, quoique peu régulière, dans les trente années suivantes pour atteindre une biomasse totale de 16,1 kg à 50 ans. Dans cette futaie de

50 ans, quatre espèces (Pigeon ramier, Merle noir, Corneille noire et Grand Corbeau) représentent 77% de la biomasse communautaire !

Une corrélation positive existe entre la biomasse totale et la richesse spécifique ($r = 0,8$) d'une part, entre la biomasse et la densité totale ($p=4,96e-13$; $r^2=0,8391$) d'autre part (fig. 31).

Fig. 30: Évolution de la biomasse totale (en g.) de la communauté au cours de la succession.

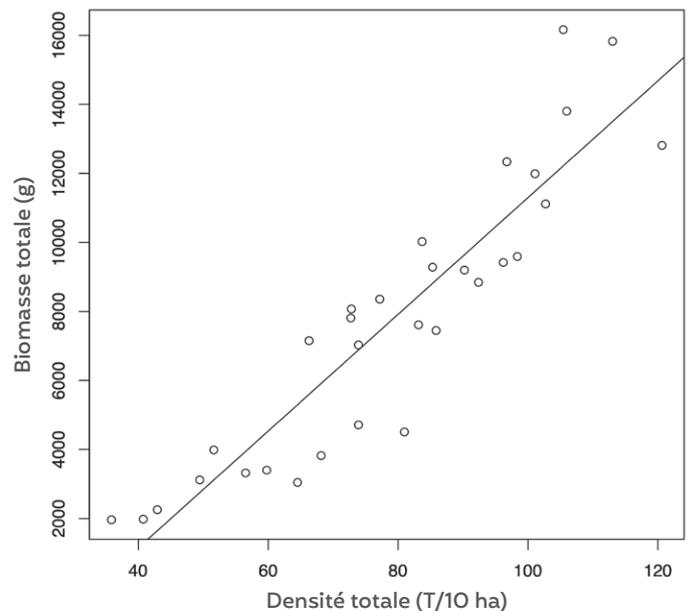
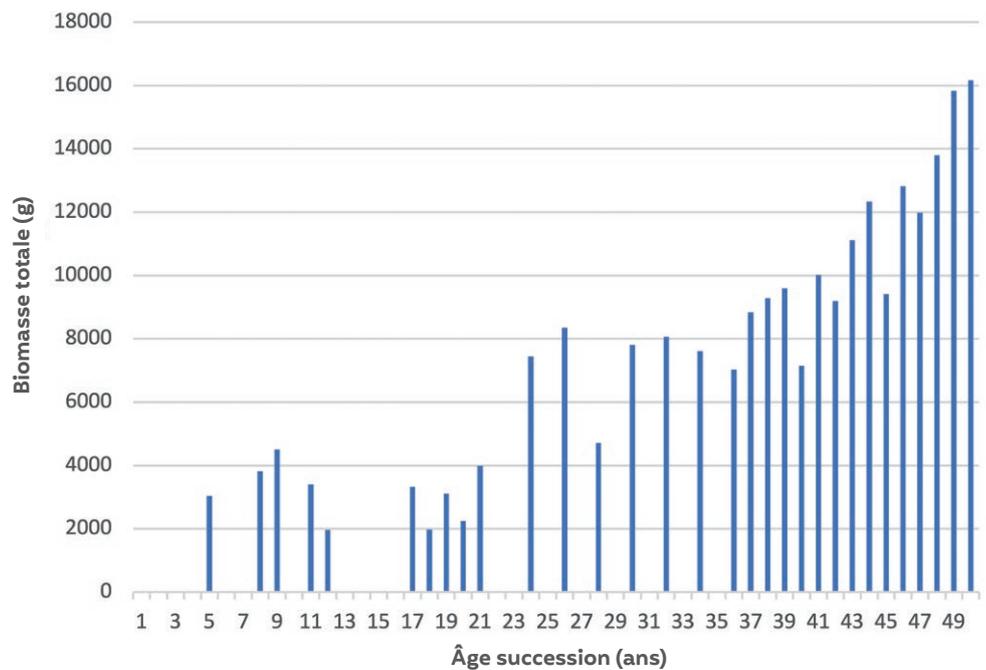


Fig. 31: Relation positive entre la biomasse totale (en g) et la densité totale (territoires/10 ha) de la communauté lors de 31 années de dénombremments, et droite de régression associée $y = -5617,78 + 169,17 x$.

Après avoir calculé le poids moyen de chacune des 45 espèces nicheuses, nous avons regroupé celles-ci en cinq classes de poids et calculé la densité moyenne de ces cinq groupements au cours de la succession entière: comme le montre la figure 32, ce sont les espèces pesant entre 20 et 25 grammes qui affichent la densité moyenne la plus élevée en cours de succession, les densités les plus faibles apparaissant chez les très petites espèces d'une part, mais surtout chez les plus lourdes (Corvidés); cette répartition en cloche de la densité moyenne est bien connue (Newton 1998).

Pour chacune des 45 espèces nicheuses, nous avons mis en relation la densité spécifique moyenne et le poids moyen de l'espèce (fig. 33): cela se traduit par une corrélation faiblement négative entre les deux grandeurs ($\rho=0,2806$; $r^2=0,027$); lorsque le poids moyen d'une espèce augmente, sa densité moyenne diminue légèrement. Les oiseaux ayant un petit spectre de masses, la faiblesse de la corrélation entre les deux grandeurs a déjà été relevée (Juanes 1986; Carrascal & Telleria 1991).

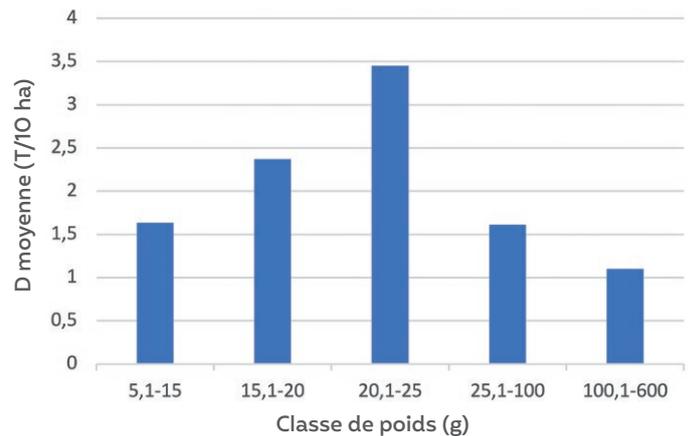


Fig. 32: Distribution de la densité moyenne (territoires/10ha) en fonction des cinq classes de poids (en g.) parmi 44 espèces nicheuses de la succession (le Grand Corbeau n'a pas été intégré).

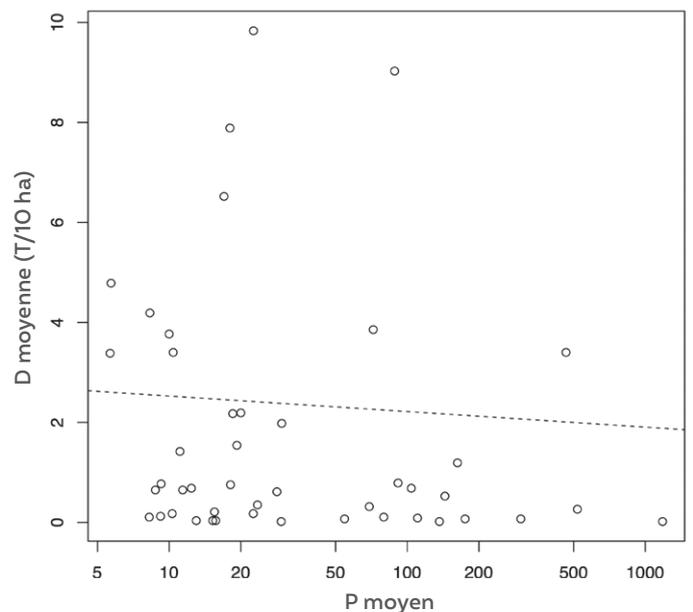


Fig. 33: Relation non-significative entre la densité spécifique moyenne (territoires/10 ha) et le logarithme du poids spécifique moyen (en g.), pour les 45 espèces nicheuses de la succession étudiée, et droite de régression associée $y = 2,8381 - 0,3108 x$.

ÉVOLUTION DES GROUPES ÉCOLOGIQUES

Les changements survenus en cours de succession dans les trois guildes phénologiques sont assez remarquables (fig. 34):

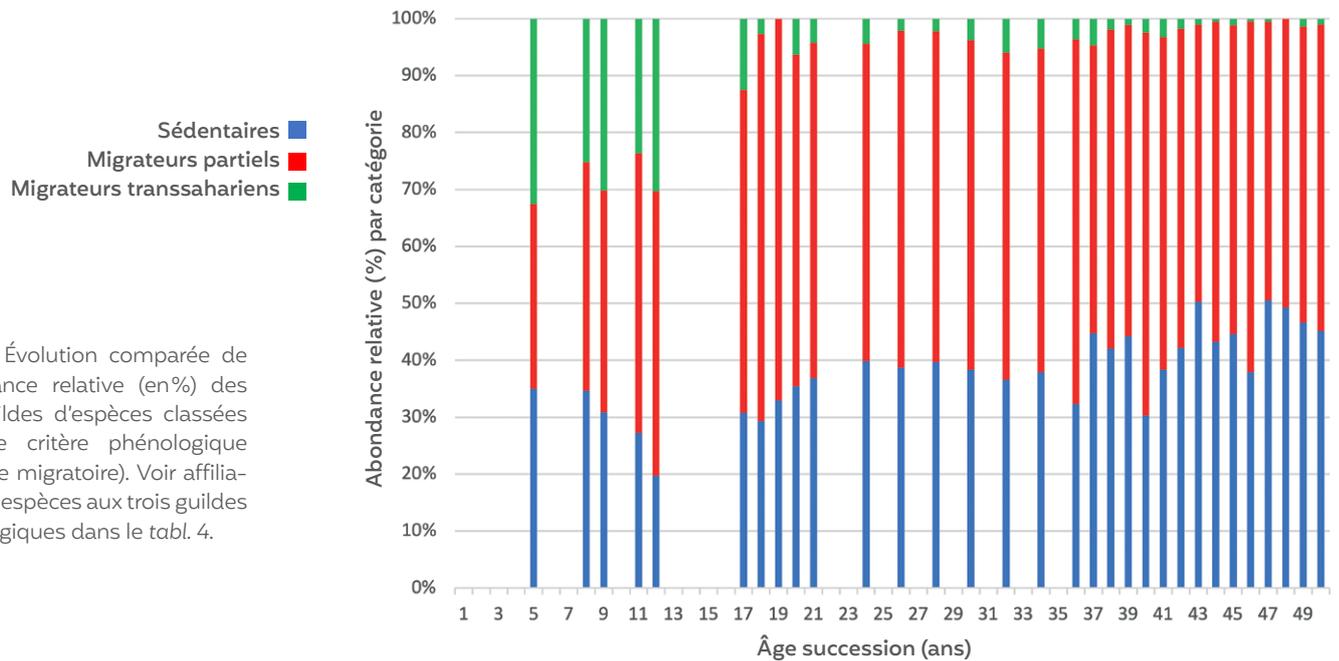


Fig. 34: Évolution comparée de l'abondance relative (en%) des trois guildes d'espèces classées selon le critère phénologique (stratégie migratoire). Voir affiliation des espèces aux trois guildes phénologiques dans le tabl. 4.

Si les oiseaux sédentaires (Troglodyte mignon, Merle noir, Paridés, Geai des chênes) maintiennent une abondance relative de 30-40% durant 40 ans, celle-ci atteint 40-50% dans la dernière décade grâce notamment aux mésanges et grimpereaux, à la Sittelle torche-pot *Sitta europaea* et au Verdier *Chloris chloris*; entre 1990 et 2022, une relation positive apparaît entre l'abondance moyenne de trois petites

espèces sédentaires liées au bois mort dans la couronne des arbres (Mésanges boréale *Poecile montanus* et huppée *Lophophanes cristatus*, Grimpereau des bois) et l'indice du SBI (fig. 35). Il semble cependant que la croissance des populations de ces trois espèces soit moins prononcée dans la forêt d'Orjulaz que dans l'ensemble du territoire suisse.

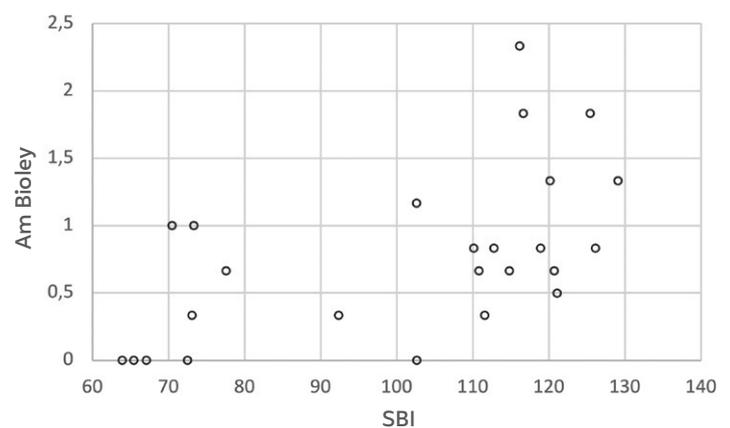


Fig. 35: Relation positive entre l'abondance moyenne (A_m) du trio Mésanges boréale *Poecile montanus* et huppée *Lophophanes cristatus* + Grimpereau des bois *Certhia familiaris* dans la parcelle et l'indice du Swiss Bird Index des 3 espèces (SBI), pour la période 1990-2022 (coefficient de corrélation $r = 0,565$).

On observe une corrélation négative significative ($p = 0,000233$; $r^2 = 0,378$) entre les abondances relatives des migrateurs partiels (Accenteur mouchet, Rougegorge, grives, Fauvette à tête noire, Pouillot véloce notamment) et des migrateurs transsahariens (fig. 36), certains (Pipit des arbres, Fauvettes des jardins et grissette, Pouillot fitis) disparaissant presque complètement dès le stade du perchis âgé, d'autres (Loriot *Oriolus oriolus*, Gobemouche gris) nichant occasionnellement dans la futaie.

Par ailleurs, de manière prévisible, la figure 37 révèle une forte corrélation positive significative ($p = 3,65e-14$; $r^2 = 0,8655$) entre les proportions relatives de migrateurs transsahariens dans l'abondance et dans la richesse (Bilcke 1984).

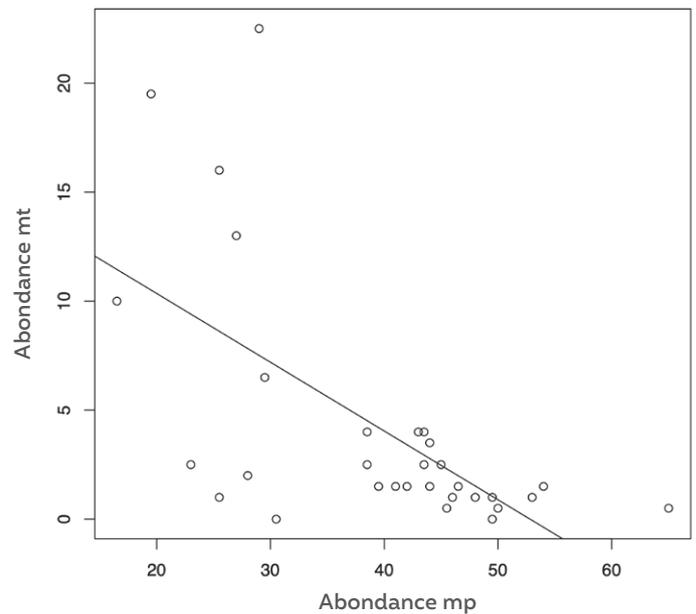


Fig. 36: Corrélation négative entre l'abondance (nombre de territoires sur la parcelle d'étude) des migrateurs partiels (mp) et celle des migrateurs transsahariens (mt), et droite de régression associée $y = 16,6547 - 0,3153 x$.

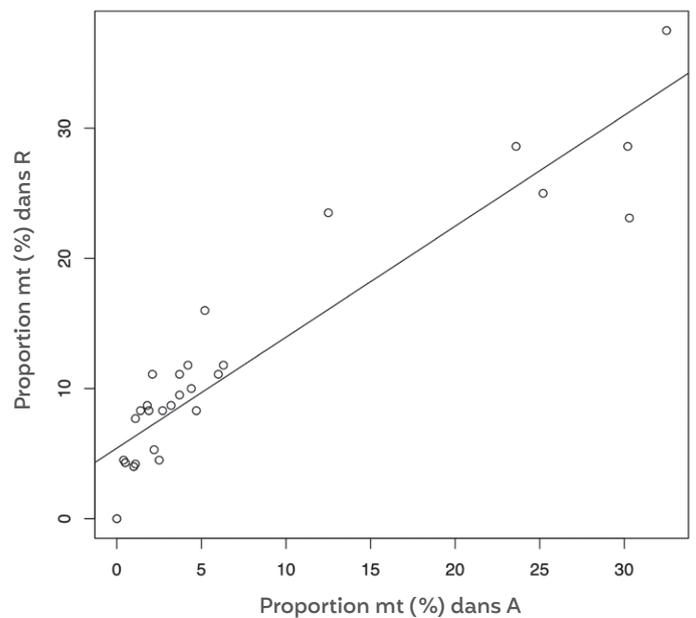
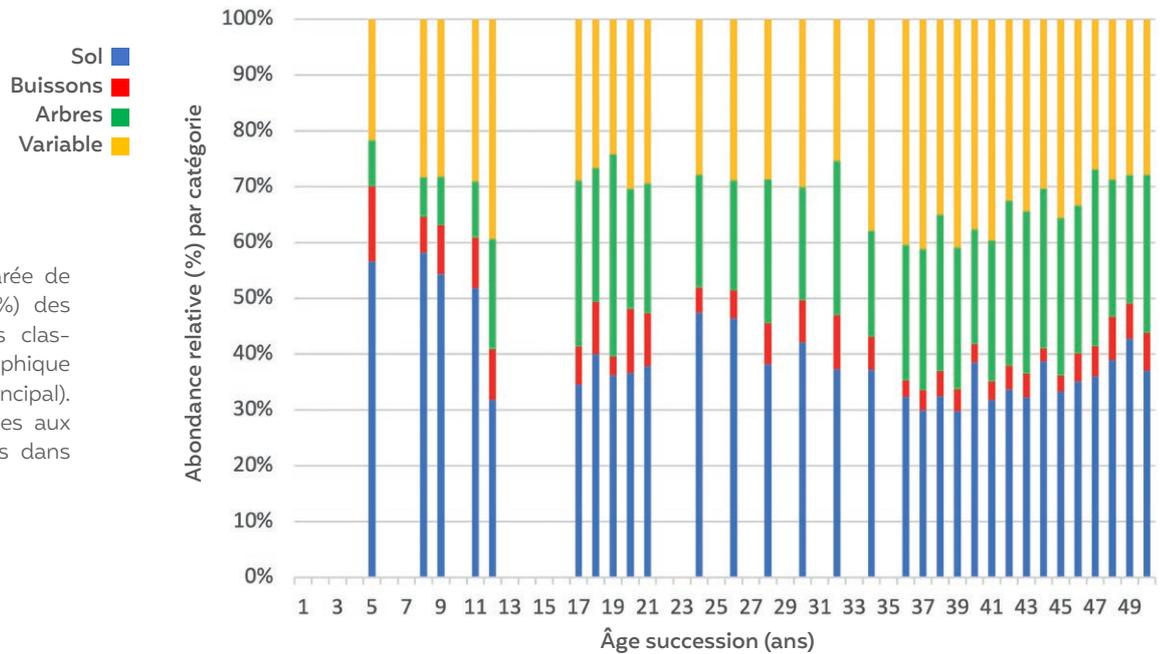


Fig. 37: Corrélation positive entre la proportion (en%) de migrateurs transsahariens dans la richesse spécifique R (nombre d'espèces nicheuses) et dans l'abondance A (nombre de territoires sur la parcelle), lors de 31 années de dénombrements, et droite de régression associée $y = 5,423 + 0,8522 x$.

Considérant le paramètre trophique (fig. 38), les oiseaux du taillis se nourrissant au sol (Accenteur mouchet, Turdidés, Linotte mélodieuse, Bruant jaune) perdent leur place prépondérante, entre les 15^e et 35^e années, au profit des espèces exploitant les arbres (Mésanges noire et bleue, roitelets) et surtout des espèces polyvalentes recherchant leur nourriture dans l'ensemble de la végétation (Fauvette à tête noire, Mésanges nonnette *Poecile palustris* et charbonnière, Pinson

des arbres). Dans la futaie, les grandes espèces se nourrissant au sol (Pigeon ramier, Turdidés, Geai des chênes) amorcent une lente augmentation de leur abondance relative, alors que celle des espèces polyvalentes diminue : néanmoins, on observe une corrélation positive modérée au cours de la succession entre l'abondance relative des espèces mangeant au sol et celle des espèces polyvalentes (coefficient de corrélation $r_{31} = 0,49$).

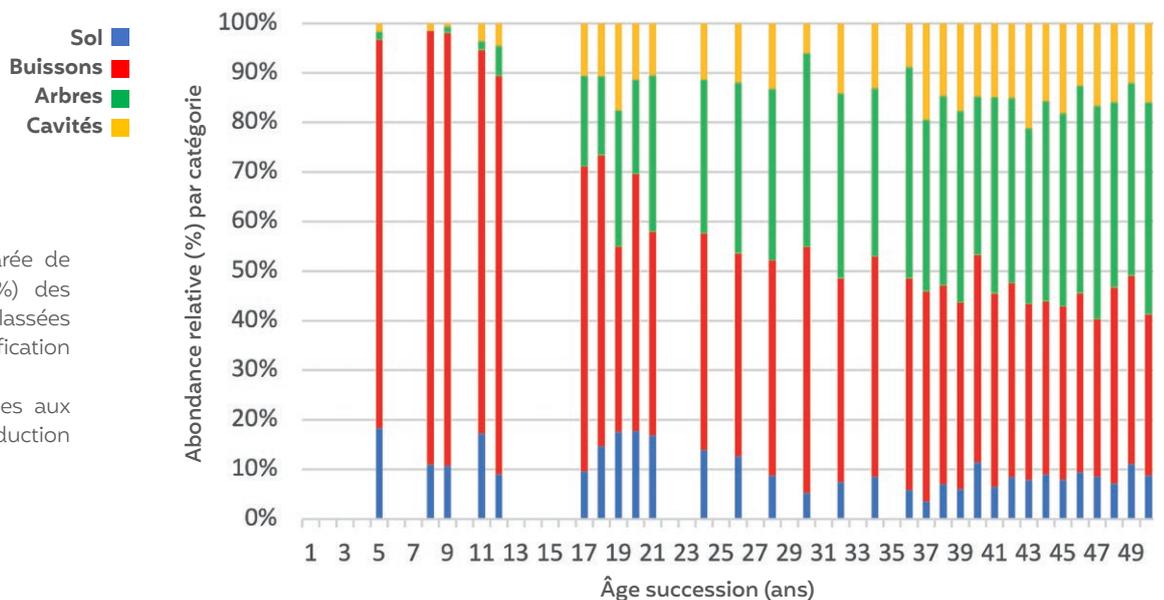
Fig. 38: Évolution comparée de l'abondance relative (en%) des quatre guildes d'espèces classées selon le critère trophique (mode d'alimentation principal). Voir affiliation des espèces aux quatre guildes trophiques dans le tabl. 4.



Concernant le site de nidification (fig. 39), les oiseaux utilisant les arbres et leurs cavités (Pigeon ramier, Paridés, roitelets, grimpeaux, Geai des chênes, Fringillidés) battent en brèche, dès le stade du perchis âgé, l'écrasante dominance des oiseaux nichant dans les buissons et les arbustes (Troglodyte mignon, Accenteur mouchet, Merle noir, Sylviidés, Bruant jaune entre autres): en 50^e année, leur abondance relative

atteint presque 60%. Les nicherurs au sol (Rougegorge, Pouillot fitis) n'atteignent même plus 10% de l'abondance communautaire dans la futaie en croissance, alors que celle des nicherurs en buissons se maintient au-delà de 30% grâce à trois espèces dominantes (Merle noir, Grive musicienne et Fauvette à tête noire).

Fig. 39: Évolution comparée de l'abondance relative (en%) des quatre guildes d'espèces classées selon le critère de nidification (site de nid principal). Voir affiliation des espèces aux quatre guildes de reproduction dans le tabl. 4.



Impact sur l'avifaune nicheuse de l'exploitation forestière et de l'ouragan Lothar

L'INFLUENCE DES ESSENCES REPLANTÉES

Un peuplement mixte et varié ayant été privilégié au moment de la replantation, au détriment d'une monoculture d'épicéas, comment évolue l'attractivité des placettes de résineux ou de feuillus sur l'avifaune nicheuse? Dans notre parcelle, seules deux placettes contiguës ont permis une approche de la question: une placette d'épicéas de 1,2 ha et une placette d'érables sycomores de 1 ha; pour 5 stades de la succession (5, 10, 20, 40 et 50 ans), la figure 40 compare la richesse spécifique et la densité de population/ha dans les deux placettes.

On constate immédiatement que richesse et densité évoluent très différemment dans les deux séries: dans les épicéas, la richesse augmente régulièrement avec l'âge alors que la densité évolue en dents de scie, puis bondit dans la futaie. Dans les érables sycomores, la richesse et la densité régressent jusqu'au stade 20 ans avant de repartir légèrement à la hausse. En résumé, dès la 10^e année de la succession, la richesse et la densité sont toujours plus élevées dans une placette d'épicéas pure que dans une d'érables sycomores pure: vu la taille des placettes comparées, il est risqué de généraliser ces observations. Une chose est sûre, la replantation conjointe de six essences forestières (4 conifères et 2 feuillus) sur une parcelle d'environ 10 ha a favorisé dès le départ l'installation d'un assemblage d'oiseaux nicheurs plus riche que dans une monoculture d'épicéas: durant 10 ans, s'observait la juxtaposition d'un groupe d'espèces forestières généralistes et d'une cohorte d'espèces typiques des habitats ouverts ou des milieux buissonnants.

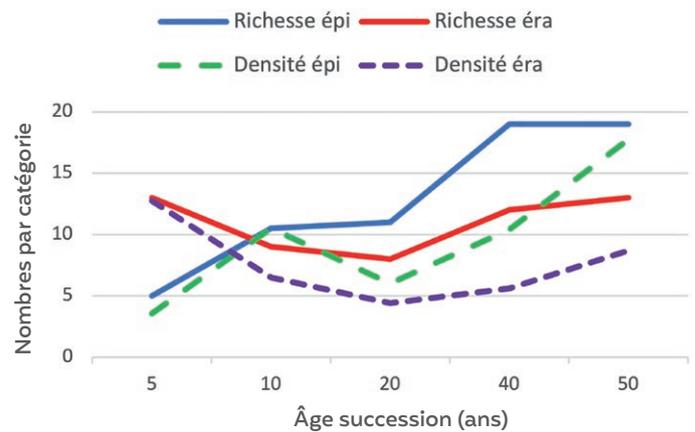


Fig. 40: Comparaison de la richesse (nombre d'espèces nicheuses) et de la densité (nombre de territoires/1 ha) à cinq stades (5, 10, 20, 40 et 50 ans) de la succession, dans une placette d'Épicéa *Picea abies* (épi) et une placette d'Érable sycomore *Acer pseudoplatanus* (éra).

L'INFLUENCE DU FAUCHAGE EN DÉBUT DE SUCCESSION

Durant la saison de reproduction 1978 (5^e année de végétation), nous avons cartographié les surfaces fauchées (fig. 41) dans les placettes en monoculture d'Épicéa (45% de la surface totale), parallèlement au monitoring des oiseaux nicheurs; les placettes des cinq autres essences (dont les sapins blancs et de Douglas) n'ont pas été fauchées (55% de la surface totale).



Fig. 41: Zone de contact entre une placette fauchée d'épicéas (à gauche) et une placette non-fauchée d'aulnes glutineux et d'érables sycomores (à droite) dont la structure est beaucoup plus riche et complexe. Bois d'Orjulaz VD, juillet 1978. © J.-L. Zollinger

Pour les seize espèces nicheuses, nous avons relevé sur les cartes spécifiques l'abondance respective des territoires dans les zones fauchées et dans les non-fauchées: le tableau 5 présente la répartition des territoires selon le régime de fauche et montre que toutes les espèces nichent dans la zone non-fauchée, contre seulement sept dans la zone fauchée; 86,7% des territoires se trouvent dans la zone non-fauchée et 13,3% dans la zone fauchée. Il faut relever que les six espèces de la famille des Sylviidés, caractéristiques des jeunes stades de la succession et représentant 36,7% de l'abondance de la communauté, n'ont aucun territoire dans les zones fauchées.

L'IMPORTANCE DU MAINTIEN DES ÎLOTS ARBORISÉS DANS UN CHABLIS

Certaines espèces nichant au sol (Pipit des arbres) ou dans les buissons (Fauvette à tête noire, Merle noir) apprécient les postes de chant élevés: aux stades plantation – jeune taillis de notre succession, ces trois espèces ont amplement profité des quatre îlots arborisés (Frêne, Aulne glutineux) épargnés par la tempête (fig. 42) et offrant des refuges élevés disséminés sur la parcelle, en complément des lisières de futaies bordières.

Espèce nicheuse	Territoires en zone fauchée	Territoires en zone non-fauchée
Pipit des arbres	1	4
Troglodyte	1,5	1
Accenteur mouchet	1	3,5
Rougegorge	0,5	1,5
Merle noir	0,5	4,5
Fauvette à tête noire	0	3
Fauvette des jardins	0	8
Fauvette grisette	0	1
Hypolaïs icterine	0	1
Pouillot véloce	0	5
Pouillot fitis	0	4
Mésange charbonnière	0	1
Pie-grièche écorcheur	0	0,5
Chardonneret élégant	0,5	0,5
Linotte mélodieuse	0	4
Bruant jaune	3	10
Abondance totale	8	52
Abondance relative	13,3%	86,7%
Nombre d'espèces	7	16

Tabl. 5: Répartition des territoires des espèces nicheuses en fonction des soins culturaux (zone fauchée vs zone non-fauchée) pour l'année 1978 (stade 5 ans). Dans la colonne de droite, l'abondance des six espèces de Sylviidés est figurée en gras: l'abondance relative de cette famille absente des zones fauchées représente 36,7% de la communauté.



Fig. 42: Vue sur un des bouquets de feuillus épargné par la tempête, au début de la 5^e année de végétation: ces îlots enrichissent la diversité de l'avifaune durant les dix premières années de la succession. Au premier plan, on voit une des placettes d'épicéas fauchée à l'automne précédent et dont la structure est médiocre; au second plan à gauche, on distingue la placette d'érables sycomores dont la hauteur et la physionomie sont supérieures. Bois d'Orjulaz VD, mai 1978. © J.-L. Zollinger

La figure 43 illustre la répartition des territoires des trois espèces au stade 5 ans: la comparaison entre les positions respectives des îlots et des territoires est parlante:

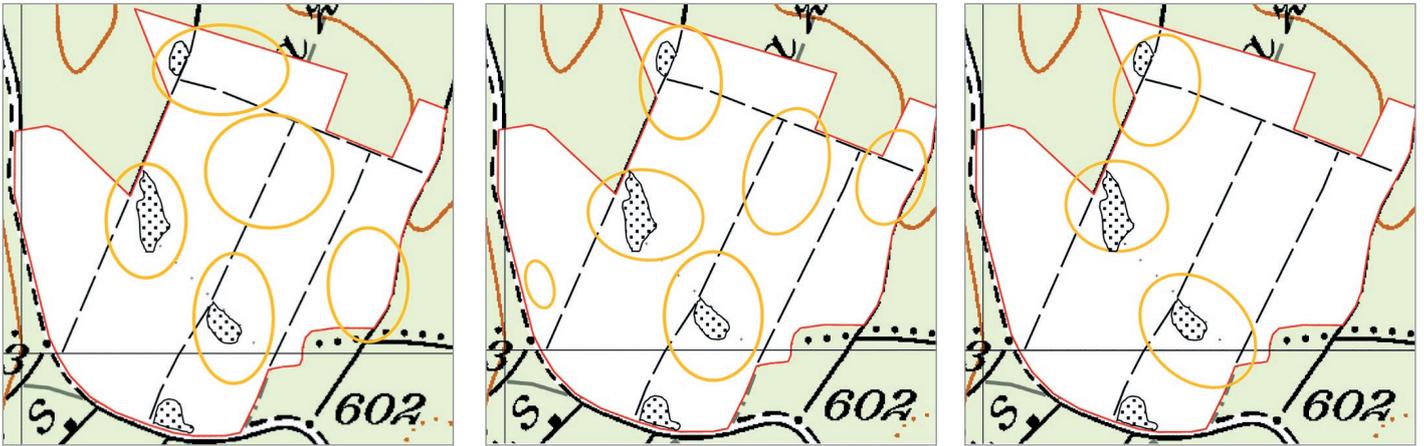


Fig. 43: Répartition des territoires (ovales oranges) du Pipit des arbres *Anthus trivialis* (gauche), du Merle noir *Turdus merula* (centre) et de la Fauvette à tête noire *Sylvia atricapilla* (droite) en lien avec l'emplacement des quatre îlots arborisés (trame pointillée) dans la parcelle (délimitée en rouge). Cartographies de 1978, 5^e année de la succession. © J.-L. Zollinger

Par ailleurs, la Mésange charbonnière n'aurait pas niché lors des quinze premières années, en l'absence de ces îlots d'arbres feuillus et des innombrables grandes souches laissées sur place.

L'IMPACT DE L'OURAGAN LOTHAR

L'ouragan Vivian (1990) a eu un effet insignifiant sur le jeune perchis de 17 ans; lors de la survenue de Lothar (26.12.1999), la succession achevait sa 26^e année de végétation et l'entier de la parcelle a été affecté de manière assez variable par l'ouragan, la partie ouest étant la plus touchée (fig. 44).

Sur 20,3% de la surface, on a noté > 50% d'arbres cassés (dont 16,4% avec > 90% d'arbres cassés); dans les 79,7% restants avec < 50% de bris, l'ouragan a touché individuellement des arbres éparpillés dans le peuplement, procédant à une forme d'éclaircie sur pied. Dans l'ensemble de la parcelle, les épicéas représentaient l'immense majorité des arbres cas-



Fig. 44: Cette placette d'épicéas âgés de 26 ans a été ravagée par Lothar; après abattage des arbres survivants visibles sur la photo, elle a été replantée en érables sycomores. Bois d'Orjulaz VD, juillet 2002.

© J.-L. Zollinger

sés: les placettes trop durement touchées ont été nettoyées et replantées en feuillus (Érable sycomore). Après le passage de Lothar, la strate arborescente de la parcelle étudiée est devenue plus diversifiée et aérée, avec des micro-clairières dispersées.

L'impact sur l'avifaune a été principalement perceptible dans les 1,5 ha replantés, initiant une succession naissante au sein de la succession en cours: la figure 23 montre que des espèces abondantes du taillis (Fauvette des jardins et Bruant jaune), et disparues aux environs de la 20^e année, ont fait leur réapparition un an après Lothar, avec des densités moindres dues à l'exiguïté des placettes; d'autres espèces affectionnant les buissons mais devenues rares sur le Plateau (Pouillot fitis, Linotte mélodieuse) ne sont pas revenues dans la parcelle. Un bénéficiaire semble être le Troglodyte mignon (fig. 45), avec plus de territoires de plus petite taille dans les six ans suivant l'ouragan, confirmant les observations de Muller (2002, 2008) et de Glutz von Blotzheim (2001):

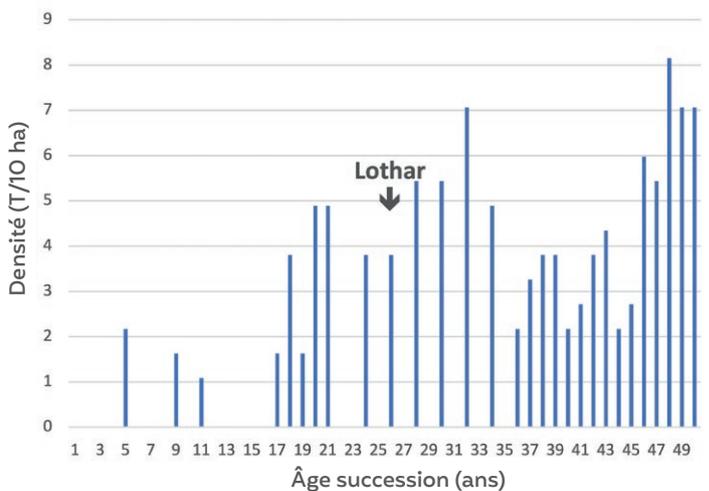


Fig. 45: Évolution de l'abondance du Troglodyte mignon *Troglytes troglodytes* en cours de succession, une espèce appréciant les chablis dégagés et riches en souches, troncs cassés et tas de branches; l'ouragan Lothar a favorisé cette espèce durant six ans.

L'INFLUENCE DE L'INTENSIFICATION DE L'EXPLOITATION FORESTIÈRE DANS LA FUTAIE

Depuis 2012, la parcelle a été exploitée plus intensément: de 2012 à 2023, 700 m³ de bois ont été prélevés dans la parcelle, soit une moyenne annuelle de 58,3 m³ (6,34 m³/ha); il s'agit soit d'exploitation normale, soit d'exploitation forcée due aux attaques de bostryches sur les épicéas, à la sécheresse et à la chalarose sur le frêne (J.-Ph. Crisinel, comm. pers.). Avec l'ouverture de treize layons de débardage durant la période ci-dessus et la création de petites clairières (fig. 46 et 50), quelle influence cette intensification de l'exploitation peut-elle avoir sur l'évolution de la communauté des oiseaux nicheurs dans la jeune futaie étudiée? Pour tenter d'y répondre, nous analysons le cas du Pinson des arbres, l'espèce la plus

abondante dans cette succession: la figure 47 compare la répartition des territoires de l'espèce en 2012, puis en 2022 après six années de coupes consécutives; la population de l'espèce passe de 16,5 à 10,5 territoires, ceux-ci sont plus espacés en 2022 et absents des placettes les plus fortement éclaircies. Cependant, entre 2010 et 2018, nous n'avons trouvé aucune corrélation entre le volume annuel de bois extrait et l'abondance de l'espèce: l'exploitation sylvicole n'est qu'un facteur parmi d'autres influençant les fluctuations de la population de cette espèce. On voit aussi que le Pinson des arbres évite la placette de jeunes érables sycomores, située à l'ouest de la parcelle.



Fig. 46: Ouverture d'un layon de débardage (premier plan) pour accéder à une coupe dans une placette d'érables sycomores (second plan): le peuplement s'en trouve bien éclairci. Bois d'Orjulaz VD, mars 2023. © J.-L. Zollinger

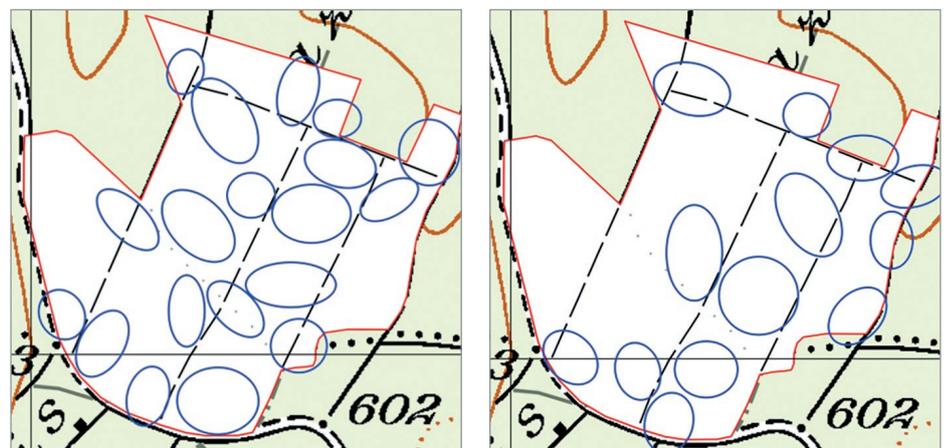


Fig. 47: Répartition comparée des territoires du Pinson des arbres *Fringilla coelebs* en 2012 (à gauche) et 2022 (à droite). © J.-L. Zollinger

Dans notre parcelle, le Pinson des arbres (fig. 48) avait une prédilection marquée pour les peuplements de conifères (Épicéa, Sapin de Douglas et Méléze) ce qui se voit bien sur la carte de répartition de 2012 (fig. 47).

Le Roitelet huppé est une autre espèce fortement liée aux pessières pures alors que la Mésange huppée s'accommode

bien de peuplements plus mixtes pour autant que des groupes d'épicéas âgés y subsistent: comme le montre la figure 49, la diminution croissante de la part des conifères (épicéas + sapins de Douglas) dans la parcelle depuis 2018 (46^e année) engendre un recul des effectifs du Roitelet huppé mais pas de la Mésange huppée, dont la population croît légèrement.



Fig. 48: Mâle de Pinson des arbres *Fringilla coelebs*, l'espèce la plus abondante lors de ce suivi, et la plus répandue en Suisse. © D. Aubort

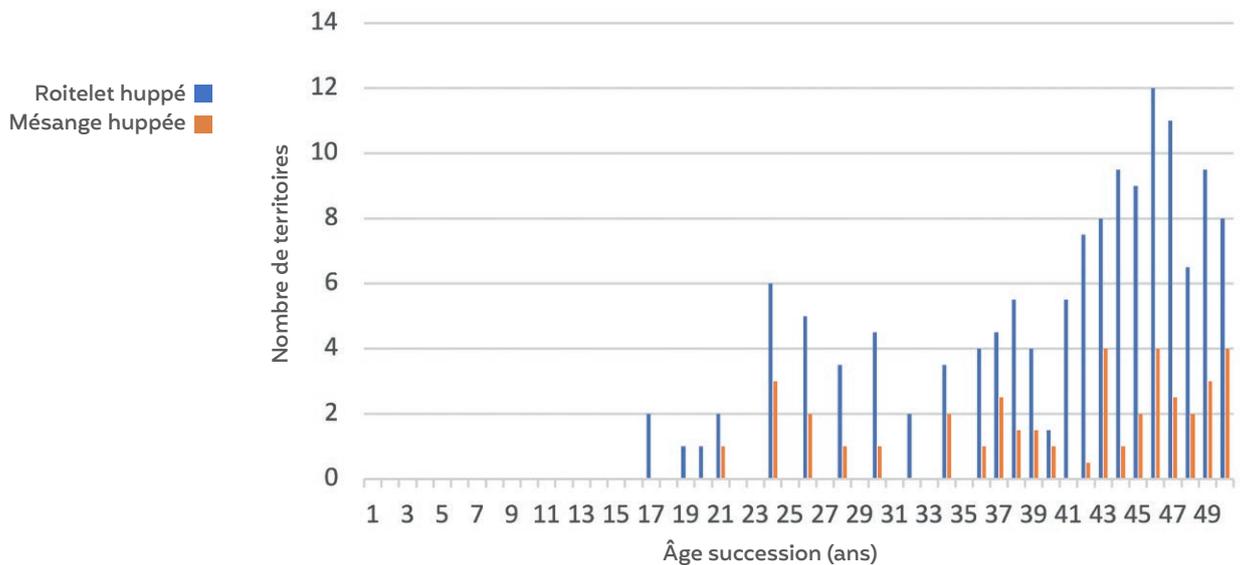


Fig. 49: Évolution comparée des abondances respectives (territoires/9,2 ha) du Roitelet huppé *Regulus regulus* et de la Mésange huppée *Lophophanes cristatus* en cours de succession.

Conjointement à l'extension des éclaircies sélectives, on assiste à une ouverture progressive de la canopée, donc à un changement de la physionomie du peuplement: l'apport croissant de lumière jusque dans les strates inférieures de la végétation génère aussi un changement dans la composition du peuplement, avec l'apparition spontanée de nouvelles espèces ligneuses. Dans certaines petites clairières issues des coupes restreintes pratiquées dans la futaie (fig. 50), un

recrû vigoureux de jeunes épicéas permet le maintien dans la parcelle d'une espèce appréciant cet habitat, l'Accenteur mouchet (fig. 51): abondante au stade taillis de cette succession, l'espèce parvient à se maintenir dans la futaie de 50 ans grâce à ces petites clairières (fig. 52). Par ailleurs, l'envahissement du sous-bois par les ronces s'accroît grâce à l'augmentation de l'apport d'azote atmosphérique (fig. 53).



Fig. 50: Jeune recrû spontané d'Épicéa *Picea abies* parmi les érables sycomores *Acer pseudoplatanus* plantés en 2007 dans cette petite clairière, suite à une coupe de rajeunissement. Bois d'Orjulaz VD, avril 2021. © J.-L. Zollinger



Fig. 51: Accenteur mouchet *Prunella modularis* chantant depuis un perchoir dégagé. © P. Rapin

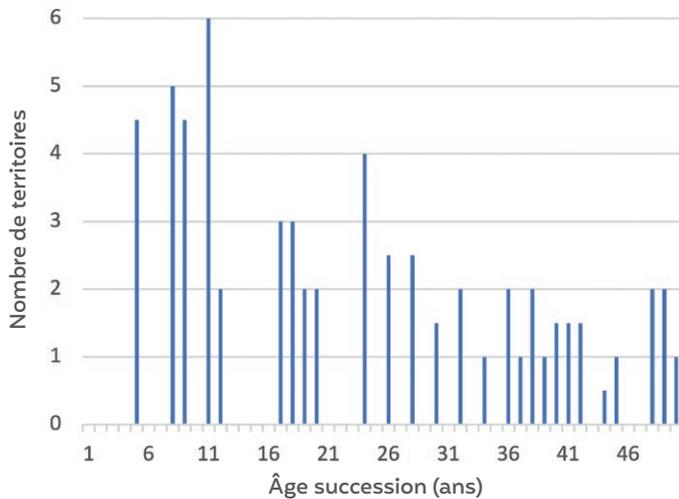


Fig. 52: Évolution de l'abondance (territoires/9,2ha) de l'Accenteur mouchet au cours de la succession.



Fig. 53: Dans cette placette de sapins de Douglas, 25 fûts ont été versés par une tempête au début 2018: cette nouvelle clairière a rapidement été colonisée par un épais tapis de ronces *Rubus* sp. Bois d'Orjulaz VD, mai 2020. © J.-L. Zollinger

Cette évolution favorise les oiseaux nichant dans les fourrés denses à l'image du Troglodyte mignon dont la densité moyenne de population, pour la période 46-50 ans, a atteint 6,7 territoires/10ha (fig. 45); autre exemple avec la Fauvette à tête noire, espèce dominante présente tout au long de la succession, de surcroît favorisée par le réchauffement climatique (fig. 54).

Pour appréhender l'éventuel impact de l'exploitation forestière sur la communauté des oiseaux, la figure 55 montre comment ont évolué les abondances relatives respectives

des guildes de nicheurs en cavités et des nicheurs en buissons au cours des dix dernières années (41^e à 50^e année de la succession): malgré le prélèvement d'un grand nombre d'arbres, l'abondance relative des oiseaux cavicoles se maintient légèrement au-dessus de 15% (m = 15,7%) dans cette jeune futaie. L'exploitation forestière causant des dommages parfois conséquents à la strate arbustive, on note par contre une légère diminution des oiseaux nichant en buissons: le recul des effectifs de la Fauvette à tête noire depuis la 47^e année (fig. 56) pourrait être en partie imputé à cette dégradation de la couverture arbustive et à l'élimination de surfaces de ronces.



Fig. 54: Mâle de Fauvette à tête noire *Sylvia atricapilla*, 3^e espèce la plus abondante de la communauté. © D. Aubort

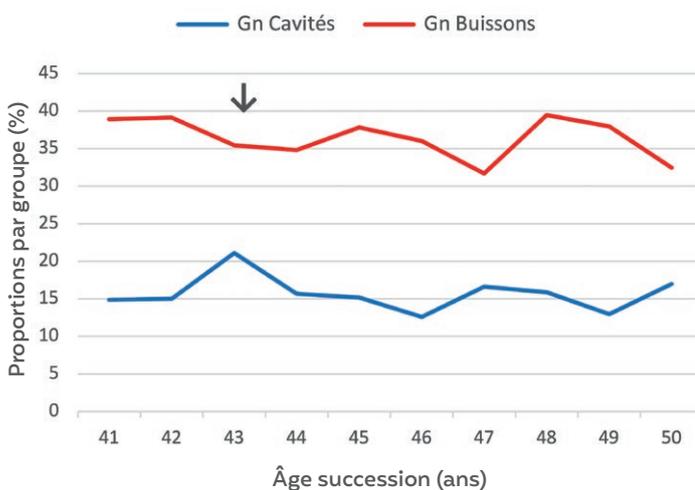


Fig. 55: Évolution de l'abondance relative (en %) des guildes de nicheurs en cavités et des nicheurs en buissons durant les dix dernières années de la succession. La flèche noire indique le début de la phase d'exploitation intensive.

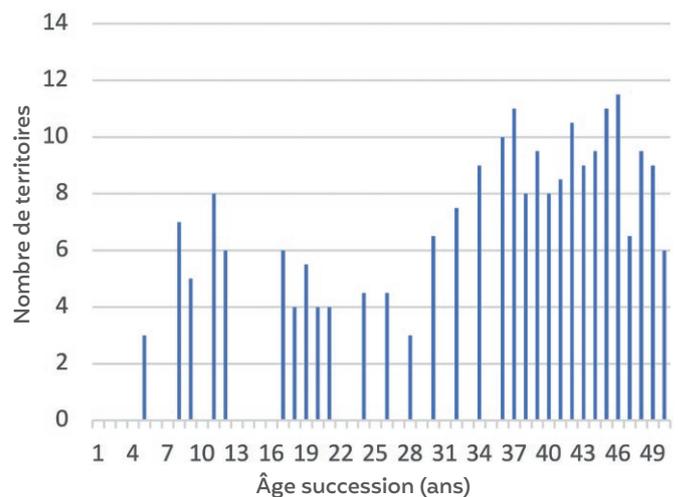


Fig. 56: Évolution de l'abondance (territoires/9,2 ha) de la Fauvette à tête noire *Sylvia atricapilla* au cours de la succession.

Discussion

Variabilité de la communauté

Le concept de communauté ne faisant pas toujours l'unanimité, nous utilisons ce terme à la suite d'Enemar et al. (2004) en référence aux populations d'oiseaux nicheurs dans notre succession, sans considérer si elles représentent ou non une entité fonctionnelle. Si la communauté est définie simplement comme « un assemblage d'individus de nombreuses espèces vivant ensemble », sa structure et sa dynamique sont affectées par des facteurs dépendant de la densité (compétition intraspécifique et autres interactions entre espèces) et par des facteurs indépendant de celle-ci (modifications environnementales et climatiques). Des facteurs opérant en-dehors de la saison de reproduction (effets-retard) sont également importants dans la genèse des modes de fluctuation des populations nicheuses (Enemar et al. 1984; Holmes & Sherry 2001). Notre connaissance des communautés d'oiseaux des successions reste lacunaire (Helle & Mönkkönen 1990; Mikusiński et al. 2018) et il y a un intérêt indéniable à rechercher des résultats qui améliorent la compréhension des variations spatio-temporelles et de leurs causes (Holmes et al. 1986; Wesolowski & Tomiałojć 1997; Wesolowski et al. 2010).

L'évolution des principaux paramètres (richesse, abondance, densité, diversité, biomasse totale) de la communauté avienne en cours de succession se caractérise, dans la parcelle étudiée, par des courbes de type bimodal : un premier maximum (entre 5 et 10 ans) séparé d'un second lent accroissement (au-delà de la 20^e année) par une brève phase de repli (entre 10 et 15 ans); ce schéma évolutif s'accorde à celui observé dans les successions médio-européennes de conifères (Turcek 1957; Pikula 1967; Moss et al. 1979; Bamford 1985; Bibby et al. 1985; Deceunink & Baguette 1991) ou de feuillus (Ferry & Frochot 1970; Frochot 1971; Hope Jones 1972; Głowaciński 1975; Muller 1985) (tabl. 6).

Au Pays de Galles, Bibby et al. (1985) ont étudié 62 parcelles âgées de 2 à 11 ans et replantées en conifères exotiques (*Picea sitchensis*, *Pseudotsuga menziesii*, *Larix* sp.): avec une richesse totale de 31 espèces et une estimation brute de densité comprise entre 55,5 et 93 T/10 ha, ces auteurs concluent que ces jeunes replantations sont riches. Nos résultats s'accordent avec ce constat: pour une unique parcelle et dans la même tranche d'âge, nous obtenons une richesse totale de 20 espèces et une densité maximale de 81 T/10 ha (9^e année). Une certaine prudence s'impose néanmoins dans ces comparaisons entre successions étudiées, pour des raisons méthodologiques (composition variable du peuplement replanté, découpage différent de la séquence chronologique, diverses méthodes de dénombrement, divers cortèges d'espèces considérés, etc.). Il existe aussi une variabilité régionale importante dans la composition des communautés aviennes des jeunes stades des successions (jusqu'à la jeune futaie), reflétant notamment des différences locales de conditions environnementales (voir Zollinger 1996). Finalement, le rythme

d'évolution de la succession est rapide dans les peuplements dominés par les conifères, un peu moins soutenu dans les peuplements feuillus (Mikusiński et al. 2018). La succession avifaunistique, après une altération sérieuse de la forêt, évolue graduellement d'un cortège d'espèces inféodées obligatoirement à une canopée ouverte, à une communauté d'espèces obligatoirement liées à une canopée fermée (Crawford et al. 1981): son point de départ dépend du degré d'ouverture de l'habitat; la transition peut être prédite par le changement de densité du couvert arbustif et de fermeture de la canopée.

Les précieuses et rares études à très long terme, menées dans des peuplements naturels climaciques sans influence anthropogène récente (Enemar et al. 2004; Holmes & Sherry 2001; Wesolowski et al. 2010), servent notamment de référence pour les études de communautés d'oiseaux des forêts transformées par l'exploitation forestière: les résultats de ces trois recherches sont donc confrontés à ceux de notre étude. Au stade 24-40 ans de notre succession, la parcelle abrite une jeune futaie mixte soumise à exploitation: la richesse moyenne de la communauté est de 21,2 espèces et sa densité moyenne vaut 80 T/10 ha (23,5 respectivement 101,5 entre 41 et 50 ans, tabl. 6); ces paramètres sont proches de ceux trouvés entre 1969 et 1984 par Holmes et al. (1986) dans une forêt feuillue mature à Pruche (*Fagus grandifolia*, *Acer saccharum*, *Betula alleghaniensis*) du New Hampshire (États-Unis), avec une richesse moyenne de 23,9 espèces et une densité moyenne de 80,1 T/10 ha. Par contre, dans les vieilles futaies climaciques de Białowieża (Pologne), Wesolowski et al. (2010) ont relevé entre 2005 et 2009 dans les vieilles pinèdes mixtes (*Pinus silvestris*, *Picea abies*, *Quercus robur*, *Betula* sp.) une richesse nettement supérieure (32,6 à 33,2 espèces) mais une densité plus faible (57,9 à 60,5 T/10 ha) que dans notre jeune futaie mixte. Enfin, dans une forêt vierge boréale subalpine de bouleaux en Laponie suédoise, Enemar et al. (2004) ont obtenu entre 1963 et 1999 une richesse moyenne de 26,7 ± 5,33 espèces et une densité moyenne de 40,3 ± 8,5 T/10 ha.

Relevons finalement que notre étude offre de précieuses informations sur la présence en début de succession d'espèces des milieux ouverts et buissonnants, et actuellement victimes d'un déclin prononcé dans l'ouest de notre pays: le Pipit des arbres, l'Hypolaïs icterine, le Pouillot fitis et la Pie-grièche écorcheur, tous présents dans les dix premières années de notre succession, ne s'observent pratiquement plus de nos jours dans les jeunes stades des successions forestières de plaine; ces quatre espèces figurent dans la dernière Liste rouge des oiseaux nicheurs menacés de Suisse (Knaus et al. 2021). Quant à la Fauvette grisette, retirée de la Liste rouge, elle a jeté son dévolu principalement sur les surfaces de promotion de la biodiversité en milieu agricole (Zollinger 2012).

Succession de la Chênaie à Charme – Pologne (Głowaciński 1975)														
Âge	1- 2,5		4 – 9		15		25 – 35							
Richesse moyenne	2		6		19		15							
Densité	2,8		14,0		82,4		66,8							
Succession de la Chênaie à Charme – France (Ferry & Frochot 1970)														
Âge	1 – 3		4 – 7		9 – 12		13 – 20		40 – 70					
Richesse moyenne	22		24		25		28		25					
Densité	40,3		51,5		51,6		44,1		22,4					
Succession de la Hêtraie – France (Muller 1985)														
Âge	5 – 10		10 – 20		20 – 35		35 – 60							
Richesse moyenne	20		25		22		22							
Densité	51		58,4		42,8		37,2							
Chablis des Vosges – France (Muller 2008)														
Chablis	Sans exploitation (250-290 m, 6,6 ha)			50% exploitation (300-370 m, 8,7 ha)			100% exploitation (300-386 m, 27,1 ha)							
Âge	2		7		2		7		2		7			
Richesse totale	25		22		22		28		19		22			
Densité	93,2		89		47,1		94		18,5		38			
Succession mixte du Plateau suisse (620 m, 11,4 ha) – Soleure (Christen 2018)														
Âge	4		11		18		25		32		39			
Richesse totale	27		25		21		22		23		26			
Densité	125		90		82		78		94		124			
Succession mixte du Plateau suisse (600 m, 9,2 ha) – Vaud (présent travail)														
Âge	1 – 4		5 – 9		11 – 12		17 – 21		24 – 40		41-50			
Richesse moyenne	-		14		13,5		15,6		21,2		23,5			
Richesse totale	12*		20		16		22		25		26			
Densité	-		71,7		47,9		48,3		80		101,5			
Succession mixte des Préalpes suisses (750-911 m, 38 ha) – Schwyz (Glutz von Blotzheim 2001)														
Âge	8		11		14		17 - 18							
Richesse totale	23		24		27		27							
Densité	53		53		62		49,5							
Succession de l'Épicéa – Slovaquie (Turcek 1957)														
Âge	1 – 5				6 – 20									
Richesse moyenne	12				14									
Densité	21,4				35,8									
Succession de l'Épicéa – Belgique (Deceunink & Baguette 1991)														
Âge	2		3 – 4		5 – 6		10		15		31		38 – 40	
Richesse moyenne	9,5		19		17		19		24		20		26	
Densité	-		-		-		-		-		-		-	
Succession de l'Épicéa de Sitka – Pays de Galles (Bamford 1985)														
Âge	4 – 7		5 – 8		6 – 9		7 – 10		8 – 11					
Richesse moyenne	10		15		14		13		17					
Densité	22,5		45		47,2		34		55					
Succession de l'Épicéa des Préalpes suisses (1260-1550 m, 20 ha) – Obwald (Mollet et al. 2017)														
Âge	3				14									
Richesse totale	30				34									
Densité	-				-									

Tabl. 6: Comparaison de deux paramètres caractérisant la communauté avienne dans treize successions médio-européennes: six de feuillus (vert clair), quatre de conifères (vert foncé) et trois mixtes (bleu). Le tableau présente la richesse spécifique moyenne et/ou la richesse totale, et la densité moyenne donnée en nombre de territoires/10 ha. Seuls les stades de la succession jusqu'à environ 50 ans sont pris en compte et leur découpage temporel varie d'une étude à l'autre. * représente la richesse de la 4^e année, et non une moyenne.

Évolution de la communauté avienne d'une succession mixte

Cette évolution est bien mise en évidence par une matrice de similarité (tabl. 7) : entre 1974 et 2023, l'indice de similarité PS s'abaisse de 78,75 à 25,97%, illustrant le changement radical de composition de la succession au cours des 50 ans. La matrice montre clairement l'important remaniement qui s'opère à la transition entre le taillis âgé et le jeune perchis (autour de la 15^e année), le PS chutant de plus de 25%. On

observe enfin que le PS varie moins à partir de la 20^e année, se stabilisant à des valeurs toujours supérieures à 80%, et de plus en plus élevées avec l'avancée en âge de la succession : cela signifie que la composition de la jeune futaie change de moins en moins, à la transition vers la futaie moyenne, ce que révélait aussi l'indice de diversité H'.

Années	1974-1978	1979-1983	1984-1988	1989-1993	1994-1998	1999-2003	2004-2008	2009-2013	2014-2018
1979-1983	78,75								
1984-1988	69,17	74,74							
1989-1993	44,07	47,8	67,98						
1994-1998	34,28	39,72	50,93	85,72					
1999-2003	33,62	40,39	49,15	79,59	89,94				
2004-2008	31,3	35,78	53,45	82,06	84,35	87,56			
2009-2013	30,44	35,33	52,66	79,21	79,14	86,02	90,03		
2014-2018	28,74	34,98	48,57	77,05	82,04	87,65	87,35	94,31	
2019-2023	25,97	31,71	40,89	71,85	82,33	84,65	82,55	84,66	93,36

Tabl. 7: Matrice de similarité de la communauté forestière avienne étudiée en 1974-2023, basée sur dix séquences consécutives de cinq années: les valeurs indiquées de PS sont des pourcentages.

Sur le plan phénologique, les 45 espèces nicheuses rencontrées au cours de la succession se répartissent comme suit: 51,1% d'espèces sédentaires, 26,7% de migrants partiels et 22,2% de migrants transsahariens. Dans le tableau 8, nous avons comparé ces proportions à celles relevées dans dix

autres successions échelonnées de l'Espagne à la Laponie finlandaise: trois dans les feuillus, deux mixtes et six dans les conifères; toutes sont situées à basse altitude, exceptée la succession montagnarde en Espagne (Potti 1985b).

	Pays	Intervalle d'âges étudié	Nb total d'espèces nicheuses	Proportion espèces sédentaires (%)	Proportion migrants partiels (%)	Proportion migrants transsahariens (%)	Référence
I Successions de feuillus							
Chênaie à charme	France	1 - 200	46	39,1	34,8	26,1	Ferry & Frochot (1970)
Hêtre	France	5 - 150	43	44,2	27,9	27,9	Muller (1985)
Chênaie à charme	Pologne	1 - 150	40	37,5	27,5	35	Głowaciński (1975)
II Successions mixtes							
Épicéa, hêtre	Suisse	4 - 39	36	61,1	25	13,9	Christen (2018)
Épicéa, érable sycomore	Suisse	4 - 50	45	51,1	26,7	22,2	Présent travail
III Successions de conifères							
Pin sylvestre	Espagne	7 - 100	49	73,5	0	26,5	Potti (1985b)
Pin sylvestre	France	1 - 130	45	44,4	35,5	20,1	Muller (1985)
Pin sylvestre	Belgique	1 - 100?	45	53,3	24,4	22,2	Bilcke (1984)
Épicéa de Sitka	Angleterre	2 - 11	31	38,7	38,7	22,6	Bibby et al. (1985)
Épicéa	Finlande	3 - 150	44	22,7	45,5	31,8	Haapanen (1965)
Pin sylvestre	Finlande	1 - 225	31	22,6	41,9	35,5	Haapanen (1965)
Épicéa	Finlande	2 - 150	38	18,4	42,1	39,5	Helle (1985)
Pin sylvestre	Finlande	2 - 150	32	15,6	43,75	40,6	Helle (1985)

Tabl. 8: Nombre total d'espèces nicheuses rencontrées sur l'ensemble de la succession et proportions des guildes phénologiques dans trois successions de feuillus, deux successions mixtes et huit successions de conifères réparties sur l'ensemble de l'Europe.

La comparaison est naturellement limitée par des différences de méthode de recensement, d'échelles temporelle et spatiale: seules les valeurs extrêmes sont comparées, à l'exclusion de moyennes. La proportion d'espèces sédentaires est très élevée dans la région méditerranéenne, d'environ 50% dans la région médio-européenne et basse dans la région boréale, fait déjà relevé par Herrera (1978a). Corollairement, la proportion des migrants transsahariens augmente avec la latitude (Herrera 1978a; Helle & Fuller 1988). En analysant l'évolution de la composition de la communauté avienne au cours de la succession (voir plus loin), cette répartition apparaît pilotée par un ensemble de facteurs bien plus complexe que la simple latitude.

Globalement, la richesse spécifique annuelle de la succession mixte étudiée est modeste depuis le stade du perchis: la faible taille de la parcelle d'étude rend aléatoire la présence d'espèces à grands territoires (Coucou gris, grands pics, Corvidés), la richesse augmentant avec la surface du terrain recensé, donc avec l'abondance des oiseaux (James & Wamer 1982; Helle 1984, 1985; Bibby et al. 1985). Au stade du perchis de notre succession, la transition pauvre vers la futaie est caractérisée par un cortège d'espèces fréquentes et abondantes (Accenteur mouchet, Rougegorge, Roitelet huppé, Mésange noire, Pinson des arbres entre autres), habituellement dominantes dans les successions pures de conifères dont la qualité avifaunistique (richesse, densité), très variable, est généralement inférieure à celle des peuplements mixtes ou feuillus (Eiberle & von Hirschheydt 1983; revue dans Muller 1985). Grâce à la plantation initiale en mosaïque, puis à la baisse du pourcentage de conifères (éclaircies sélectives, effets de Lothar, coupes de rajeunissement), la jeune futaie mixte s'est développée avec une structure physiologique plus variée: elle abrite déjà un tiers d'espèces hautement régulières dans les forêts feuillues (Mosimann et al. 1987) comme le Pic vert, le Gobemouche gris, la Mésange bleue, la Sittelle torchepot ou le Grimpereau des jardins *Certhia brachydactyla*, et s'avère plus riche au même âge qu'une jeune pessière artificielle (Giller 1965; Pikula 1967; Lebreton & Pont 1987).

Chaque succession démarre, au niveau régional, avec son propre cortège particulier d'espèces nicheuses (Zollinger 1996, 2016), puis, quel que soit le modèle évolutif durant les 50 premières années, il y a une convergence entre les successions au stade climacique (Muller 1985; Blondel & Farré 1988) initiée par un groupe restreint d'oiseaux forestiers généralistes (Troglydite, Rougegorge, Merle noir, Grive musicienne, Fauvette à tête noire, Pouillot véloce, Pinson des

arbres) présents partout en Europe centrale. Ainsi, la richesse spécifique annuelle de la jeune futaie étudiée devrait à l'avenir plafonner à 23-25 espèces, très peu de nouvelles espèces pouvant encore enrichir cette communauté (Pigeon colombin *Columba oenas*, Pic mar *Leiopicus medius*, Bec-croisé des sapins).

Ce mode de composition de la communauté (peu d'espèces mais hautes densités) est répandu en Europe occidentale à cause de facteurs naturels (moins grande superficie forestière, moins de variété de types forestiers, manque de cavités, faible diversité de prédateurs) et de facteurs anthropogènes (extinctions récentes, impact des activités humaines): les profondes transformations de la forêt exploitée y sont dues à l'effet cumulé des deux types de facteurs (Tomiałojć 2000; Mikusiński et al. 2018). Historiquement, l'intense exploitation sylvicole des forêts locales a appauvri l'avifaune nicheuse forestière au niveau régional (Nilsson 1979; Mollet et al. 2006), un effet bien documenté de la fragmentation des forêts sur la répartition des espèces sédentaires hautement spécialisées (Helle 1985; Virkkala 1987). Les communautés forestières de l'ouest du continent sont moins riches et ne contiennent localement plus toute leur avifaune originelle (Wesołowski et al. 2010); les espèces généralistes survivent mieux dans les habitats fragmentés façonnés par la sylviculture que les espèces sédentaires spécialistes, souvent cavicoles (Virkkala 1987, 2016; Gregory et al. 2007). Peu de gagnants remplacent de nombreux perdants dans les forêts de plaine: la communauté avienne devient plus homogène et la biodiversité baisse à l'échelle régionale.

Tramer (1969) et Helle & Mönkkönen (1990) indiquent que la diversité H' des populations d'oiseaux nicheurs est fortement corrélée à la richesse spécifique ainsi qu'à la diversité des hauteurs de feuillage dans les forêts tempérées, mais que la composante abondance de H' est relativement stable pour des raisons peu claires; mais James & Wamer (1982) lient plutôt la richesse avienne à la richesse en espèces d'arbres et à la couverture de la canopée. La faible diversité observée au stade de notre taillis âgé (8-9 ans) pourrait être due à l'abondance élevée d'un petit groupe d'espèces (Merle noir, Fauvette des jardins, Linotte mélodieuse, Bruant jaune) dans une communauté pauvre en espèces, donc *in fine* à une répartition irrégulière de l'abondance (Horn 1974). Wiens (1981) souligne que les interprétations des variations de la diversité dépendent étroitement de l'échelle considérée: il est plausible que la petitesse de notre parcelle de jeune futaie soit responsable d'une diversité spécifique aussi modeste.

Analyse des tendances évolutives des guildes écologiques

Sur le plan phénologique, la constance de l'abondance relative des espèces sédentaires en cours de succession est d'abord due à la présence continue du Troglodyte, du Merle noir et de la Mésange charbonnière dans une mesure moindre, accessoirement au remplacement du Bruant jaune par des espèces forestières cavicoles (petites Mésanges, Sittelle torchepot, Grimpereaux des bois et des jardins) ou non (Corvidés). Cette tendance locale ne s'accorde pas avec le déclin récent des espèces sédentaires forestières identifié à l'échelle continentale par Gregory et al. (2007) et par Virkkala (2016) en Finlande méridionale (baisse de 29% entre 1993 et 2015), mais concorde avec la stabilité observée entre 1967 et 1999 en Grande-Bretagne par Fuller et al. (2005) et Hewson & Noble (2009). L'exploitation très intensive des pessières âgées dans la forêt boréale méridionale explique la diminution d'espèces comme le Pinson des arbres et le Roitelet huppé, et favorise les espèces bénéficiant du réchauffement climatique (Mésange charbonnière): ainsi l'altération de l'habitat est connectée aux effets indirects du réchauffement climatique (Fraixedas et al. 2015; Virkkala 2016).

Dans la jeune succession, les migrateurs partiels principaux sont l'Accenteur mouchet, la Fauvette à tête noire, le Pouillot véloce et la Linotte mélodieuse; à partir du jeune perchis (15 ans), ce groupe devient largement majoritaire (57% d'abondance relative moyenne) sous l'impulsion d'espèces typiquement forestières (Pigeon ramier, Rougegorge, Grive musicienne, Pinson des arbres), dont les populations, parfois abondantes, présentent des fluctuations modestes. L'évolution est très similaire dans une autre succession mixte du Plateau suisse (Christen 2003, 2018). Dans cinq autres successions secondaires feuillues ou résineuses d'Europe centrale et septentrionale (Głowaciński 1975; Helle 1985; Muller 1985), aucune tendance évolutive commune n'est discernable; cependant, au stade de la jeune futaie (fourchette ample de 30 à 75 ans), l'abondance relative des migrateurs partiels y atteint 47 à 64%, sauf dans la succession vosgienne du Hêtre. A une échelle spatiale plus large, la part des migrateurs partiels est restée stable de 1967 à 1999 en Grande-Bretagne (Hewson & Noble 2009), a diminué de 21% en Finlande (Virkkala 2016), mais a augmenté de 1980 à 2003 à l'échelle continentale (Gregory et al. 2007); l'interaction de plusieurs facteurs (modifications climatiques, conditions d'hivernage favorables, changement dans la structure de la végétation, banalisation et fragmentation de la forêt, etc.) est à l'œuvre derrière cette augmentation. Dans la succession étudiée et celle de Christen (2018), cette augmentation se met en place dès le jeune perchis au détriment des migrateurs transsahariens, sans relation démontrée de cause à effet: il faut bien différencier la baisse progressive de l'abondance relative des migrateurs transsahariens en cours de succession liée à l'évolution structurelle du couvert forestier, du déclin éventuel de ce groupe ces dernières décennies lié à d'autres facteurs (destruction de l'habitat et sécheresse dans les quartiers d'hiver sahéliens impliquant une dégradation des ressources alimentaires, mortalité élevée des jeunes lors de l'émancipation et surtout de la migration post-nuptiale) (Hewson & Noble 2009; Blackburn & Cresswell 2016). Bilcke (1984) a mis en évidence une corrélation négative entre

l'abondance relative des migrateurs transsahariens et la hauteur de la végétation, conséquemment l'âge de la succession. Herrera (1978a) et Helle & Fuller (1988) ont trouvé un gradient latitudinal clair dans la proportion de migrateurs transsahariens nichant dans les successions forestières européennes: cette proportion croît du sud au nord.

La variabilité saisonnière de la disponibilité alimentaire semble le facteur décisif pour ces insectivores: Helle & Fuller (1988) ont bien résumé cette problématique complexe en proposant que les migrateurs transsahariens préfèrent les jeunes stades (taillis) des successions forestières, car: 1) ces habitats changent rapidement dans l'espace et le temps, 2) ces habitats ressemblent basiquement à leur habitat originel dans les savanes sub-sahariennes (strate buissonnante bien développée entre 0 et 3 m) et 3) ces habitats offrent la plus grande variabilité saisonnière de l'offre alimentaire parmi les différentes phases de la succession forestière. Böhning-Gaese & Oberrath (2003) postulent que ces migrateurs transsahariens européens sont les héritiers du choix d'habitat de leurs ancêtres africains (majorité d'habitats ouverts), et que le choix de leur habitat en Europe peut être expliqué par l'histoire tropicale de ces migrateurs.

Dans l'étude détaillée de vingt successions forestières réparties à travers toute l'Europe, Helle & Fuller (1988) ont démontré une forte corrélation positive entre les proportions de migrateurs transsahariens dans la richesse et dans l'abondance de la communauté, en accord avec notre observation. Par ailleurs, Timonen et al. (1994) ont invalidé l'hypothèse selon laquelle la compétition entre oiseaux sédentaires et migrateurs transsahariens affecte négativement l'abondance de ces derniers (Herrera 1978b; Enemar et al. 1994). Finalement, la pléthore de recherches menées sur les successions forestières et les forêts matures européennes indique que l'abondance relative des migrateurs transsahariens forestiers dépend au moins de l'altitude (Potti 1985a), de la latitude (Herrera 1978a; Helle & Fuller 1988; Enemar et al. 2004), du type de forêts (Nilsson 1979; Hogstad 1993; Enemar et al. 1994), de la gestion de la forêt (Fuller et al. 2005) et de la structure (diversité de hauteurs et de recouvrements) de la végétation (Bilcke 1984) dans les zones de reproduction; elle dépend aussi des contraintes (climat, habitat) subies en migration et dans les quartiers d'hiver (Fuller et al. 2005; Blackburn & Cresswell 2016). Il n'en demeure pas moins que le monitoring pan-européen des oiseaux forestiers (Gregory et al. 2007) montre un déclin prononcé des migrateurs transsahariens de 1980 à 2003, aussi consigné en Finlande méridionale de 1993 à 2015 (- 25%, Virkkala 2016), en Europe centrale de 1990 à 2016 (Bowler et al. 2021), confirmant le constat du monitoring britannique entre 1967 et 1999 (Fuller et al. 2005; Hewson & Noble 2009) et celui du Swiss Bird Index entre 1990 et 2022 (fig. 57) (réduction de près de 40% du groupe de dix migrateurs transsahariens de notre étude; N. Strebel, comm. pers.).

Pour illustrer l'extrême complexité de ce déclin des migrateurs transsahariens, penchons-nous sur deux espèces abondantes au début de notre succession, le Pipit des arbres

et le Pouillot fitis, également bien étudiées au Royaume-Uni (Burton 2007; Stostad & Menendez 2014; Burgess et al. 2015). En Suisse, le Pipit des arbres (fig. 58) a décliné de 60% entre 1990 et 2022 (SBI, N. Strebel, comm. pers.), au Royaume-Uni de 80% entre 1978 et 2003 (Burton 2007): comme habitat de substitution en plaine, il affectionne les chablis et les rajeunissements de conifères, jusqu'à la 11^e année dans notre étude et la 9^e en Angleterre (Burton 2007), atteignant ses densités maximales en 5^e année dans notre étude, entre 1 et 6 ans en Angleterre; dans les deux cas, la présence de vieux arbres dans ou en lisière du rajeunissement était indispensable à l'installation de territoires. Bien que l'abondance de l'espèce soit positivement corrélée à la disponibilité des jeunes plantations de conifères âgées de 2 à 11 ans en Angleterre, il n'y a pas de preuve liant le déclin de l'espèce à la diminution des jeunes plantations: d'autres facteurs jouent un rôle important (Burgess et al. 2015), notamment l'intensification des prairies de fauche (Knaus et al. 2018).



Fig. 58: Le Pipit des arbres *Anthus trivialis*, un migrateur transsaharien en déclin, et son nid au sol dans une replantation (2^e année de végétation), suite à une coupe. © D. Heldner (g), J.-L. Zollinger (d)

En Suisse, le Pouillot fitis (fig. 59) a décliné d'environ 80% entre 1990 et 2022 (SBI, N. Strebel, comm. pers.): il a niché dans notre parcelle jusqu'en 17^e année et atteint sa densité maximale en 9^e année, avec une préférence pour les peuplements denses d'aulnes glutineux et d'érables sycomores à riche strate herbacée. En Angleterre, Stostad & Menendez (2014) ont montré qu'il préfère des peuplements jeunes d'Aulne glutineux, de Pin sylvestre et de saules *Salix spp.*, contenant une grande densité de tiges (de 1-4 m) de petit



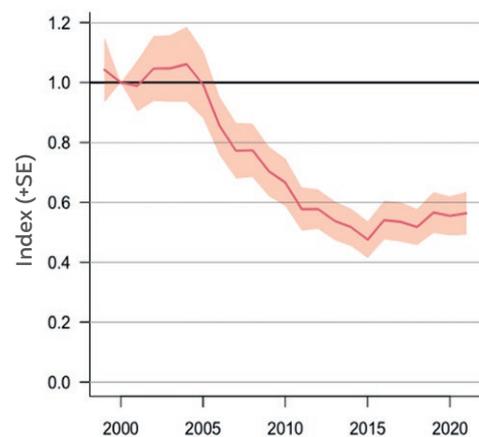
Fig. 59: Le Pouillot fitis *Phylloscopus trochilus*, un migrateur transsaharien caractéristique du jeune taillis: l'indicateur vaudois confirme le net déclin observé au niveau national. © N. Petitpierre



Fig. 57: Évolution de l'indice partiel du Swiss Bird Index SBI pour le groupe des 10 espèces de migrateurs transsahariens (mt) observées dans cette étude.



diamètre et une couverture de canopée moyenne. En Suisse, l'espèce s'est repliée dans des habitats humides de moyenne montagne en désertant le Plateau, probablement à cause de la densification des boisements clairs (Knaus et al. 2018): le Pouillot fitis ne niche plus dans les rajeunissements forestiers de plaine, pourtant abondants, et son déclin est mal compris, aggravé par la mortalité lors des migrations et en zone d'hivernage (Vickery et al. 2014).



En Amérique du Nord, Holmes & Sherry (2001) rapportent qu'entre 1969 et 1998, dans une forêt décidue mature du New Hampshire, neuf des douze espèces ayant décliné significativement sont des migrateurs néotropicaux. Toutefois, une analyse plus fine, basée sur quelques études à long terme, fait apparaître d'importantes variations régionales : en Suède, l'abondance relative des migrateurs transsahariens a diminué clairement entre 1953 et 1992 dans une forêt décidue de Scanie (Enemar et al. 1994), alors que le déclin est à peine perceptible entre 1963 et 1999 dans une forêt de Laponie (Enemar et al. 2004); à l'est de l'Europe, dans la forêt vierge de Białowieża en Pologne, Wesolowski et al. (2010) trouvent au contraire une légère augmentation de ce groupe entre 1975 et 2009 (mais avec des évolutions très différentes selon les espèces).

Sur le plan trophique, le groupe d'espèces mangeant au sol, bien que restreint au Pigeon ramier, aux Turdidés et au Geai des chênes, représente encore plus d'un tiers de l'abondance relative dans la jeune futaie après la disparition des espèces de milieux ouverts ou buissonnants (Pipit des arbres, Linotte mélodieuse, Bruant jaune) et la diminution de l'Accenteur mouchet et de la Tourterelle des bois *Streptopelia turtur*; dans les dix premières années de la succession, l'abondance relative de ce groupe représentait 56% de la communauté: sa diminution de plus de 20% par l'appauvrissement de sa richesse spécifique pourrait être liée à la disparition rapide d'une strate herbacée dense et de son stock grainier, en début de succession. Dans cinq successions européennes, pour les stades 1 à 75 ans, on observe aussi une diminution graduelle de l'abondance relative des espèces mangeant au sol (Głowaciński 1975; Helle 1985; Muller 1985): elle est brutale dans les forêts boréales de conifères (Helle 1985). On peut relier ce constat au déclin massif observé en Grande-Bretagne entre 1967 et 1999 pour cinq espèces de ce groupe: Linotte mélodieuse (- 89%), Bruant jaune (- 77%), Tourterelle des bois (- 76%), Pipit des arbres (- 75%) et Accenteur mouchet (- 57%) (Hewson & Noble 2009). Inversement, le groupe d'espèces polyvalentes a vu son abondance relative passer de 25% en début de succession à environ 40% dans la jeune futaie de 40 ans, puis refluer à moins de 30% à 50 ans: s'il est difficile d'évaluer l'impact de la complexification de la structure forestière sur la diète de ce groupe, nous suspectons que l'augmentation momentanée de son

abondance relative dans la succession étudiée, entre les 35^e et 45^e années, soit partiellement imputable à la croissance à large échelle des effectifs de quelques espèces ces dernières décennies (Mésange charbonnière + 29%, Pic épeiche *Dendrocopos major* + 51% et surtout Fauvette à tête noire + 61%; Hewson & Noble 2009). Cette tendance se confirme dans les cinq successions précitées, avec une augmentation plus prononcée dans les forêts boréales de conifères (Mésange charbonnière + 523% entre 1993 et 2015 en Finlande; Virkkala 2016).

Concernant le paramètre du site de nid, le stade de la jeune futaie n'abrite plus qu'une seule espèce nichant au sol, le Rougegorge; dans ce même stade, c'est également la seule espèce présente dans l'autre succession mixte du Plateau suisse (Christen 2018). Il est aussi présent dans toutes les jeunes futaies des successions feuillues et résineuses partout en Europe, parfois accompagné par le Pipit des arbres, le Pouillot fitis ou le Pouillot siffleur *Phylloscopus sibilatrix* (Głowaciński 1975; Helle 1985; Muller 1985). À l'échelle continentale, entre 1980 et 2003, les nicheurs au sol affichent cependant la plus forte régression (- 25%) selon Gregory et al. (2007); en Finlande méridionale, entre 1993 et 2015, le déclin de trois espèces (Pipit des arbres, Rougegorge, Pouillot fitis) est encore plus marqué (- 36%) (Virkkala 2016). Dans la succession étudiée, l'abondance relative des nicheurs en buissons chute de 84%, dans le stade 5-10 ans, à 40% dans la jeune futaie (36-42 ans), puis à peine plus de 30% à 50 ans, à cause de la disparition des espèces privilégiant les buissons bas en milieu ouvert (fig. 60); une dynamique similaire s'observe à des rythmes variés dans les successions mixte (Christen 2003), du Hêtre et du Pin sylvestre (Muller 1985) et de la Chênaie à charme (Głowaciński 1975) du domaine médio-européen. Dans les forêts boréales de conifères, Helle (1985) trouve un mode exactement inverse, mais l'abondance relative de ce groupe n'y dépasse pas 15% dans les futaies de 75 ans. Finalement, avec le développement croissant de la strate arborescente, l'abondance relative des nicheurs utilisant les arbres (tronc, branches, cavités) progresse: la même tendance haussière en cours de succession s'observe dans les six séries de référence (Głowaciński 1975; Helle 1985; Muller 1985; Christen 2003, 2018), la part de ce groupe pouvant atteindre jusqu'à 69% de l'abondance de la communauté dans la jeune futaie (53% dans notre succession pour

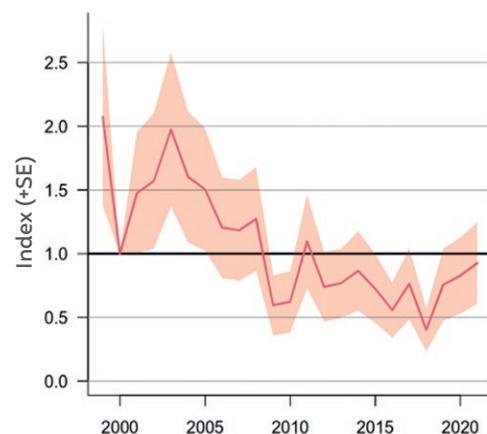


Fig. 60: La Fauvette des jardins *Sylvia borin*, dominante dans le taillis âgé de 5-10 ans, est victime d'un déclin marqué dans le canton de Vaud, comme le montre l'indicateur. © N. Petitpierre

la tranche d'âge 36–42 ans, puis 56 % pour 45–50 ans). L'augmentation est plus lente pour les espèces strictement cavicoles, leur proportion se stabilisant autour de 15 % entre 45 et 50 ans : les arbres âgés de 50 ans offrent encore peu de cavités naturelles, en-dehors des vieux îlots ayant survécu à la tempête initiale, puis à Lothar, car le Pic épeiche est le seul pourvoyeur régulier de cavités pour les espèces cavicoles secondaires (Mésanges charbonnière et bleue, Sittelle torchepot, Étourneau sansonnet) et sa densité est encore faible. Le Pic épeiche est peu exigeant, s'adapte bien à la diversité des parcelles (âge, structure) et s'accommode bien du Frêne et

de l'Aulne glutineux (Kosiński & Kempa 2007) : le tableau 9, basé sur deux études récentes, résume ses exigences essentielles.

Pour maintenir une population saine de ce pic, les deux études convergent pour montrer la nécessité de préserver des surfaces suffisantes de forêts mixtes de chênes âgées d'au moins 80 à 120 ans : dès lors, on comprend mieux pourquoi sa densité moyenne de 0,8 T/10 ha durant les 50 ans de la succession étudiée ne permettait pas une offre suffisante en cavités.

Pays	Densité T/10ha	Arbres à cavité	Diamètre dbh (cm)	Hauteur (m)	Arbres vivants (%)	Référence
Roumanie	0,08	<i>Quercus petraea</i> <i>Populus tremula</i>	44,5 ± 14,7	19,6 ± 5,1	72,2	Domokos & Cristea 2014
Pologne	1,4–1,5	<i>Quercus robur</i> <i>Pinus sylvestris</i>	47,5 ± 16,9	25,8 ± 6,5	79	Kosiński & Kempa 2007

Tabl. 9: Densité de population et préférences écologiques du Pic épeiche *Dendrocopos major* dans les forêts tempérées d'Europe orientale.

Sylviculture et évolution de la communauté avienne

SURVEILLANCE DE L'AVIFAUNE FORESTIÈRE SUISSE

Le Swiss Bird Index SBI synthétise l'évolution annuelle des effectifs d'oiseaux nicheurs suisses depuis 1990 (Zbinden et al. 2012) : il comporte plusieurs indices partiels, dont un indice Forêt, actualisés chaque année depuis 2005. Depuis 33 ans, le SBI est donc un instrument de surveillance performant, permettant de visualiser immédiatement les tendances. L'indice partiel des forêts (fig. 61), incluant 56 espèces dépendant étroitement de cet écosystème (avec diagramme circulaire des tendances), présente une évolution globalement positive ; cependant, plusieurs espèces exigeantes affichent des tendances négatives, notamment les espèces caractéristiques des forêts claires et aérées, et figurent sur la Liste rouge des espèces menacées (Knaus et al. 2021).

La tendance positive de l'évolution de l'avifaune forestière a récemment été confirmée pour quatre pays d'Europe centrale (CH, D, CZ, DK) : cette tendance est portée par des espèces forestières gagnantes, plutôt généralistes (Bowler et al. 2021) ; parmi elles, le Grand Corbeau, le Pic noir, le Pic épeiche, le Pouillot véloce et la Fauvette à tête noire, tous présents dans notre succession.

Parmi les 45 espèces nicheuses rencontrées au cours de notre suivi de 50 ans, 12 (26,7 %) présentent une tendance positive au niveau cantonal (VD), 21 (46,6 %) n'affichent aucune tendance significative et 12 (26,7 %) montrent une évolution négative (Strebel & Duplain 2022) : parmi ces-dernières, 6 espèces n'étaient présentes qu'en début de succession (espèces appréciant les milieux ouverts ou les buissons bas) et sont des visiteurs d'été hivernant au sud du Sahara.

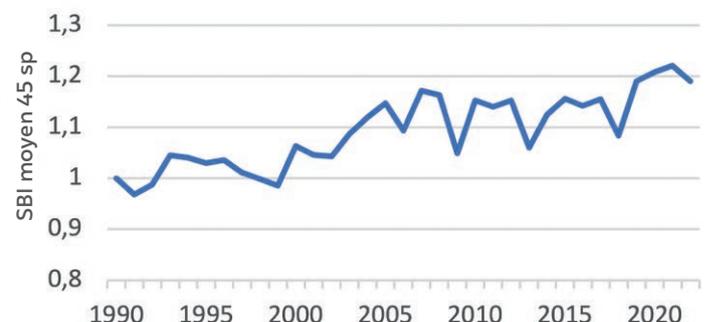
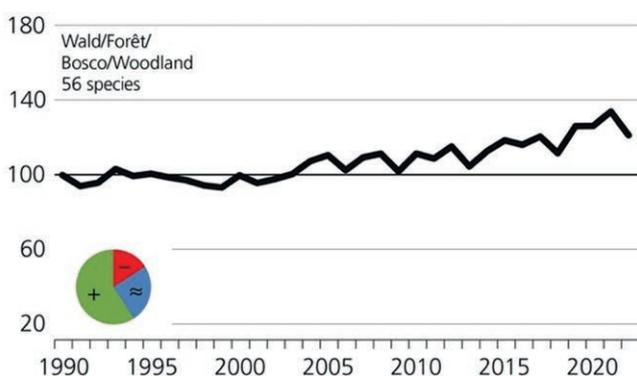


Fig. 61: Comparaison, pour la période 1990–2022, de l'indice partiel SBI Forêt (56 espèces forestières de Suisse) et de l'indice partiel SBI Forêt d'Orjulaz (45 espèces de notre étude) : les deux courbes présentent une grande similitude et une tendance positive, malgré une cohorte d'espèces légèrement différente.

À l'échelle régionale, comparons l'indicateur vaudois des oiseaux nicheurs forestiers (46 espèces) (Strebel & Duplain 2022) avec l'indice d'abondance de la communauté étudiée (45 espèces), pour la période 1999-2021 (fig. 62): bien que les deux cohortes d'espèces choisies diffèrent légèrement (29 espèces communes), on observe là aussi une bonne similitude générale entre les deux courbes (par exemple le pic de 2012 et la «mauvaise» année 2013, repérables sur les deux courbes). Sur la période retenue (23 ans), les deux indicateurs fluctuent, le vaudois avec une tendance légèrement positive de 10% (un peu inférieure à celle du SBI) et l'indice d'abondance du Bois d'Orjulaz avec une tendance positive

d'environ 20%: de telles fluctuations sont naturelles et fréquentes, liées à l'écologie des espèces.

Cette comparaison du monitoring longue durée de la forêt d'Orjulaz avec l'indicateur multi-espèces Forêt indique que celui-ci se révèle précis et fiable, et permet de tirer des conclusions sur l'évolution de l'avifaune forestière du canton: c'est un outil spécialement précieux pour les massifs forestiers dans lesquels aucun monitoring local n'existe. Néanmoins, il faut être prudent en interprétant les indicateurs, l'évolution des populations à un niveau local pouvant s'éloigner des moyennes cantonale ou nationale (Strebel et al. 2019).

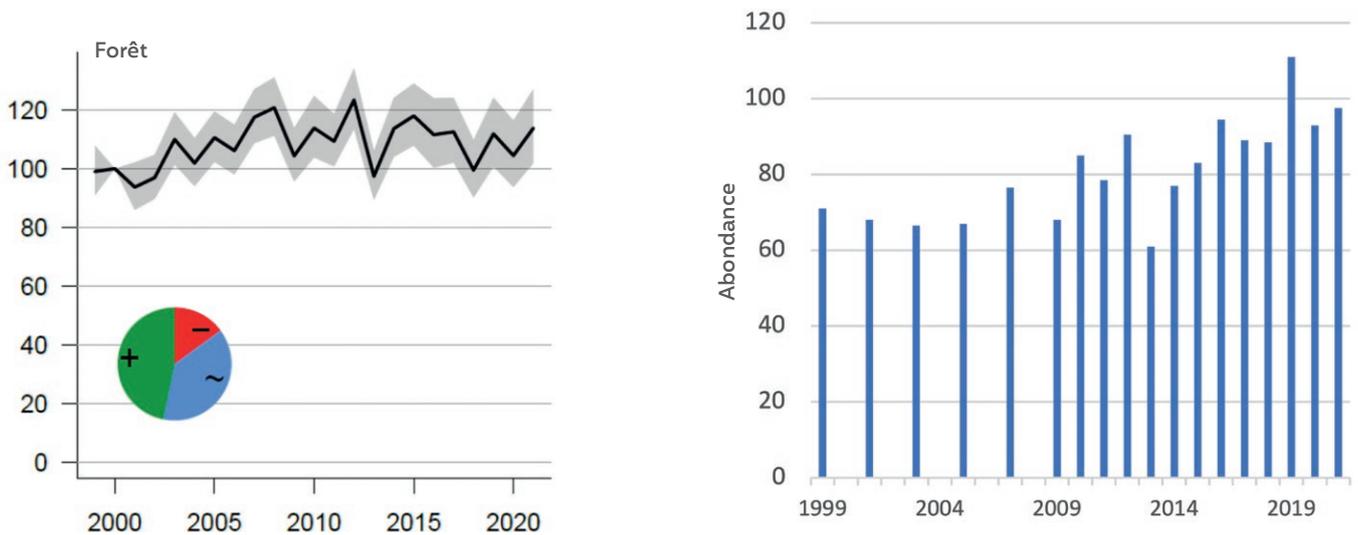


Fig. 62: Comparaison de l'indicateur multi-espèces Forêt VD (valeur de référence = 100 pour l'an 2000), avec intervalle de confiance de 95% ainsi que diagramme circulaire présentant les proportions des tendances évolutives, et de l'histogramme d'abondance (territoires/9,2 ha) de la parcelle du Bois d'Orjulaz, pour la période 1999-2021.

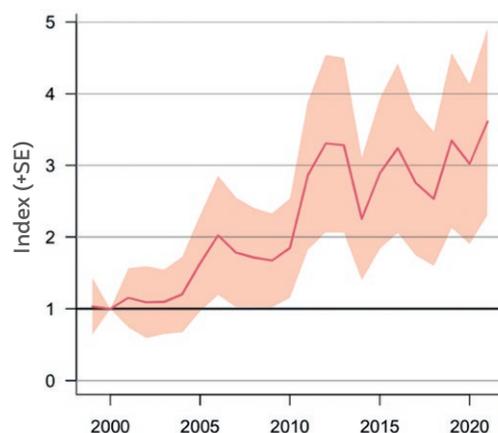
COMPOSITION DU PEUPELEMENT FORESTIER ET AVIFAUNE NICHEUSE: ADAPTATION AU RÉCHAUFFEMENT

Dans les forêts cantonales du Bois d'Orjulaz, la composition des peuplements forestiers est amenée à évoluer, à long terme, vers davantage de feuillus et très peu de résineux (10%), en vue des adaptations indispensables aux changements climatiques (J.-Ph. Crisinel et M. Meylan, comm. pers.). Lors de la régénération ou de la conversion des vieilles

futaies, l'Épicéa et le Sapin blanc seront écartés, car trop sensibles aux infestations du bostryche (*Ips typographus*): celles-ci sont influencées par la topographie, le volume sur pied des épicéas, les chablis, les infestations de l'année précédente et surtout la température et la sécheresse (Jakoby et al. in Pluess et al. 2016). Également trop fragiles face aux



Fig. 63: Le Pic mar *Leipicus medius* privilégie les vieilles chênaies riches en bois mort: ses effectifs vaudois (cf indicateur) ont progressé de manière réjouissante. © Ph. Delacrétaz



tempêtes hivernales à cause de leur système racinaire superficiel, ces deux essences seront remplacées progressivement, dans les rajeunissements, par des feuillus adaptés aux stations et plus résilients face au réchauffement; les chênes (3 sp.), les érables (3 sp.), le Merisier, le Charme *Carpinus betulus*, les tilleuls (2 sp.), entre autres, seront les essences privilégiées. Dans la parcelle étudiée, la part des résineux va chuter de 63% en 2019 à 10% à long terme: le Sapin de Douglas et le Pin sylvestre seront préférés. Cette transition vers des chênaies mélangées modifiera sans doute, dans les décennies à venir, la composition actuelle de la communauté des oiseaux nicheurs. Dans la forêt d'Orjulaz, les bénéficiaires seront certainement les Pics mar (fig. 63) et épeichette *Dryobates minor*, les Mésanges nonnette, bleue et charbonnière,

le Grimpereau des jardins, la Sittelle torchepot et le Gros-bec casse-noyaux *Coccothraustes coccothraustes*.

La disparition progressive des vieilles pessières entraînera probablement une diminution de l'abondance des populations de l'Accenteur mouchet, de la Grive draine *Turdus viscivorus*, du Roitelet huppé, des Mésanges boréale et noire, du Grimpereau des bois et du Pinson des arbres, toutes espèces très dépendantes de l'Épicéa. En Finlande méridionale par exemple, les coupes massives dans les vieilles pessières ont provoqué un recul sévère de plusieurs de ces espèces: Roitelet huppé (- 22 à - 56%), Mésange boréale (- 70%), Grimpereau des bois (- 27%), Pinson des arbres (- 8 à - 19%) (Fraixedas et al. 2015; Virkkala 2016).

GESTION DES CHABLIS PROFITABLE À L'AVIFAUNE NICHEUSE

L'absence de fauchage dynamise les espèces appréciant les buissons bas: par ailleurs, les surfaces non fauchées offrent dès juillet d'abondantes ressources alimentaires sous forme de baies (Sureau à grappes, Chèvrefeuille des bois, ronces sp., etc.) ou de graines (Eupatoire chanvrine *Eupatorium cannabinum*, Luzule poilue *Luzula pilosa*, Tussilage *Tussilago farfara*, Cirse des marais *Cirsium palustre*, etc.), concentrant de très nombreux passereaux. Pour remédier à la pauvreté des placettes fauchées d'épicéas, nous suggérons une fauche alternée par bandes (50% de la surface fauchée) (Zollinger 2015a, 2017), comme cela se pratique dans les jachères florales du paysage agricole.

importance primordiale pour l'avifaune dès le début de la succession (Christen 1983; Fuller 1990).

Dans 35 Chênaies non exploitées d'Europe centrale et du nord-ouest, Vandekerckhove et al. (2009) ont mesuré un volume médian de bois mort de 39 m³/ha, dont 51% au sol;

Il est généralement admis que la structure physique du peuplement végétal (ouverture de la canopée, répartition du feuillage dans les strates) est plus importante que sa composition spécifique pour la communauté des oiseaux nicheurs (Fuller 1990; Holmes & Sherry 2001; Mikusiński et al. 2018): améliorer la structure peut commencer dès la phase d'exploitation du chablis par des aménagements sylvicoles judicieux diversifiant la richesse de l'avifaune, dès le début de la succession. Muller (2008) a montré dans les Vosges que l'exploitation intégrale des grumes est le mode le moins favorable à l'avifaune nicheuse: serait-il envisageable de laisser quelques billes de moindre valeur sur le parterre de coupe dans le but d'enrichir la structure et de procurer des réserves de bois mort (Lachat & Moritz 2014)? Essentiel, le maintien des souches (fig. 4), versées ou non, attire des espèces forestières nichant entre les racines, près du sol (Troglodyte mignon, Rougegorge) ou dans les arbustes grimpants (Merle noir, Fauvette à tête noire), et offre des ressources alimentaires aux pics (Dickson et al. 1983; Muller 2005, 2008). Le maintien de quelques chandelles (fig. 64) dans la jeune succession séduit certaines espèces cavernicoles (Mésanges boréale, noire et charbonnière), plutôt caractéristiques des forêts matures voisines. Il est capital d'enrichir la structure, aussi bien verticale qu'horizontale, des peuplements forestiers en conservant si possible de vieux arbres, même morts, en ouvrant la couronne et en favorisant une riche strate arbustive, donc en augmentant leur stratification: cette diversification de la structure revêt une

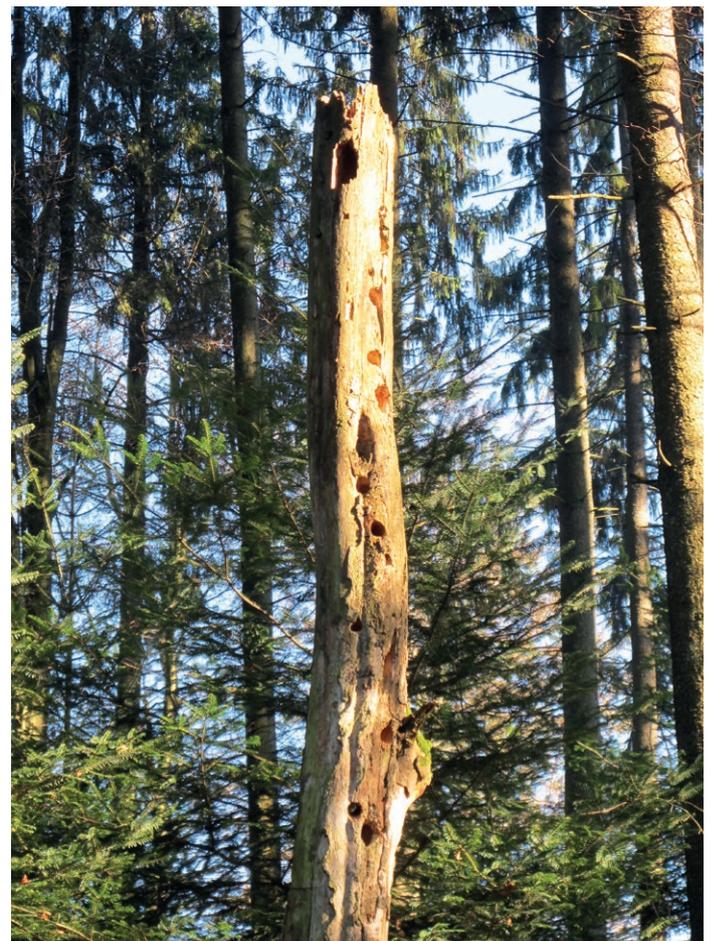


Fig. 64: Cette chandelle d'Épicéa *Picea abies* a été intensément forée par les pics à la recherche de larves et abrite plusieurs loges utilisables comme site de nid par les petites Mésanges boréale *Poecile montanus* et noire *Periparus ater*, ou le Grimpereau des bois *Certhia familiaris*. Bois d'Orjulaz VD, décembre 2016. © J.-L. Zollinger

dans 74 Hêtraies de la même étude, le volume médian de bois mort atteint 59 m³/ha, dont 75% au sol. Précisons que ces 109 forêts, plus exploitées depuis au moins dix ans, étaient en fait des réserves; la référence ultime reste le parc national de Białowieża (Pologne) avec une moyenne de 130 m³/ha (Wesołowski et al. in Mikusiński et al. 2018). En comparaison, sur le Plateau vaudois, les forêts exploitées abritent 17,4 m³/ha de bois mort et manquent de vieux arbres favorables aux oiseaux cavicoles (seulement 2,9% de futaies âgées de plus de 160 ans) (<https://totholz.wsl.ch/fr/bois-mort/quantites-de-bois-mort/situation-actuelle/>).

La forêt cantonale du Bois d'Orjulaz n'abrite pas d'îlot de sénescence mais 22 arbres-habitats (J.-Ph. Crisinel, comm. pers.): la parcelle étudiée, âgée de 50 ans, ne comporte ni l'un ni l'autre; il serait donc important d'y laisser plus de chandelles et d'augmenter la part de bois mort au sol (fig. 65). Dans l'optique de leur maintien en forêt de production, il est pertinent de se concentrer sur les arbres-habitat à haute valeur écologique: leur gestion doit être planifiée à

long terme et déjà intégrée dans les concepts de soins aux peuplements (Niedermann-Meier et al. 2010). À tous les stades de croissance, il faut veiller à conserver, comme arbres à cavités, des essences à bois tendre (par ex. bouleaux *Betula* sp.) pour les excavateurs secondaires (certaines mésanges): c'est un complément indispensable aux essences à bois dur utilisées par les excavateurs primaires (pics) (Mikusiński et al. 2018). Mollet et al. (2009) ont montré que l'augmentation du volume de bois mort en Suisse, entre les IFN 2 et 3, est positivement corrélée à la croissance des populations de tous les pics, des Mésanges huppée et boréale, et du Grimpereau des bois. En Finlande, Vatka et al. (2014) ont clairement montré que la Mésange boréale, très sédentaire sa vie durant dans le territoire choisi, privilégie les forêts feuillues plutôt humides abritant au minimum 2 chandelles/ha: pour une espèce si spécialisée, une disponibilité continue de chandelles doit être assurée. La rareté des chandelles dans la succession étudiée au Bois d'Orjulaz pourrait donc expliquer qu'il n'y ait eu que 5 territoires de l'espèce en 50 ans!



Fig. 65: Volume maximal de bois mort observable (sur une superficie d'environ 100 m²), dans la parcelle étudiée. Bois d'Orjulaz VD, décembre 2023. © J.-L. Zollinger

DES COUPES MIEUX ADAPTÉES À L'AVIFAUNE NICHEUSE

Que ce soit dans les coupes forcées (en Suisse, entre 1993 et 2003, leur proportion équivalait à 31% de l'exploitation annuelle, Allgaier Leuch et al. 2017) ou dans les coupes planifiées (de rajeunissement, d'éclaircies ou de régénération des vieilles futaies), la conservation de bouquets d'arbres âgés dans le périmètre des coupes (une mesure simple d'aménagement parmi les plus profitables à l'avifaune nicheuse, voir fig. 42) fixe les espèces rebutées par les buissons bas ou amatrices de postes de chant élevés (Fuller 1990; Glutz von Blotzheim 2001), comme le Pipit des arbres, l'Accenteur mouchet ou le Merle noir dans les dix premières années de

la succession étudiée. Rejoignant notre observation, Burton (2007) a constaté que la majorité des territoires de Pipit des arbres était localisée auprès des grands arbres bordant les lisières de coupe ou de bouquets d'arbres âgés au sein de celle-ci. Dans la mesure du possible, il serait souhaitable d'obtenir des lisières de coupe ondulées et non rectilignes. Au vu de l'augmentation prévisible des perturbations extrêmes dans le courant de ce siècle, il faut probablement s'attendre à de nouveaux chablis de grande étendue: dans ces grandes coupes forcées, les mesures ci-dessus restent très pertinentes.

PERTURBATIONS CLIMATIQUES AGGRAVÉES PAR LES DÉPÔTS D'AZOTE

Pour les écosystèmes forestiers, l'augmentation des perturbations liées au réchauffement climatique (hausse des températures, sécheresses sévères) est aggravée par les apports d'azote atmosphérique, car les forêts sont efficaces dans la fixation des liaisons azotées (Braun et al. 2012): dans les forêts du Plateau suisse, ces apports dépassent les charges critiques pour l'eutrophisation (pour les forêts de conifères, 5-15 kg N/ha/an; pour les forêts feuillues, 10-20 kg N/ha/an), et atteignent au minimum 20-30 kg N/ha/an dans la forêt étudiée (Waldner et al. in: Pluess et al. 2016), voire 35-40 kg dans le Jorat proche (Seitler et al. 2015). Parmi les effets négatifs recensés, citons la modification des processus du sol et son acidification, la péjoration du cortège de champignons à mycorrhizes et de la strate herbacée (Braun et al. 2012), le déséquilibre entre les éléments nutritifs (N par rapport à Ca, Mg, K ou P dans le feuillage), des pertes accrues de nitrates par lessivage (néfastes à l'eau d'infiltration), une diminution de la résistance des arbres au gel, à la sécheresse et aux ravageurs (Waldner et al. in Pluess et al. 2016). Ces apports accrus d'azote atmosphérique exercent, dans de nombreuses stations forestières, une plus grande influence que

les changements climatiques et impactent la croissance de toutes les strates végétales: dans le Bois d'Orjulaz, on observe une recrudescence d'espèces nitrophiles (Orties *Urtica* sp., ronces, sureaux *Sambucus* sp.) dans la strate arbustive (voir fig. 53); en effet, le nombre de plantes nitrophiles augmente fortement pour un dépôt d'azote déjà compris entre 0 et 10 kg N/ha/an (Braun et al. 2012). Il est cependant difficile de mesurer, à l'échelle locale de la parcelle étudiée, la part exacte de l'influence de cette nitrification accrue sur l'avifaune nicheuse: relevons seulement qu'un petit nombre d'espèces nichant dans les buissons (Troglodyte, Fauvette à tête noire, par ex.) apprécient les ronciers denses. Par contre, le dernier Atlas des oiseaux nicheurs de Suisse a montré qu'en dessous de 600 m, sur le Plateau et dans le Jura, le nombre d'espèces rencontrées par carré atlas diminue de 11 espèces par tranche de 10 kg N/ha/an supplémentaire (Graf in Knaus et al. 2018). En Europe centrale, les apports anthropogéniques d'azote modifient les communautés végétales et animales de façon significative, induisant une perte généralisée de biodiversité (WallisDeVries & Bobbink 2017).

Remarques générales sur l'étude des successions forestières et leurs communautés aviennes

Malgré une recherche bibliographique approfondie, aucune étude récente publiée et de longue durée (40 ans minimum) portant sur une même parcelle d'une succession secondaire en forêt de plaine (naturelle ou soumise à exploitation), décidue ou résineuse, n'est parvenue à notre connaissance: toutes les recherches citées dans cet article (Haapanen 1965; Ferry & Frochot 1970; Głowaciński 1975; Helle 1985; Muller 1985; Virkkala 1987) ont concentré sur moins de cinq ans l'étude d'un assemblage de parcelles simulant les divers stades temporels des successions; le fait que les jeunes stades successionnels y proviennent de coupes rases et que les stades climaciques soient souvent sélectionnés dans des forêts vierges de réserves ou parcs nationaux représente un réel problème méthodologique (Virkkala 1987; Helle & Mönkkönen 1990). Selon Enemar et al. (2004), les études courtes ne devraient pas être utilisées pour prédire les tendances à long terme. En Europe, les trois seules études à long terme authentiques ont suivi une forêt mature et exploitée de feuillus (Enemar et al. 1994) et des forêts vierges de feuillus ou de conifères (Enemar et al. 2004; Wesołowski et al. 2010). En outre, les comparaisons entre recherches sur les successions sont rendues délicates par de nombreux obstacles méthodologiques: études anciennes versus récentes, études à court terme vs à long terme, petites surfaces (10 ha) vs grandes surfaces (20-100 ha), régénération naturelle vs replantation, peuplement pur vs peuplement en mosaïque, recensements annuels vs recensements irréguliers, relevés par cartographie des territoires vs transects ou points d'écoute, toutes les espèces recensées vs Pucidés + Passériformes recensés, etc. La non-concordance dans le découpage temporel des stades de la succession, dans le choix des groupes composant les guildes écologiques et dans l'attribution des espèces au sein de ces groupes complique particulièrement les analyses comparatives. Finalement, dans une étude à long terme, l'analyse causale des évolutions observées n'est

jamais aisée en raison de l'imbrication étroite de processus liés au déroulement de la succession et de tendances à long terme initiées par des changements globaux (modifications climatiques, impact des activités humaines, intensité de la gestion forestière, etc.).

De nombreuses recherches, ayant conduit à une théorie générale de la succession, s'accordent à relever que les jeunes stades des successions secondaires forestières représentent des habitats dynamiques (Horn 1974; May 1982), instables spatialement et temporellement, et abritent des cortèges d'espèces nicheuses de milieux ouverts ou buissonnants (Mikusiński et al. 2018). Selon la situation géographique (et les conditions climatiques et édaphiques), le taux de croissance de la végétation ligneuse varie énormément: les grandes coupes forestières de Finlande méridionale restent ainsi des habitats ouverts pour une période de 5 à 10 ans (Haapanen 1965), et celles de Finlande boréale pour une période de 10 à 20 ans (Helle 1989), alors qu'en Europe occidentale, le stade 5 ans des successions de plaine abrite déjà un taillis plus ou moins dense d'une hauteur moyenne variant de 1,5 m (Pin sylvestre et Hêtre des Vosges; Muller 1985) à 2 m (Chênaie de Bourgogne; Ferry & Frochot 1970), voire 3,3 m dans notre cas (Épicéa, Sapin de Douglas, Érable sycomore; Zollinger 2015b). La théorie générale postule logiquement que les stades matures (climax) des forêts tempérées sont peu dynamiques, donc plus stables, et abritent une diversité élevée d'espèces forestières spécialisées, souvent cavicoles ou privilégiant une canopée fermée de structure complexe (Ferry & Frochot 1970; Głowaciński 1975; Muller 1985; Enemar et al. 1994; Wesołowski et al. 2010); les stades climaciques des forêts résineuses boréales s'écartent du schéma général car la densité de leurs communautés aviennes nicheuses reste modeste (Haapanen 1965; Helle 1985; Virkkala 1987; Hogstad 1993).

Considérations méthodologiques

La poursuite de recensements à long terme est une entreprise formidable, portée ici par l'intérêt et la curiosité de l'auteur, d'accord avec Enemar et al. (2004) pour réaffirmer «*qu'une telle série de recensements biologiques n'atteint jamais le point qui justifie sa cessation*»!

L'homogénéité et la qualité des résultats d'une étude à long terme sont mieux garanties si le travail d'observation et d'interprétation est effectué sur la durée par le même chercheur (ou groupe restreint) expérimenté (Enemar et al. 1984; Weśołowski et al. 1997, 2010), minimisant le risque de biais méthodologique. Notre étude répond à cette exigence et, avec 31 années de dénombrements répartis sur les cinquante premières années de la succession, elle a de plus satisfait le critère «d'échelle temporelle» (Wiens 1981). Au niveau de «l'échelle spatiale» d'une telle étude locale, l'expérience a confirmé que la taille de la parcelle était petite pour les espèces à grand territoire comme le Coucou gris, les Picedés ou les Corvidés, générant régulièrement des difficultés d'interprétation de territoires souvent limitrophes. La variabilité temporelle de la densité spécifique dans une petite parcelle est aussi plus sensible aux événements aléatoires (Bamford 1985; Hogstad 1993), comme le montre l'effondrement de la communauté en 2013 suite à deux hivers rudes (2012 et 2013) et une météorologie printanière désastreuse (2013). Enfin, Helle (1984) a montré que la densité de population, et dans une moindre mesure la richesse, augmentent plus dans une parcelle de 10 ha que dans une de 50 ha, au cours de la succession. Au moment de la replantation, la transition entre les futaies voisines et le parterre de coupe était abrupte, générant une hétérogénéité spatiale plutôt qu'un effet de lisière, en l'absence d'écotone véritable (Frochot & Lobreau 1987; Muller 1999); cependant, Strelke & Dickson (1980) et Hansson (1983) ont clairement montré que cette zone de transition augmente l'abondance et la diversité dans la bordure forestière voisine (25 m) en cours de succession.

L'absence complète de relevés par cartographie pour les années 1 à 4 et 13 à 16 pénalise légèrement cette étude, spécialement en début de succession. Cependant, grâce à l'étude approfondie en 1972 d'une autre coupe rase en 2^e année de végétation, nous savons que seules deux espèces nicheuses

constituaient la communauté dans cet habitat très ouvert: le Pipit des arbres et la Fauvette grise. Dans la parcelle d'Orjulaz en 4^e année de végétation (1977), la richesse spécifique (12 espèces) a été déterminée sur la base de deux séries de 6 relevés par la méthode des points d'écoute (Blondel et al. 1970).

Dans un projet de monitoring, la probabilité de détection p (déteçtabilité) imparfaite affecte les estimations de la richesse spécifique et du nombre de territoires ou abondance (Kéry & Schmid 2004): dans le cadre du MONiR (Schmid et al. 2004), la déteçtabilité spécifique moyenne était de 0,89 (Kéry & Schmid 2006), la déteçtabilité moyenne des territoires d'espèces faciles valait 0,84 et celle des espèces difficiles 0,53 (Kéry et al. 2005). Se déroulant à des échelles spatiales très différentes, le MONiR et notre étude ne peuvent cependant pas entièrement se comparer. Le design de notre étude, axé à l'époque sur les tendances temporelles et n'ayant pas intégré la prise en compte de la probabilité de détection p , repose sur une grande exigence de standardisation: cette «attitude de standardisation» considère simplement les variations temporelles de p comme un «bruit» dans les résultats des relevés, et non comme un biais relatif à la trajectoire de la vraie population (Kéry & Schmidt 2008).

Un dernier point mérite d'être abordé, à savoir l'impact des dénombrements sur l'avifaune nicheuse en période de reproduction: Bötsch et al. (2017) ont mis en évidence expérimentalement, au moyen de dérangement vocaux répétés durant toute la période pré-reproductrice (début mars – 20 avril), des baisses d'abondance et de richesse spécifique de 15% dans la communauté avienne, en période de reproduction. Sans minimiser cet impact, précisons que notre protocole le limite fortement car nos dénombrements ont été effectués par l'auteur seul, absolument silencieux, et démarrés vers la fin de la période d'établissement des territoires (fin mars): de plus, les chemins de notre parcours étaient plus espacés que dans les parcelles perturbées ou non perturbées de l'étude citée. En revanche, les travaux forestiers des dix dernières années ont pu générer des dérangements beaucoup plus longs et prononcés: l'effet de ces nuisances, difficile à quantifier, ne nous est pas connu.

Conclusion

Horn (1974) avait déjà anticipé lorsqu'il affirmait que «la seule généralisation indiscutable qui puisse s'appliquer avec sûreté aux successions est la variété déconcertante des modalités qu'elles peuvent suivre»; depuis lors, spécialement dans les forêts soumises à exploitation, une immense variété a été constatée parmi les successions forestières (Helle & Mönkkönen 1990). Aujourd'hui, il est généralement admis qu'il n'y a pas de modèle évolutif universel applicable à toutes les successions; un consensus se dessine sur le fait que les relations communauté avienne – stade de la succession reposent sur les caractéristiques spécifiques des espèces d'oiseaux forestiers et de leur écologie, chacune répondant individuellement aux interactions d'un ensemble très complexe de facteurs opérant à différentes échelles spatiales et temporelles (Hogstad 1993; Holmes & Sherry 2001), et dont la compréhension fine exigera encore bien des recherches (Gregory et al. 2007).

Cette complexité est bien montrée par une recherche suédoise à grande échelle (35 millions d'hectares!), comparant durant plus de 15 ans l'inventaire forestier national et le monitoring national des oiseaux nicheurs (Ram et al. 2017): très schématiquement, la surface forestière, la qualité des forêts (bois mort, chandelles, arbres isolés, forêts multi-strates, etc.) et la température estivale (avril-août) ont augmenté; parallèlement, la richesse et l'abondance globales de 58 espèces d'oiseaux forestiers étaient positivement corrélées aux trois facteurs cités, sans que les auteurs ne réussissent à établir des liens de causalité clairs. Ainsi, la contribution spécifique précise de chacun d'eux reste donc à établir.

L'intérêt capital des études à long terme est de révéler les lents changements indépendants de la succession et les tendances longitudinales de sa communauté avienne (dans une succession, l'habitat change sur plus d'un demi-siècle), tout en montrant les fluctuations à court terme des populations spécifiques qui la composent

(Hogstad 1993; Holmes & Sherry 2001; Enemar et al. 2004; Hewson & Noble 2009). De surcroît, cette étude a permis de documenter l'impact d'un événement météorologique exceptionnel (l'ouragan Lothar) sur le déroulement de la succession (voir Zollinger 2015a), et plus spécifiquement d'évaluer avec le recul la pertinence de mesures de gestion forestière du parterre de coupe, innovantes pour l'époque (en 1974) mais devenues incontournables dans les nouvelles stratégies sylvicoles: pour rendre celles-ci plus robustes, Brang et al. (2016) estiment indispensable de s'appuyer sur cinq principes d'adaptation; en lien avec notre étude, les deux premiers (augmenter la diversité des essences – augmenter la diversité structurelle) devraient assurer un habitat de qualité et garantir la pérennité des communautés d'oiseaux nicheurs forestiers. Ainsi, dans le cadre d'une promotion durable de la biodiversité en forêt compatible avec une production ligneuse saine, les intérêts de la sylviculture et de la conservation doivent idéalement converger: dans les forêts productrices de plaine, la planification de la composition d'un peuplement bien adapté à sa station et la gestion d'interventions ciblées visant à diversifier sa structure dès le début de la succession revêtent une importance primordiale pour l'avifaune et d'innombrables autres organismes vivants. Avec une sylviculture plus proche de la nature, il s'agira de faciliter l'adaptation de la forêt aux changements climatiques (Allgaier Leuch et al. 2017), dont les perturbations extrêmes de plus en plus fréquentes, dans la seconde moitié du XXI^e siècle, sont grandement à redouter.

En conclusion de leur passionnant ouvrage, Pluess et al. (2016) ont délivré un message clair: «Les scientifiques devront continuer de fournir des bases et des connaissances précises sans perdre de vue le contexte général. Il faut en outre garantir le transfert des connaissances vers la pratique». Nous espérons avoir apporté une modeste pierre à l'édifice, même si notre recherche n'était pas ciblée sur les changements climatiques.

Remerciements

Une reconnaissance très chaleureuse s'adresse à nos collègues de la Station ornithologique suisse, Nicolas Strebel pour la réalisation des tests statistiques et l'adaptation des fig. 11, 13, 15, 31, 33, 36 et 37, Gabriele Hilke-Peter pour la réalisation de la fig. 1, Hans Schmid, N. Strebel et Thomas Sattler pour la mise à disposition de données météorologiques, des indices du SBI et de précieuses informations, Patricia Düring, Anne Tampe, Niklaus Zbinden, Marc Kéry et Christian Marti pour leur aide efficace dans la recherche bibliographique, Verena Keller, Adrian Aebischer et Mike Bowman pour leur contribution aux résumés. Une vive reconnaissance s'adresse à Sandrine Thalmann et Caroline Matter de l'institut fédéral WSL pour les recherches bibliographiques dans le domaine sylvicole. Nos plus sincères remerciements vont à Micheline Meylan, adjointe technique à l'Inspection cantonale vaudoise des forêts, et à Jean-Philippe Crisinel du triage forestier Mèbre-Talent pour leur disponibilité et les nombreuses informations, mesures et cartes fournies. Une pensée spéciale pour René Badan et Denis Horisberger, ingénieurs forestiers et co-initiateurs du projet, ainsi qu'une

grande gratitude envers Gaston Jeantet pour son précieux soutien technique initial. Nous sommes redevables à Patrick Patthey, collaborateur scientifique à la DGE, d'avoir été autorisé à reproduire 4 indicateurs vaudois, et à la commune d'Étagnières d'avoir pu emprunter la route forestière pendant les périodes de dénombrements. Nos plus vifs remerciements aux rédacteurs et comités de rédaction des revues Nos Oiseaux, Bulletin de la Société vaudoise des Sciences naturelles, Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen et La Forêt pour la pertinence et la qualité des remarques prodiguées lors de la préparation d'articles préliminaires ayant servi de colonne vertébrale à cette synthèse finale. Un chaleureux merci à Nicole Petitpierre, Dinah Saluz, Daniela Heldner, Pascal Rapin, Philippe Delacrétaz et Daniel Aubort pour leurs magnifiques photographies. Et finalement, notre plus vive gratitude à Sophie Rupp-Gertsch pour la mise en page finale impeccable. Je témoigne une reconnaissance émue à ma femme Maryla qui a enduré mes innombrables sorties de terrain, et m'a encouragé à aller jusqu'au bout de cette épopée.

Mots clés

chablis, succession secondaire forestière, étude à long terme, communauté d'oiseaux nicheurs, aménagements sylvicoles, méthode de cartographie des territoires, richesse spécifique, abondance, diversité, biomasse, guildes écologiques, Suisse occidentale.

Résumé

13 ha de vieille pessière ont été dévastés en 1972 par le passage d'une violente tempête: dans ce chablis, une succession secondaire forestière a été suivie durant 50 ans (1974-2023), du stade de la replantation jusqu'au stade de la jeune futaie; un peuplement mixte comportant 77% de conifères (4 espèces) et 23% de feuillus (2 espèces) a été mis en place. L'évolution du peuplement d'oiseaux a été décrite, dans une parcelle de 9,2 ha, lors de 31 saisons de reproduction au moyen de la méthode de cartographie des territoires. Cette étude à long terme documente l'évolution de la richesse, de l'abondance et de la diversité de la communauté avienne au long de la succession: au cours de celle-ci, 60 espèces d'oiseaux ont été observées durant la période de reproduction, dont 45 espèces jugées nicheuses. Les courbes d'évolution de la densité et de la richesse spécifique de la communauté sont clairement bimodales (deux maximas espacés dans le temps, en début et fin de succession); la richesse spécifique a varié de 12 à 26 espèces, la densité de

35,9 à 120,6 territoires/10 ha et la diversité H' de 3,11 (à 18 ans) à 4,14 (à 50 ans). Six espèces régulières ont une fréquence > 90% et 6 espèces sont dominantes (densité relative > 5%): les quatre espèces partagées (Rougegorge *Erithacus rubecula*, Merle noir *Turdus merula*, Fauvette à tête noire *Sylvia atricapilla*, Pouillot véloce *Phylloscopus collybita*) sont des généralistes. En cours de succession, on note le déclin marqué des migrateurs transsahariens et des nicheurs des buissons; à l'inverse, les migrateurs partiels, les espèces à niche alimentaire étendue et les nicheurs arboricoles augmentent. Pour renforcer la diversité d'oiseaux nicheurs tout au long de la succession, les aménagements sylvicoles suivants ont fait leurs preuves: maintenir les souches, ≥ 2 chandelles/ha et des îlots d'arbres âgés, replanter les essences par groupes et limiter drastiquement les soins culturels durant les cinq premières années; privilégier sur le Plateau les peuplements feuillus ou mixtes (≤ 30% de conifères) de structure d'âges diversifiée, et bien éclaircis.

Schlüsselwörter

Windwurffläche, sekundäre Waldsukzession, Brutvogelgemeinschaft, Langfriststudie, Revierkartierung, Artenreichtum, Revierdichte, Diversität, Biomasse, ökologische Gilden, forstliche Massnahmen, Westschweiz.

Zusammenfassung

Fünfzig Jahre Überwachung der Brutvogelgemeinschaft auf einer Windwurffläche

Nach einem heftigen Windsturm in 1972, wurde über einen Zeitraum von 50 Jahren die Entwicklung der Brutvogelgemeinschaft auf einer Windwurffläche im Waadtländer Mittelland verfolgt. Die Untersuchungsfläche bestand aus einer Mischung von 77% Nadelholz (4 Arten) und 23% Laubholz (2 Arten) und entwickelte sich im Untersuchungszeitraum von der frischen Pflanzung bis zum jungen Hochwald. Die Brutvögel wurden auf einer Fläche von 9,2 ha während 31 Jahren mithilfe der Revierkartierung erfasst. Insgesamt wurden 45 Brutvogelarten beobachtet. Die Langfriststudie dokumentiert die Entwicklung des Artenreichtums (von 12 auf 26 Arten), der Revierdichte (von 35,9 auf 120,6 Reviere/10 ha) und der Diversität H' (von 3,11 auf 4,14). Die zwei ersten Parameter zeigen eine bimodale Entwicklung: erstes Maximum mit Anlage von Arten der

halb-offenen Habitats, zweites Maximum mit Ankunft von ausschliesslich Waldarten. Die Brutvogelgemeinschaft wird von einer Gruppe von 4 Generalisten dominiert, die häufig und in hoher Dichte vorkamen: Rotkehlchen *Erithacus rubecula*, Amsel *Turdus merula*, Mönchsgrasmücke *Sylvia atricapilla* und Zilpzalp *Phylloscopus collybita*. Im Untersuchungszeitraum nahmen Langstreckenzieher und Gebüschbrüter stark ab; im Gegenteil, Kurzstreckenzieher, Baumbrüter und Arten mit einem breiten Nahrungsspektrum nahmen zu. Die Diversität der Vogelgemeinschaft wurde von folgenden forstlichen Massnahmen positiv beeinflusst: Baumstümpfe, einzelne Dürrestände, Altholzinseln, Pflanzung von Baumarten in Gruppen, eine geringe Jungwaldpflege in den ersten fünf Jahren. Im Mittelland sollten Laubhölzer oder Mischwald ($\leq 30\%$ Nadelholz) mit einer gemischten Altersstruktur und offenen Flächen bevorzugt werden.

Keywords

windfall, forest secondary succession, breeding birds community, long-term study, mapping method, species richness, abundance, diversity, biomass, ecological guilds, forestry measures, western Switzerland.

Abstract

Study of a secondary forest succession in a windfall area: community structure of breeding birds and longterm evolution of populations and ecological guilds.

The evolution of the breeding bird community in a secondary forest succession of the Swiss lowlands is described based on censuses carried out with the mapping method in 31 of the first 50 years. The plot of land (9,2 ha) was laid waste in 1972 by a violent storm and following this was replanted with 77% conifers and 23% deciduous trees. During the succession 60 species of birds were contacted during the breeding season of which 45 were believed to be nesting. The curves showing over time the density and the specific richness of the community were clearly bimodal (two maxima, one at the beginning of the succession and one at the end); specific richness varied from 12 to 26 species, density from 35,9 to

120,6 territories/10 ha and diversity H' from 3,11 to 4,14. Six regular species had a frequency $> 90\%$ and six species were dominant (relative density $> 5\%$). The four species that were shared (Robin *Erithacus rubecula*, Blackbird *Turdus merula*, Blackcap *Sylvia atricapilla*, Chiffchaff *Phylloscopus collybita*) are all generalists. During the succession there was a marked reduction in Trans-Saharan migrants and bush nesting species; in opposition to this partially migratory species, species with non-specialised feeding requirements and tree nesting species increased. Bird diversity during the succession was positively influenced by the following forestry practices: leaving stumps, a small number of snags and patches of old stands, planting tree species in groups and limiting forestry management in the first five years. On the Swiss Plateau, open-spaced deciduous or mixed forests ($\leq 30\%$ conifers) with a diverse age structure should be favoured.

Bibliographie

- Allgaier Leuch, B., K. Streit & P. Brang (2017): Sylviculture proche de la nature sous le signe des changements climatiques. *Not. prat.* 59:1: 8 p.
- Askins, R. A. & D. N. Ewert (1991): Impact of hurricane Hugo on bird populations on St. John US Virgin Islands. *Biotropica* 23: 481-487.
- Bamford, R. (1985): Factors affecting the songbird communities of young conifer plantations. *Nature in Wales* 4: 82-87.
- Berthold, P. (1976): Methoden der Bestandserfassung in der Ornithologie: Übersicht und kritische Betrachtung. *J. Orn.* 117: 1-69.
- Best, L. B. (1975): Interpretational errors in the « mapping method » as a census technique. *Auk* 92: 452-460.
- Bibby, C. J., B. N. Phillips & A. J. Seddon (1985): Birds of restocked conifer plantations in Wales. *J. of Appl. Ecol.* 22: 619-633.
- Bibby, C. J., N. D. Burgess, D. A. Hill & S. H. Mustoe (2000): *Bird Census Techniques*. Academic Press, London.
- Bilcke, G. (1984): Residence and non-residence in passerines: dependence on the vegetation structure. *Ardea* 72: 223-227.
- Blackburn, E. & W. Cresswell (2016): High within-winter and annual survival rates in a declining Afro-Palaeartic migratory bird suggest that wintering conditions do not limit populations. *Ibis* 158: 92-105.
- Blondel, J., C. Ferry & B. Frochet (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. & H. Farré (1988): The convergent trajectories of bird communities along ecological successions in European forests. *Oecologia* 75: 83-93.
- Böhning-Gaese, K. & R. Oberrath (2003): Macroecology of habitat choice in long-distance migratory birds. *Oecologia* 137: 296-303.
- Bötsch, Y., Z. Tablado & L. Jenni (2017): Experimental evidence of human recreational disturbance effects on bird-territory establishment. *Proc. R. Soc. B* 284: 20170846.
- Bowler, D., R. L. Richter, D. Eskildsen, J. Kamp, C. M. Moshøj, J. Reif, N. Strebel, S. Trautmann & P. Voříšek (2021): Geographic variation in the population trends of common breeding birds across central Europe. *Basic and Applied Ecology* 56: 72-84.
- Brang, P., C. Küchli, R. Schwitter, H. Bugmann & P. Ammann, 2016. in: Pluess, A. R., S. Augustin & P. Brang (Réd.). *Forêts et changements climatiques. Éléments pour des stratégies d'adaptation*. Office fédéral de l'environnement OFEV, Berne; Institut fédéral de recherches WSL, Birmensdorf; Haupt, Berne, Stuttgart, Vienne. 345-369.
- Braun, S., B. Rihm & W. Flückiger (2012): Stickstoffeinträge in den Schweizer Wald: Ausmass und Auswirkungen. *Schweiz. Z. Forstwes.* 163: 355-362.
- Broggi, M. F. (2000): Was geschieht auf Windwurfflächen im Wald? – Erkenntnisse aus 10 Jahren Forschung. *Natur und Mensch* 41: 14-17.
- Burgess, M. D., P. E. Bellamy, S. Gillings, D. G. Noble, P. V. Grice & G. J. Conway (2015): The impact of changing habitat availability on population trends of woodland birds associated with early successional plantation woodland. *Bird Study* 62: 39-55.
- Burton, N. H. K. (2007): Influences of restock age and habitat patchiness on Tree Pipits *Anthus trivialis* breeding in Breckland pine plantations. *Ibis* 149 (Suppl. 2): 193-204.
- Carrascal, L. M. & J. L. Telleria (1991): Bird size and density: a regional approach. *Amer. Nat.* 138: 777-784.
- Chessex, C. & J. P. Ribaut (1966): Evolution d'une avifaune suburbaine et test d'une méthode de recensement. *Nos Oiseaux* 28: 193-211.
- Chevalier, M., A. Lindström, T. Pärt & J. Knappe (2019): Changes in forest bird abundance, community structure and composition following a hurricane in Sweden. *Ecography* 42: 1862-1873.
- Christen, W. (1983): Brutvogelbestände in Wäldern unterschiedlichen Baumarten- und Altersklassenzusammensetzung. *Ornithol. Beob.* 80: 281-291.
- Christen, W. (2003): Veränderung des Brutvogelbestandes einer Jungwaldfläche zwischen 1982 und 2003. *Ornithol. Beob.* 100: 335-342.
- Christen, W. (2018): Veränderung des Brutvogelbestandes auf einer ehemaligen Jungwaldfläche im Zeitraum von 35 Jahren. *Ornithol. Beob.* 115: 35-48.
- Clot, F. (2009): La fiche descriptive d'association: l'exemple de la Hêtraie à aspérule. *Schweiz Z Forstwes* 160, S1: 18-23.
- Crawford, H.S., R. G. Hooper & R. W. Titterton (1981): Songbird responses to silvicultural practices in central Appalachian hardwoods. *Journal of Wildlife Management* 45: 680-692.
- Deceuninck, B. & M. Baguette (1991): Avifaune nicheuse de la séquence de l'Épicéa (*Picea abies*) dans la région du Plateau des Tailles (Province du Luxembourg). *Aves* 28: 189-207.
- Dickson, J. G., R. N. Conner & J. H. Williamson (1983): Snag retention increases bird use of a clear-cut. *J Wildlife Manage* 47: 799-804.
- Domokos, E. & V. Cristea (2014): Effects of managed forests structure on woodpeckers (Picidae) in the Niraj valley (Romania): Woodpecker populations in managed forests. *North-Western Journal of Zoology* 10: 110-117.
- Eiberle, K. & J. von Hirschheydt (1983): Über den Einfluss der Baumartenmischung auf den Brutvogelbestand. *Waldhygiene* 15: 33-48.
- Enemar, A. (1959): On the determination of the size and composition of a passerine bird population during the breeding season. A methodological study. *Var Fagelvärld, Suppl.* 2: 1-119.
- Enemar, A., S.-G. Højman, P. Klaesson & L. Nilsson (1976): The relationship between bird census results and the breeding population of birds in subalpine birch forests. *Ornis fennica* 53: 1-8.
- Enemar, A., B. Sjöstrand & S. Svensson (1978): The effect of observer variability on bird census results obtained by a territory mapping technique. *Ornis scand.* 9: 31-39.
- Enemar, A., L. Nilsson & B. Sjöstrand (1984): The composition and dynamics of the passerine bird community in a subalpine birch forest, Swedish Lapland. A 20-year study. *Ann. Zool. Fennici* 21: 321-338.
- Enemar, A., B. Cavallin, E. Nyholm, I. Rudebeck & A. M. Thorner (1994): Dynamics of a passerine bird community in a small deciduous wood, S Sweden, during 40 years. *Ornis Svec.* 4: 65-104.
- Enemar, A., B. Sjöstrand, G. Andersson & T. Von Proschwitz (2004): The 37-year dynamics of a subalpine passerine bird community, with special emphasis on the influence of environmental temperature and *Epirrita autumnata* cycles. *Ornis Svec.* 14: 63-106.

- Ferry, C. & B. Frochot (1970): L'avifaune nidificatrice d'une forêt de Chênes pédonculés en Bourgogne: étude de deux successions écologiques. *La Terre et la Vie* 24: 153-250.
- Fraixedas, S., A. Lindén & A. Lehtikoinen (2015): Population trends of common breeding forest birds in southern Finland are consistent with trends in forest management and climate change. *Ornis Fenn.* 92: 187-203.
- Frochot, B. (1971): *Écologie des oiseaux forestiers de Bourgogne et du Jura*. Thèse de doctorat, Université de Dijon. 144 p.
- Frochot, B. & J. P. Lobreau (1987): Étude quantitative de l'effet de lisière sur les populations d'oiseaux: définitions et principes méthodologiques. *Rev. Ecol (Terre Vie), Suppl.* 4: 7-15.
- Fuller, R. J. (1990): Responses of birds to lowland woodland management in Britain: opportunities for integrating conservation with forestry. *Sitta* 4: 39-50.
- Fuller, R. J. & J. H. Marchant (1985): Species-specific problems of cluster analysis in British mapping censuses. In: Taylor, K., R. J. Fuller & P. C. Lack (Eds). *Bird Census and Atlas Studies*. BTO, Tring, pp. 83-86.
- Fuller, R. J., D. G. Noble, K. W. Smith & D. Vanhinsbergh (2005): Recent declines in populations of woodland birds in Britain: a review of possible causes. *Brit. Birds* 98: 116-143.
- Giller, F. (1965): Vogelbestandsschwankungen in Fichtenkulturen des Hochsauerlandes. *Natur und Heimat* 25: 22-26.
- Głowaciński, Z. (1975): Succession of bird communities in the Niepołomice Forest (Southern Poland). *Ekologia Polska* 23: 231-263.
- Głowaciński, Z. (1981): Secondary succession of birds in a maturing forest ecosystem. *Polska Akad. Nauk Ser. A, Nr* 26: 7-64.
- Glutz von Blotzheim, U. N. & K. M. Bauer (1980-1997): *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Bd. 9-14. Akademische Verlagsgesellschaft und Aula-Verlag, Wiesbaden.
- Glutz von Blotzheim, U. N. (2001): Zur Entwicklung der Avifauna auf ehemaligen Sturmwurfllächen im Tannen-Buchenwaldareal am Schwyzer Nordalpenrand (1990-2000). *Ornithol. Beob.* 98: 81-112.
- Gregory, R. D., P. Voříšek, A. van Strien, A. W. Gmelig Meyling, F. Jiguet, L. Fornasari, J. Reif, P. Chylarecki & I. J. Burfield (2007): Population trends of widespread woodland birds in Europe. *Ibis* 149 (Suppl. 2): 78-97.
- Haapanen, A. (1965): Bird fauna of the Finnish forests in relation to forest succession I. *Ann. Zool. Fenn.* 2: 153-196.
- Haapanen, A. (1966): Bird fauna of the Finnish forests in relation to forest succession II. *Ann. Zool. Fenn.* 3: 176-200.
- Hall, G. A. (1984): A long-term bird population study in an Appalachian spruce forest. *Wilson Bull.* 96: 228-240.
- Hansson, L. (1983): Bird numbers across edges between mature conifer forest and clear-cuts in central Sweden. *Ornis Scandinavica* 14: 97-103.
- Helle, P. (1984): Effects of habitat area on breeding bird communities in Northeastern Finland. *Ann. Zool. Fennici* 21: 421-425.
- Helle, P. (1985): Effects of forest regeneration on the structure of bird communities in Northern Finland. *Holarct. Ecol.* 8: 120-132.
- Helle, P. (1989): *Forest bird communities: Habitat utilization in mature and successional phases*. In: Ouellet H. (ed.): *Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologici*, pp. 1308-1317.
- Helle, P. & R. J. Fuller (1988): Migrant passerine birds in European forest succession in relation to vegetation height and geographical position. *J. Anim. Ecol.* 57: 565-579.
- Helle, P., M. Mönkkönen (1986): Annual fluctuations of land bird communities in different successional stages of boreal forest. *Ann. Zool. Fenn.* 23: 269-280.
- Helle, P. & M. Mönkkönen (1990): Forest successions and bird communities: theoretical aspects and practical implications. In: Keast, A. (ed.), *Biogeography and ecology of forest bird communities*. SPB Academic Publ., The Hague, pp. 299-318.
- Herrera, C. M. (1978a): On the breeding distribution patterns of European migrant birds: MacArthur's theme reexamined. *Auk* 95: 496-509.
- Herrera, C. M. (1978b): Ecological correlates of residence and non-residence in a Mediterranean passerine bird community. *J. Anim. Ecol.* 47: 871-890.
- Hewson, C. M. & D. G. Noble (2009): Population trends of breeding birds in British woodlands over a 32-year period: relationships with food, habitat use and migratory behaviour. *Ibis* 151: 464-486.
- Hogstad, O. (1993): Structure and dynamics of a passerine bird community in a spruce-dominated boreal forest. A 12-year study. *Ann. Zool. Fennici* 30: 43-54.
- Hohlfeld, F. (2006): Ornithologische Untersuchungen in einem Bann- und Wirtschaftswald vor und nach Sturm. *Vogelwelt* 127: 51-64.
- Holmes, R. T., T. W. Sherry & F. W. Sturges (1986): Bird community dynamics in a temperate deciduous forest: Long-term trends at Hubbard Brook. *Ecol. Monographs* 5: 201-220.
- Holmes, R. T. & T. W. Sherry (2001): Thirty-year bird population trends in an unfragmented temperate deciduous forest: importance of habitat change. *Auk* 118: 589-609.
- Hope Jones, P. (1972): Succession in breeding bird populations of sample Welsh oakwoods. *British Birds* 65: 291-299.
- Horisberger, D., F. Clot (2009): Répartition altitudinale de la végétation forestière du canton de Vaud: affinage des connaissances. *Schweiz Z. Forstwes* 160, S1: 24-34.
- Horn, H. S. (1974): The ecology of secondary succession. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5: 23-37.
- International Bird Census Committee (1969): Recommendations for an international standard for a mapping method in bird census work. *Bird Study* 16: 248-255.
- Jakoby, O., G. Stadelmann, H. Lischke & B. Wermelinger, 2016. In: Pluess, A. R., S. Augustin & P. Brang (Réd.). *Forêts et changements climatiques. Éléments pour des stratégies d'adaptation*. Office fédéral de l'environnement OFEV, Berne; Institut fédéral de recherches WSL, Birmensdorf; Haupt, Berne, Stuttgart, Vienne. 251-270.
- James, F. C. & N. O. Wamer (1982): Relationships between temperate forest bird communities and vegetation structure. *Ecology* 63: 159-171.
- Juanes, F. (1986): Population density and body size in birds. *Amer. Nat.* 128: 921-929.
- Kéry, M. & H. Schmid (2004): Monitoring programs need to take into account imperfect species detectability. *Basic Appl. Ecol.* 5: 65-73.
- Kéry, M., J. A. Royle & H. Schmid (2005): Modeling avian abundance from replicated counts using binomial mixture models. *Ecological Applications* 15 (4): 1450-1461.
- Kéry, M. & H. Schmid (2006): Estimating species richness: calibrating a large avian monitoring programme. *J. Appl. Ecol.* 43: 101-110.

- Kéry, M. & B. R. Schmidt (2008): Imperfect detection and its consequences for monitoring for conservation. *Community Ecology* 9 (2): 207-216.
- Knaus, P., S. Antoniazza, S. Wechsler, J. Guélat, M. Kéry, N. Strebel & T. Sattler (2018): *Atlas des oiseaux nicheurs de Suisse 2013-2016. Distribution et évolution des effectifs des oiseaux en Suisse et au Lichtenstein*. Station ornithologique suisse, Sempach. 648 pp.
- Knaus, P., S. Antoniazza, V. Keller, T. Sattler, H. Schmid & N. Strebel (2021): *Liste rouge des oiseaux nicheurs. Espèces menacées en Suisse*. Office fédéral de l'environnement (OFEV); Station ornithologique suisse. L'environnement pratique no 2124: 54p.
- Kosiński, Z. & M. Kempa (2007): Density, distribution and nest-sites of woodpeckers *Picidae*, in a managed forest of western Poland. *Polish Journal of Ecology* 55(3): 519-533.
- Lachat, T. & M. Moritz (2014): Importance et conservation du bois mort en forêt. *La Forêt* 9: 22-24.
- Lebreton, Ph. & B. Pont (1987): Avifaune et altérations forestières. I – L'avifaune des boisements résineux du Haut-Beaujolais; considérations générales. *Acta oecologica, Oecol. Gener.* 8: 227-235.
- Lynch, J. F. (1991): Effects of hurricane Gilbert on birds in a dry tropical forest in the Yucatan Peninsula. *Biotropica* 23: 488-496.
- Maumary, L., L. Vallotton & P. Knaus (2007): *Les oiseaux de Suisse*. Station ornithologique suisse, Sempach, et Nos Oiseaux, Montmollin.
- May, P. G. (1982): Secondary succession and breeding bird community structure: patterns of resource utilization. *Oecologia* 55: 208-216.
- Mayfield, H. F. (1981): Problems in estimating population size through counts of singing males. *Studies in Avian Biology* 6: 220-224.
- Mikusiński, G., J.-M. Roberge & R. J. Fuller (Eds.) (2018): *Ecology and Conservation of Forest Birds*. Cambridge University Press. Cambridge. 552 p.
- Mollet, P., S. Birrer, B. Naef-Daenzer, L. Naef-Daenzer, R. Spaar & N. Zbinden (2006): *Etat de l'avifaune dans les forêts suisses*. Avifauna Report Sempach 5. 64 p.
- Mollet, P., N. Zbinden & H. Schmid (2009): Steigende Bestandszahlen bei Spechten und anderen Vogelarten dank Zunahme von Totholz? *Schweiz. Z. Forstwes.* 160: 334-340.
- Mollet, P., R. Hardegger, R. Altwegg, P. Korner & S. Birrer (2017): Die Brutvogelfauna eines Nadelwaldes der nördlichen Voralpen nach dem Sturm Lothar. *Schweiz. Z. Forstwes.* 168: 59-66.
- Morozov, N. S. (1995): Inter-analyst variation in the combined version of the mapping method: the role of experience. *Acta Ornithol.* 29: 89-99.
- Mosimann, P., B. Naef-Daenzer & M. Blattner (1987): Die Zusammensetzung der Avifauna in typischen Waldgesellschaften der Schweiz. *Ornithol Beob* 84: 275-299.
- Moss, D., P. N. Taylor & N. Easterbee (1979): The effects on song-bird populations of upland afforestation with spruce. *Forestry* 52: 129-150.
- Muller, Y. (1985): *L'avifaune forestière nicheuse des Vosges du Nord. Sa place dans le contexte médio-européen*. Thèse, Université de Dijon.
- Muller, Y. (1999): Recherches sur l'écologie des oiseaux forestiers des Vosges du Nord. VII: étude de l'effet de lisière. *Ciconia* 23: 51-75.
- Muller, Y. (2002): L'ouragan Lothar et l'avifaune forestière nicheuse. I. Effets immédiats dans deux zones fortement perturbées. *Ciconia* 26: 73-84.
- Muller, Y. (2005): L'ouragan Lothar et l'avifaune forestière nicheuse. III. Etude de l'impact d'une reconstitution raisonnée d'une parcelle forestière après la tempête. *Aves* 42: 7-21.
- Muller, Y. (2008): L'ouragan Lothar et l'avifaune forestière nicheuse. IV. La reconstitution des peuplements d'oiseaux dans les zones de chablis des Vosges du Nord. *Ciconia* 32: 89-104.
- Newton, I. (1998): *Population limitation in birds*. Academic Press, London.
- Niedermann-Meier, S., M. Mordini, R. Bütler & P. Rotach (2010): Habitatbäume im Wirtschaftswald: ökologisches Potenzial und finanzielle Folgen für den Betrieb. *Schweiz. Z. Forstwes.* 161: 391-400.
- Nilsson, S.G. (1979): Density and species richness of some forest bird communities in South Sweden. *Oikos* 33: 392-401.
- O'Connor, R. J. (1981): The influence of observer and analyst efficiency in mapping method censuses. *Stud. Avian Biol.* 6: 372-376.
- Oelke, H. (1981): Limitations of the mapping method. *Studies in Avian Biology* 6: 114-118.
- Pikula, J. (1967): Die Artenzusammensetzung der Vogelpopulationen in den Entwicklungsphasen sekundärer und natürlicher Fichtenwald-Gesellschaften. *Zool. Listy* 16: 279-292.
- Pluess, A. R., S. Augustin & P. Brang (Réd.) (2016). *Forêts et changements climatiques. Éléments pour des stratégies d'adaptation*. Office fédéral de l'environnement OFEV, Berne; Institut fédéral de recherches WSL, Birmensdorf; Haupt, Berne, Stuttgart, Vienne. 455p.
- Potti, J. (1985a): Sobre la distribución de los migrantes transaharianos en la península Iberica. *Ardeola* 32: 57-68.
- Potti, J. (1985b): La sucesión de las comunidades de aves en los pinares repoblados de *Pinus sylvestris* del Macizo de Ayllón (Sistema Central). *Ardeola* 32: 253-277.
- Ram, D., A.-L. Axelsson, M. Green, H. G. Smith & A. Lindström (2017): What drives current population trends in forest birds – forest quantity, quality or climate? A large-scale analysis from northern Europe. *Forest Ecology and Management* 385: 177-188.
- R Core Team (2023): *R: A language and environment for statistical computing. Version 4.3.0*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Remund, J., G. von Arx, L. Gallien, M. Rebetez, B. Huber & N. E. Zimmermann, 2016. In: Pluess, A. R., S. Augustin & P. Brang (Réd.). *Forêts et changements climatiques. Éléments pour des stratégies d'adaptation*. Office fédéral de l'environnement OFEV, Berne; Institut fédéral de recherches WSL, Birmensdorf; Haupt, Berne, Stuttgart, Vienne. 23-40.
- Schieck, J. (1997): Biased detection of bird vocalizations affects comparisons of bird abundance among forested habitats. *Condor* 99: 179-190.
- Schmid, H., N. Zbinden & V. Keller (2004): *Surveillance de l'évolution des effectifs des oiseaux nicheurs répandus en Suisse*. Station ornithologique suisse, Sempach. 24 p.
- Seitler, E., L. Thöni & M. Meier (2015): Atmosphärische Stickstoff-Deposition in der Schweiz 2000 bis 2014. Forschungstelle für Umweltbeobachtung, Rapperswil. 94 p.
- Stostad, H. N. & R. Menendez (2014): Woodland structure, rather than tree identity, determines the breeding habitat of Willow Warblers *Phylloscopus trochilus* in the northwest of England. *Bird Study* 61: 246-254.
- Strebel, N., J. Duplain & P. Knaus (2019): Développement d'indicateurs vaudois d'évolution des oiseaux nicheurs. Station ornithologique suisse, Sempach.

- Strebel, N. & J. Duplain (2022): Indicateurs vaudois d'évolution des oiseaux nicheurs – Actualisation 2021. Station ornithologique suisse, Sempach.
- Strelke, W. K. & J.G. Dickson (1980): Effect of forest clear-cut edge on breeding birds in east Texas. *Journal of Wildlife Management* 44: 559-567.
- Svensson, S. (1974): Interpersonal variation in species map evaluation in bird census work with the mapping method. *Acta Orn.* 14: 179-195.
- Timonen, S., M. Mönkkönen & M. Orell (1994): Does competition with residents affect the distribution of migrant birds? *Ornis Fennica* 71: 55-60.
- Tomiałoć, L. (1980): *The combined version of the mapping method.* In: Oelke, H. (ed.): Bird census work and nature conservation. Göttingen, pp. 92-106.
- Tomiałoć, L. (2000): An East-West gradient in the breeding distribution and species richness of the European woodland avifauna. *Acta Ornithol.* 35: 3-17.
- Tomiałoć, L. & T. Wesolowski (1990): Bird communities of the primaeval temperate forest of Białowieża, Poland. In: Keast A. (Ed.). *Biogeography and ecology of forest bird communities.* SPB Academic Publishing, The Hague: 141-165.
- Tramer, E. J. (1969): Bird species diversity: components of Shannon's formula. *Ecology* 50: 927-929.
- Turcek, F. J. (1957): The bird succession in the conifer plantations on mat-grass land in Slovakia. *Ibis* 99: 587-593.
- Usbeck, T. (2015): Wintersturmschäden im Schweizer Wald von 1865 bis 2014. *Schweiz. Z. Forstwes.* 166: 184-190.
- Vandekerkhove, K., L. De Keersmaeker, N. Menke, P. Meyer & P. Verschelde (2009): When nature takes over from man: Dead wood accumulation in previously managed oak and beech woodlands in North-western and Central Europe. *Forest Ecology and Management* 258: 425-435.
- Vatka, E., K. Kangas, M. Orell, S. Lampila, A. Nikula & V. Nivala (2014): Nest site selection of a primary hole-nesting passerine reveals means to developing sustainable forestry. *Journal of Avian Biology* 45: 187-196.
- Vickery, J. A., S. R. Ewing & K. W. Smith (2014): The decline of Afro-Palaearctic migrants and an assessment of potential causes. *Ibis* 156: 1-22.
- Virkkala, R. (1987): Effects of forest management on birds breeding in northern Finland. *Ann. Zool. Fenn.* 24: 281-294.
- Virkkala, R. (2016): Long-term decline of southern boreal forest birds: consequence of habitat alteration or climate change? *Biodivers Conserv* 25: 151-167.
- Virkkala, R., M. Heinonen & P. Routasuo (1991): The response of northern taiga birds to storm disturbance in the Koilliskaira National Park, Finnish Lapland. *Ornis Fennica* 68: 123-126.
- Waldner, P., S. Braun, D. Kurz & A. Thimonier (2016). In: Pluess, A. R., S. Augustin & P. Brang (Réd.). *Forêts et changements climatiques. Éléments pour des stratégies d'adaptation.* Office fédéral de l'environnement OFEV, Berne; Institut fédéral de recherches WSL, Birmensdorf; Haupt, Berne, Stuttgart, Vienne. 63-76.
- WallisDeVries, M. & R. Bobbink (2017): Nitrogen deposition impacts on biodiversity in terrestrial ecosystems: Mechanisms and perspectives for restoration. *Biological Conservation* 212: 387-389.
- Wermelinger, B., P. Duelli, M. Obrist, O. Odermatt & M. Seifert (1995): Die Entwicklung der Fauna auf Windwurfflächen mit und ohne Holzräumung. *Schweiz. Z. Forstwes.* 146: 913-928.
- Wesolowski, T. & L. Tomiałoć (1997): Breeding bird dynamics in a primaeval temperate forest: long-term trends in Białowieża National Park (Poland). *Ecography* 20: 432-453.
- Wesolowski, T., C. Mitrus, D. Czeszczewik & P. Rowinski (2010): Breeding bird dynamics in a primaeval temperate forest over thirty-five years: variation and stability in the changing world. *Acta Ornithol.* 45: 209-232.
- Wiens, J. A. (1981): Scale problems in avian censusing. *Stud. Avian Biol.* 6: 513-521.
- Wiens, J. A. (1984): The place of long-term studies in ornithology. *Auk* 101: 202-203.
- Zbinden, N., R. Maggini, V. Keller & H. Schmid (2012): *Swiss Bird Index SBI Climate Change.* Schweizerische Vogelwarte, Sempach.
- Zollinger, J.-L. (1994): Coupe rase en forêt et avifaune. *Nos Oiseaux* 42: 441-460.
- Zollinger, J.-L. (1996): L'avifaune nicheuse des jeunes stades d'une succession secondaire forestière du Plateau suisse. *Nos Oiseaux* 43: 421-444.
- Zollinger, J.-L. (2012): Oiseaux nicheurs de jachères florales. *Nos Oiseaux* 59: 123-142.
- Zollinger, J.-L. (2015a): Quarante ans de suivi de l'avifaune forestière nicheuse d'un chablis. *Schweiz. Z. Forstwes.* 166: 253-262.
- Zollinger, J.-L. (2015b): Etude d'une succession secondaire forestière: méthodologie et structure de la communauté des oiseaux nicheurs. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 94.3: 221-242.
- Zollinger, J.-L. (2016): Evolution à long terme de l'avifaune nicheuse d'une succession secondaire forestière: populations et guildes écologiques. *Nos Oiseaux* 63: 29-48.
- Zollinger, J.-L. (2017): Repères pratiques pour une gestion des chablis profitable aux oiseaux. *La Forêt* 2/17: 18-20.

Annexes

Annexe 1: Évolution de l'abondance absolue (territoires/9,2 ha) et de la richesse spécifique (nombre annuel d'espèces nicheuses) de la communauté au cours des 31 années de dénombrements. La case colorée indique l'âge de la première apparition de l'espèce comme nicheuse lors des relevés.

Annexe 2: Évolution de la densité spécifique (territoires/10 ha) au cours de la succession. À droite figurent la densité spécifique moyenne (T/10 ha) et son écart-type, ainsi que le coefficient de variation spécifique (CV = 100 • écart-type/moyenne) exprimé en %. La case colorée indique l'âge de la première apparition de l'espèce comme nicheuse lors des relevés.

Annexe 3: Évolution de l'abondance relative spécifique (en %) dans la communauté, au cours des 31 années de dénombrements : les espèces dominantes (≥ 5% d'abondance relative) sont figurées en gras. À droite figure l'abondance relative spécifique moyenne ou dominance moyenne (en %). Au bas du tableau, figurent les proportions relatives des espèces dominantes, des non-dominantes, des migrateurs transsahariens (mt), et la diversité H', ou fonction de Shannon, calculée selon la formule : $H' = -\sum_{i=1}^n p_i \log_2 p_i$ où p_i est l'abondance relative de l'espèce i dans une communauté de n espèces.

Annexe 4: Évolution de la biomasse spécifique et de la biomasse de la communauté (en g), au cours des 31 années de dénombrements. À droite figure la biomasse spécifique totale.

Année d'étude	1978	1981	1982	1984	1985	1990	1991	1992	1993	1994	1997	1999	2001	2003	2005	2007	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021	2022	2023	abondance moyenne
Âge succession	5	8	9	11	12	17	18	19	20	21	24	26	28	30	32	34	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	
Pigeon ramier								1		1	1	4		3	4	2	3	3,5	3,5	3,5	4	5	4,5	4,5	6,5	4	6,5	7	8	8,5	9	3,13
Tourterelle des bois			1	1	1	1			0,5	1	1	1,5	1,5	1,5	2	1										0,5						0,48
Coucou gris			0,5																													0,08
Pic cendré																																0,01
Pic vert											1														0,5							0,06
Pic noir									0,5	1	1							1,5	1	1,5	1	0,5	1,5	1,5	1	1	1,5	1	2	1	1,5	0,72
Pic épeiche		2	1	2																												0,32
Pipit des arbres	5								4,5	4,5	3,5	3,5	5	5	6,5	4,5	2	3	3,5	3,5	2	2,5	3,5	4	2	2,5	5,5	5	7,5	6,5	6,5	3,47
Troglodyte	2		1,5	1		1,5	3,5	1,5	4,5	4,5																						2,02
Acenteur mouchet	4,5	5	4,5	6	2	3	3	2	2	4	4	2,5	2,5	1,5	2	1	2	1	2	1	1,5	1,5			0,5	1		2	2	1	2	6
Rougegorge	2	1	2	3,5		3	5,5	8	7	8	11	9	6	3,5	5	6,5	4	3	5,5	5,5	7	5	7	7,5	8	7	10,5	8	7	11,5	8,5	6
Merle noir	5	9	8	6	3	7	3,5	3,5	3	5	11	9,5	7,5	10	7	7	5	9,5	8	10,5	5,5	7,5	8,5	12,5	12	10,5	12,5	11,5	13,5	15	10,5	8,31
Grive musicienne		1	2	3	2	4	3	1	1	2	6,5	6	5,5	5	3	5	3	3	3,5	3,5	3,5	4	3,5	4	4,5	4,5	6,5	4	3,5	4,5	4,5	3,55
Grive draine													1	0,5	1	1	1,5	2	1			0,5	0,5	1	1	1	0,5	1	1,5	1,5	1,5	0,63
Hypolaïs icterine	1																															0,03
Fauvette à tête noire	3	7	5	8	6	6	4	5,5	4	4	4,5	4,5	3	6,5	7,5	9	10	11	8	9,5	8	8,5	10,5	9	9,5	11	11,5	6,5	9,5	9	6	7,26
Fauvette des jardins	8	10	15,5	6	6	2,5	1		2	1			1	1	1	1	1	3	0,5	1	1,5	1,5	1									2,03
Fauvette grisette	1																															0,03
Pouillot véloce	5	4,5	6,5	5,5	5	8	4	3,5	4	3	4	3	5	4	1,5	3,5	4	4	4	3,5	2,5	5	3	4	2,5	4	2,5	2,5	2,5	3	3,85	
Pouillot flûte	4	4	5	4	3	2																										0,71
Roitelet huppé						2		1	1	2	6	5	3,5	4,5	2	3,5	4	4,5	5,5	4	1,5	5,5	7,5	8	9,5	9	12	11	6,5	9,5	8	4,4
Roitelet triple-bandeau				1	1	2,5	2	5	1	2	3	3	3	3	5,5	2,5	2	2,5	4,5	6,5	4,5	4	3,5	3,5	4	5	6	4,5	3,5	4	5	3,11
Bohemouche gris															2	1								1		1						0,19
Mésange à longue queue																			1							1						0,09
Mésange nonnette						1					1	1						1	2	3	1,5	2	1	1	1	1	0,5	1,5	1	1	1	0,6
Mésange boréale																																0,16
Mésange huppée										1	3	2	1	1		2	1	2,5	1,5	1,5	1		0,5	4	1	2	4	2,5	2	3	4	1,31
Mésange noire						2	3	6	1	2	3	4,5	5,5	2	6,5	2	3	6	4	4,5	1	1,5	5,5	6,5	4	2	3,5	4	5,5	3,5	5	3,13
Mésange bleue					0,5			1	1	1						1	1	1	1	1	1	1	1	1	2,5	2,5	0,5	1,5	1	1	1	0,63
Mésange charbonnière	1		2	2	1	2,5	1	1	2		1		1		2	2	3,5	2	3,5	2,5	2	4,5	2	1,5	2,5	2,5	1,5	0,5	2	0,5	1,42	
Sittelle trochetot																	1	1	1	1							1	1	1	1	1	0,16
Grimpereau des bois																											1,5	3	2	1	1	0,6
Grimpereau des jardins																																0,11
Lionot d'Europe						1																						0,5	1	0,5	0,5	0,29
Pie-grièche écorcheur	0,5																															0,01
Beal des chênes							1	1	1	1	1,5	1	1	2	1	2	1,5	2	1	1,5		1,5	2	1	1,5	2	2	1,5	2,5	1,5	1	1,1
Cornelle noire																			1,5	1	1	1		1	0,5							0,24
Grand Courbeau																																0,01
Etourneau sansonnet																																0,09
Pinson des arbres						3	4	4,5	4	8	10	10	13,5	11,5	9	13	14	13	12	16,5	9	12	12	12,5	12,5	11,5	18	11,5	12	10,5	13	9,05
Verdier d'Europe															0,5	1	1,5	1		2			1	1		1	0,5	2,5	2	1,5	0,56	
Chardonneret élégant	1										0,5																					0,03
Linotte mélodieuse	4	7	9	1	0,5																											0,69
Bruant jaune	13	12	13	6	2								1	1		2	2	1,5	1	1,5	0,5											1,82
Gros-bec casse-noyaux																											1					0,16
Nombre de territoires	60	63,5	74,5	55	33	52	37,5	45,5	39,5	47,5	79	71	68	66,5	67	76,5	68	85	78,5	90,5	61	77	83	94,5	89	88,5	111	93	97,5	104	97	
Nombre d'espèces nicheuses	16	12	14	14	13	17	12	15	17	17	20	18	19	18	18	25	21	24	24	24	22	23	23	25	23	26	22	23	21	24	25	

Année d'étude	1978	1981	1982	1984	1986	1990	1991	1992	1993	1994	1997	1999	2001	2003	2005	2007	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021	2022	2023	dominance moyenne			
Âge succession	5	8	9	11	12	17	18	19	20	21	24	26	28	30	32	34	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50				
Pigeon ramier							1,26	2,19	1,26	2,1	1,26	5,63		4,51	5,97	2,61	4,41	4,11	4,45	3,86	6,55	6,49	5,42	4,76	7,3	4,51	5,85	7,52	8,2	8,17	9,27	3,71			
Tourterelle des bois		1,34			3,02	1,92	1,26			2,1	1,26	1,4	2,2	2,25	2,98	1,3									0,56							0,79			
Coucou gris			0,67								1,26					1,3																0,1			
Pic centré																1,3					0,81				0,56							0,02			
Pic vert											1,26																					0,08			
Pic noir									1,26	2,1			0,73		1,49	1,3	1,46	1,76	1,27	1,65	1,63	0,64	1,8	1,38	1,12	1,12	1,35	1,07	2,05	0,96	1,54	0,89			
Pic épeiche																																			
Pipit des arbrès	8,41	3,18	1,34	3,63																													0,53		
Troglodyte	3,36		2,01	1,81		2,88	9,33	3,29	11,39	9,47	4,43	4,92	7,35	7,51	9,7	5,88	2,94	3,52	4,45	3,86	3,27	3,24	4,21	4,23	2,24	2,82	4,95	5,37	7,69	6,25	6,7	4,8			
Accenteur mouchet	7,58	7,97	6,04	10,9	6,05	5,76	7,99	4,39	5,06	5,06	5,06	3,52	3,67	2,25	2,98	1,3	2,94	1,17	2,54	1,1	2,45	1,94	1,8		0,56	1,12		2,05	1,92	1,03	3,26				
Rougegorge	3,36	1,59	2,68	6,36		5,76	14,66	17,58	17,72	16,84	13,92	12,67	8,82	5,26	7,46	8,49	5,88	3,52	7	6,07	11,47	6,49	8,43	7,93	8,98	7,91	9,46	8,6	7,17	11,05	8,76	8,44			
Mélie noir	8,41	14,35	10,73	10,9	9,09	13,46	9,33	7,69	7,59	10,52	13,92	13,38	11,03	15,03	10,44	9,15	7,35	11,17	10,19	11,6	9,01	9,74	10,24	13,22	13,48	11,86	11,26	12,36	13,84	14,42	10,82	11,14			
Grive musicienne		1,59	2,68	5,45	6,05	7,69	7,99	2,19	2,53	4,2	8,22	8,45	8,08	7,51	4,47	6,53	4,41	3,52	4,45	3,86	6,55	4,54	4,21	4,23	5,05	5,08	4,3	3,58	4,32	4,63	4,91				
Grive draine													1,46	0,75	1,49	1,3	2,2	2,35	1,27		0,81	0,64	1,2	1,05	1,12	0,56	0,9	1,61	1,53	1,44	1,54	0,74			
Hypolaïs icterine	1,67																																0,05		
Fauvette à tête noire	5,05	11,16	6,71	14,54	18,18	11,53	10,66	12,08	10,12	8,42	5,69	6,33	4,41	9,77	11,19	11,76	14,7	12,94	10,2	10,49	13,11	11,04	12,45	9,52	10,67	12,43	10,36	6,98	9,74	8,65	6,18	10,23			
Fauvette des jardins	12,4	14,67	20,8	10,9	18,18	4,8	2,66		5,06	2,1			1,5		1,3	1,46	3,52	0,63	1,1	2,45	1,94	1,2											3,44		
Fauvette grisette	1,67																																0,05		
Pouillot véloce	8,41	7,17	8,72	10	15,15	15,32	10,66	7,69	10,12	6,31	5,06	4,22	7,35	6,01	2,23	4,57	5,88	4,7	5,09	3,86	4,09	6,49	3,61	4,23	2,8	2,82	3,6	2,68	2,56	2,4	3,09	6,02			
Pouillot fiftis	6,72	6,37	6,71	7,27	9,09	3,84																											1,29		
Roncière huppée						3,84		2,19	2,53	4,2	7,59	7,04	5,14	6,76	2,98	4,57	5,88	5,29	7	4,41	2,45	7,14	9,03	8,46	10,7	10,17	10,81	11,82	6,66	9,13	8,24	5,29			
Roncière triple-bandeau					3,02	4,8	5,33	10,98	2,53	4,2	3,79	4,22	4,41	4,51	8,2	3,26	2,94	2,94	5,73	7,18	7,37	5,19	4,21	3,7	4,49	5,64	5,4	4,83	3,58	3,84	5,15	4,24			
Gémouche gris															2,98	1,3								1,05							0,96	1,03	0,23		
Mésange à longue queue																										1,12							0,11		
Mésange nonnette						1,92					1,26	1,4						1,17	2,54	3,31	2,45	2,59	1,2	1,05		1,12	0,45	1,61	0,96	0,96	0,74				
Mésange boréale		1,59									1,4	1,4	1,46									1,29		1,05								0,21			
Mésange huppée										2,1	3,79	2,81	1,46	1,5	2,61	1,46	1,46	2,94	1,91	1,65	1,63	0,6	4,23	1,12	2,25	3,6	2,68	2,05	2,88	4,12	1,52				
Mésange noire						3,84	7,99	13,18	2,53	4,2	3,79	6,33	8,08	3	9,7	2,61	4,41	7,05	5,09	4,97	1,63	1,94	6,62	6,87	4,49	2,25	3,15	4,3	5,64	3,36	5,15	4,26			
Mésange bleue					1,51			2,19	2,53	2,1					1,3	1,46	1,17	1,17	1,17	1,17	1,63	1,29	2,4	1,05	2,8	2,82	0,45	1,61	0,96	0,96	1,03	0,87			
Mésange charbonnière	1,67				3,63	3,02	4,8	2,66	2,19	5,06	1,26		1,46		2,61	2,61	4,11	2,54	2,76	3,27	3,27	5,84	2,4	1,38	2,8	2,82	1,35	0,53	2,05	1,92	0,51	2,02	0,17		
Sittelle torchepot																		1,17	1,17	1,1	1,63	1,29	1,2	2,11	1,68	1,69	1,35	3,22	2,05	0,96	1,03	0,66			
Grimpereau des bois																																	0,11		
Grimpereau des jardins																	2,2	1,17	1,27			1,29	0,6		0,56	0,56	0,45	0,53	0,48				0,37		
Loriot d'Europe						1,92						0,7																							
Pic-grièche écorcheur	0,83																																0,02		
Beai des chênes								2,19	2,53	2,1	1,89	1,4	1,46	3	1,49	2,61	2,2	2,35	1,27	1,65		1,94	2,4	1,05	1,68	2,25	1,8	1,61	2,56	1,44	1,03	1,41			
Cornelle noire																																		0,27	
Grand Corbeau																																		0,01	
Etourneau sansonnet																																		0,1	
Pinson des arbres																																			
Verdier d'Europe																																			
Charbonnet élégant	1,67																																		
Linotte mélodieuse	6,72	11,16	12,08	17,45	10,9	6,05																													
Buant jaune	2,19	19,14	17,45	10,9	6,05																														
Gros-bec casse-noyaux																																			
Total (%)	99,83	99,94	99,96	99,91	99,92	99,84	99,92	99,91	99,94	99,9	99,89	99,9	99,88	99,91	99,92	99,86	99,91	99,86	99,89	99,86	99,82	99,86	99,88	99,84	99,92	99,82	99,83	100	99,87	99,9	99,92	99,9			
espèces dominantes (%)	85,6	91,99	89,24	87,22	87,84	65,28	94,6	79,09	82,24	6																									

Année d'étude	1978	1981	1982	1984	1985	1990	1991	1992	1993	1994	1997	1999	2001	2003	2005	2007	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021	2022	2023	biomasse spécifique totale	
Âge succession	5	8	9	11	12	17	18	19	20	21	24	26	28	30	32	34	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50		
Pigeon ramier			288	288	288	288		929	144	929	929	3716		2787	3716	1888	2787	3251,5	3251,5	3251,5	3716	4665	4180,5	6038,5	3716	6038,5	6503	7896,5	8361	9011,3			
tourterelle des bois											221					221																4320	
Coucou gris																									175							552,5	
Pic cendré			136,5													350					175											136,5	
Pic vert																																700	
Pic noir											600													300								1200	
Pic épeiche									91,5	183			91,5		183	183	183	274,5	183	274,5	183	91,5	274,5	274,5	183	183	274,5	183	366	183	274,5	4117,5	
Pipit des arbres	235	94	47	94																												470	
Troglodyte	40					30	70	30	90	90	70	70	100	100	130	90	40	60	80	70	40	50	70	80	40	50	110	100	150	130	130	2150	
Acenteur mouchet	180	200	180	240	80	120	120	80	80	80	160	100	100	60	80	40	80	40	80	40	40	60	60	20	20	40	40	80	80	40	40	2500	
Rougegorge	68	34	68	119		102	187	272	238	272	374	306	204	119	170	221	136	102	187	187	238	170	238	255	272	238	357	272	238	391	289	6324	
Mélie noir	885	1593	1416	1062	531	1239	6195	6195	531	885	1947	1681,5	1327,5	1770	1239	1239	885	1681,5	1416	1888,5	973,5	1327,5	1504,5	2124	1888,5	2212,5	2035,5	2389,5	2655	1888,5	4537,5		
Grive musicienne	144	288	432	288	288	576	432	144	144	288	936	864	792	720	432	792	432	432	504	504	576	504	576	648	648	936	576	504	648	648	648	15912	
Grive draine													208	104	208	208	312	416	208		104	104	208	208	208	104	208	312	312	312	312	4056	
Hypolaïs icterine	26																															26	
Fauvette à tête noire	108	252	180	288	216	216	144	198	144	144	162	162	108	234	270	324	360	396	288	342	288	306	378	324	342	396	414	234	342	216	8100		
Fauvette des jardins	296	370	573,5	222	222	92,5	37		74	37				37	37	37	37	111	18,5	37	55,5	55,5	37								2349,5		
Fauvette grisette	30,5																															30,5	
Pouillot veloxe	83	74,7	1079	91,3	83	132,8	66,4	58,1	66,4	498	66,4	498	83	66,4	24,9	58,1	66,4	66,4	66,4	58,1	41,5	83	498	66,4	41,5	41,5	66,4	41,5	41,5	41,5	498	1983,7	
Pouillot fitis	74	74	92,5	74	55,5	37																										407	
Roiulet huppé						228	11,4	11,4	11,4	22,8	68,4	57	39,9	51,3	22,8	39,9	45,6	51,3	62,7	45,6	171	62,7	85,5	91,2	106,3	102,6	136,8	125,4	74,1	108,3	91,2	1556,1	
Rotetrip-trip						28,25	22,6	56,5	11,3	22,6	33,9	33,9	33,9	33,9	62,15	28,25	22,6	28,25	50,85	73,45	50,85	45,2	39,55	39,55	45,2	56,5	67,8	50,85	39,55	45,2	56,5	1090,45	
Bohemouche gris															62	31							31									186	
Mésange à longue queue																			16,5				16,5			16,5						495	
Mésange nonnette						228					228	22,8						22,8	45,6	68,4	34,2	45,6	22,8	22,8		22,8	11,4	34,2	22,8			421,8	
Mésange boréale												20,6	20,6									20,6										103	
Mésange huppée										22,2	66,6	44,4	22,2	22,2		44,4	22,2	55,5	33,3	33,3	22,2		11,1	88,8	22,2	44,4	88,8	55,5	44,4	66,6	88,8	899,1	
Mésange noire						41,6	62,4	124,8	20,8	41,6	62,4	93,6	114,4	41,6	135,2	41,6	62,4	124,8	83,2	93,6	20,8	31,2	114,4	135,2	83,2	41,6	72,8	83,2	114,4	72,8	104	2017,6	
Mésange bleue						12,4	24,8	24,8	24,8	24,8	38,5	38,5			24,8	24,8	24,8	24,8	24,8	24,8	24,8	24,8	24,8	24,8	62	62	12,4	37,2	24,8	24,8	483,6		
Mésange charbonnière	38,5					96,25	38,5	38,5	77		38,5		38,5			77		134,75	77	96,25	77	173,25	77	57,75	96,25	96,25	57,75	192,5	77	77	192,5	1694	
Sittelle troyepot																		45,1	45,1	45,1			45,1			45,1	45,1	45,1				225,5	
Grimpeur des bois																			17,5	17,5			35		26,25	26,25	26,25	52,5	35	17,5	17,5	323,75	
Grimpeur des jardins																																64,4	
Lionot d'Europe						138,6										2079						138,6	69,3		69,3	69,3	69,3	69,3					1247,4
Pic-grièche écorcheur	2955							325,1	325,1	325,1	487,65	325,1	325,1	650,2	325,1	650,2	487,65	650,2	325,1	487,65		487,65	650,2	325,1	487,65	650,2	487,65	812,75	487,65	325,1	11053,4		
Beai des chênes								325,1	325,1	325,1													1036,8		518,4							7776	
Cornelle noire																																1181,5	
Grand Corbeau																																181,5	
Etourneau sansonnet																										159,3	159,3					4779	
Pinson des arbres						135,6	180,8	203,4	180,8	361,6	452	452	610,2	519,8	406,8	587,6	632,8	587,6	542,4	746,8	406,8	542,4	542,4	565	565	519,8	813,6	519,8	542,4	474,6	587,6	12678,6	
Verdier d'Europe											28,35	28,35			28,35	56,7	85,05	56,7	113,4								56,7	141,75	113,4	85,05	992,5		
Chardonneret élégant	31,4																															31,4	
Linotte mélodieuse	144,8	253,4	325,8	36,2	18,1																											778,3	
Bruant jaune	772,2	712,8	772,2	356,4	118,8								59,4	59,4		118,8	118,8	89,1	59,4	89,1	297											3356,1	
Gros-bec casse-noyaux																											1091					2192	
Biomasse annuelle (en t)	3041,95	3822,5	4505,4	35999	1962,6	33192	1980,2	3115,1	2254,1	3986,5	7446	8556	4710,2	7807,8	8071,3	7609,35	7028,2	8840,4	9279,75	9593,35	7151,45	10022,8	9195,65	11116,3	12335,05	9418,8	12811,65	11987,9	13799,85	15827,15	16164,7		

