

Zeitschrift: Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Herausgeber: Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Band: 94 (2014-2015)
Heft: 3

Artikel: Étude d'une succession secondaire forestière : méthodologie et structure de la communauté des oiseaux nicheurs
Autor: Zollinger, Jean-Luc
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-583306>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 10.04.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Étude d'une succession secondaire forestière : méthodologie et structure de la communauté des oiseaux nicheurs

par

Jean-Luc ZOLLINGER¹

Résumé. ZOLLINGER J.-L., 2015. Étude d'une succession secondaire forestière: méthodologie et structure de la communauté des oiseaux nicheurs. *Bulletin de la Société vaudoise des Sciences naturelles* 94.3: 221-242.

Après une violente tempête de vent, une succession secondaire forestière a été suivie durant 40 ans (1974-2013), 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. Les oiseaux nicheurs ont été dénombrés lors de 21 saisons de reproduction au moyen de la méthode de cartographie des territoires, sur une parcelle de 9.2 ha: la méthode utilisée et ses difficultés sont discutées très en détail. 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. Les recensements printaniers ont permis d'observer 56 espèces, dont 41 espèces nicheuses; la richesse spécifique a varié de 12 à 25 espèces, la densité de population de 35.9 à 98.4 territoires/10 ha et la diversité H' de 0.963 à 1.232. La communauté est dominée par un groupe de 7 espèces plutôt généralistes, très fréquentes et abondantes: au cours de la succession, ce groupe affiche une abondance relative moyenne de 50.4%. La courbe d'évolution de la richesse et de l'abondance de la communauté est clairement bimodale.

Mots clés: succession secondaire forestière, étude à long terme, communauté d'oiseaux nicheurs, méthode de cartographie des territoires, richesse spécifique, abondance, Suisse occidentale.

Abstract. ZOLLINGER J.-L., 2015. Study of a secondary forest succession: methodology and community structure of breeding birds. *Bulletin de la Société vaudoise des Sciences naturelles* 94.3: 221-242.

Secondary forest succession was studied during forty years (1974-2013) after a heavy windthrow, from the sapling stage to the young forest stage; a mixed stand with 77% conifers (4 species) and 23% deciduous trees (2 species) was planted. The breeding birds were censused on a 9.2 ha study plot during 21 breeding seasons using territory mapping: the used method and its difficulties are discussed in details. This long-term study documents the evolution of community richness, abundance and diversity along the succession. Overall, 56 species, including 41 breeding species, were recorded; species richness varied from 12 to 25 species, population density from 35.9 to 98.4 territories/10 ha and diversity H' from 0.963 to 1.232. The bird community was dominated by a group of seven rather generalist species, which were frequent and abundant: along the succession, the mean relative abundance of this group was 50.4%. The community richness and abundance curves over time are clearly bimodal.

Keywords: forest secondary succession, long-term study, breeding birds community, mapping method, species richness, abundance, western Switzerland.

¹Ch. du Bochet 16, 1032 Romanel-sur-Lausanne.
E-mail: jl.zollinger@bluewin.ch

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). Dans les forêts du Plateau suisse, un tel bouleversement n'est dû qu'à certaines formes d'exploitation forestière (coupe à blanc) ou à des tempêtes extrêmes (bise, foehn). Avant la tempête Vivian (1990) et l'ouragan Lothar (1999), plusieurs tempêtes sévères avaient déjà malmené localement une série de forêts : ainsi, le 24 avril 1972, un violent coup de bise renversa 13 ha contigus d'une futaie vieillissante d'épicéas (*Picea abies*) dans la forêt cantonale d'Orjulaz (Vaud) ; 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 et 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, GLOWACINSKI (1975) les considère comme les vertébrés adéquats pour évaluer la succession forestière. 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, WESOŁOWSKI *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, GLOWACINSKI 1981, MULLER 1985, HELLE 1985 ; revue dans ZOLLINGER 1996). Dans ce type d'études, 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).

Cette étude à long terme a adopté la séquence chronologique et présente l'évolution de la communauté d'oiseaux nicheurs d'une parcelle au cours des quarante premières années de la succession, de 1974 à 2013. Elle documente les changements d'abondance, de richesse spécifique et de diversité de la communauté en s'appuyant sur vingt et une années de dénombrements exhaustifs. Ces données permettent d'examiner la dynamique de la communauté avienne à une échelle locale dans un habitat évoluant rapidement.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Cadre de l'étude

La figure 1 situe la parcelle d'étude de 9.2 ha (coordonnées 6° 36 E ; 46° 35 N) dans la forêt cantonale d'Orjulaz, à 13 km au nord-ouest de Lausanne (Vaud, Suisse) et à une altitude de 600 m \pm 2 m. 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, accompagnée de hêtraie à gouet et de frênaie à érable dans un couloir très humide; aux XIX^e et XX^e siècles, les plantations d'épicéas (*Picea abies*) et de sapins blancs (*Abies alba*) ont en partie remplacé cette végétation naturelle. 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). La parcelle étudiée a été reboisée sous la forme d'une mosaïque de placettes homogènes avec 77% de conifères: épicéas, sapins de Douglas (*Pseudotsuga menziesii*), mélèzes (*Larix decidua*), sapins blancs et 23% de feuillus: érables sycomores (*Acer pseudoplatanus*) et aulnes glutineux (*Alnus glutinosa*).

Entre 5 et 20 ans d'âge, la composition et la physionomie de la végétation de la jeune succession ont rapidement évolué sous l'effet conjugué de la dynamique naturelle et des nombreuses interventions sylvicoles (ZOLLINGER 1996): des interventions significatives

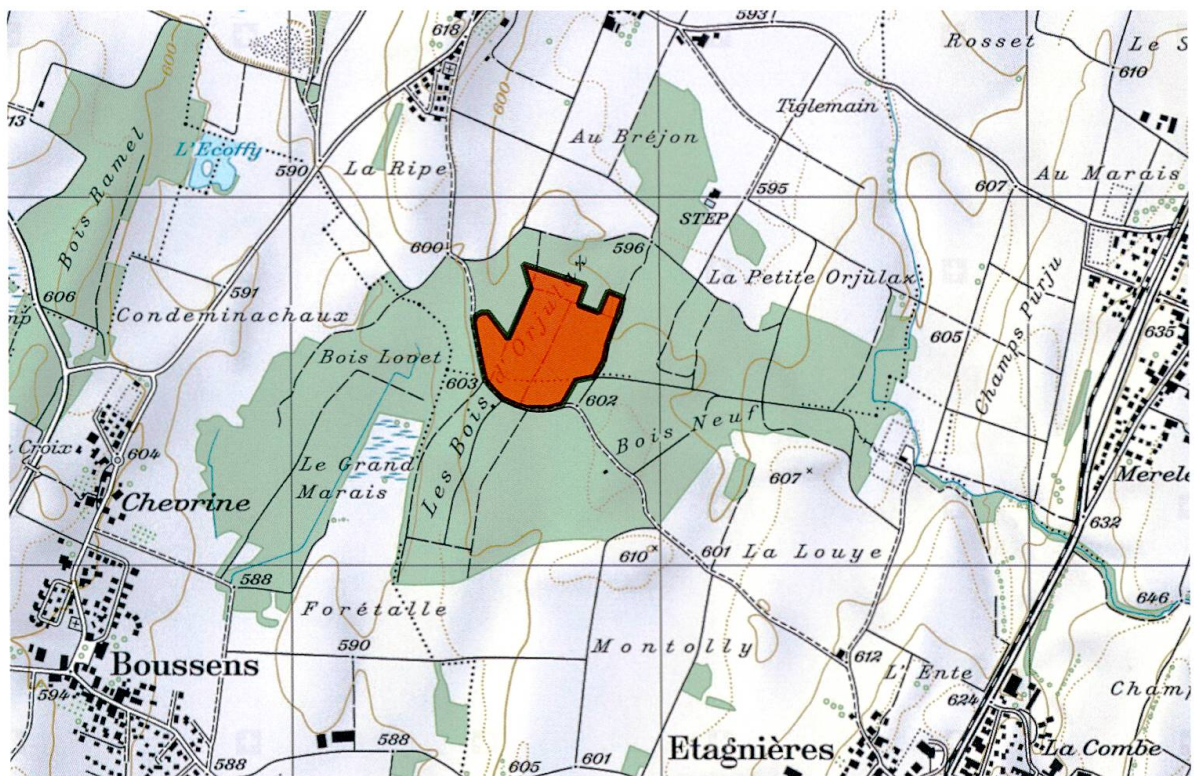


Figure 1. Localisation de la parcelle étudiée (en rouge), dans la forêt cantonale d'Orjulaz, à 13 km au nord-ouest de Lausanne (Vaud). Reproduit avec l'autorisation de Swisstopo (BA14089).

(ébranchage, dégagement, éclaircie sélective) ont eu lieu lors de vingt des quarante premières années, avec une accélération du rythme lors des quinze dernières années ; c'est assez éloigné de la dynamique d'une succession purement naturelle, mais bien représentatif de la gestion actuelle d'une forêt du Plateau suisse.

En l'absence de relevés phytosociologiques après 1978, et dans le but de compléter la description évolutive de la physionomie des vingt premières années de cette succession, donnée par ZOLLINGER (1996), nous proposons un portrait résumé à 5, 10, 20 et 40 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 *C. pallascens*), le jonc courbé (*Juncus inflexus*) et les ronces (*Rubus* sp.). Les jeunes plants sont accompagnés par un recrû vigoureux de sureau rouge (*Sambucus racemosa*) et de noisetier (*Corylus avellana*).

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 comme le frêne, le bouleau pendant, le cerisier sauvage (*Prunus avium*) ou le chêne pédonculé y ont atteint la canopée ; une strate arbustive assez dense et étagée composée de noisetier, de sureau noir (*Sambucus nigra*), de chèvrefeuille des haies (*Lonicera xylosteum*) et de diverses espèces de ronces caractérise toutes les parcelles, sauf les épicéas insuffisamment éclaircis.

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 aux quatre âges évoqués. Enfin, la figure 2 montre l'évolution comparée de la végétation aux mêmes âges dans un secteur planté d'épicéas et dans un secteur planté d'érables sycomores.

Tableau 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.

Âge parcelle	Mesures moyennes	Épicéa	Sapin de Douglas	Mélèze	Érable sycomore	Frêne	Chêne pédonculé	Aulne glutineux
5 ans	Diamètre	3.2 cm	6.8 cm	7.3 cm	2.1 cm	3.0 cm	2.7 cm	?
	Hauteur	2.5 m	4.0 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	10.0 cm	8.8 cm	?
	Hauteur	5.6 m	≈ 7.0 m	≈ 7.0 m	≈ 7.5 m	≈ 7.6 m	6.7 m	?
20 ans	Diamètre	18.2 cm	16.1 cm	?	17.0 cm	16.0 cm	13.5 cm	15.9 cm
	Hauteur	≈ 11.0 m	≈ 12.5 m	?	≈ 12.0 m	≈ 12.0 m	?	?
40 ans	Diamètre	46.0 cm	42.8 cm	38.5 cm	34.9 cm	35.7 cm	34.7 cm	27.8 cm
	Hauteur	23.0 m	27.0 m	?	19.0 m	18.5 m	18.5 m	?

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 2012. Durant cette période, la température annuelle moyenne a été de $9.2^{\circ} \pm 0.6^{\circ}$ 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 $5.3^{\circ} \pm 1.6^{\circ}$ C en mars (extrêmes: 2° en 1987 et 9.1° en 1994) à $16.3^{\circ} \pm 1.6^{\circ}$ C en juin (extrêmes: 13.8° en 1980 et 22.4° en 2003). Au niveau pluviométrique, le cumul moyen des précipitations mensuelles affiche 65 ± 51.8 mm en mars, 65 ± 45.3 mm en avril, 92 ± 47.3 mm en mai et 90 ± 44.9 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).

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 des territoires (mapping method) a été utilisée dès 1978 suivant les exigences d'ENEMAR (1959) et de l'IBCC (1969): très appréciée des chercheurs, elle est considérée comme adéquate et précise pour l'évaluation de densités de population, fournissant une estimation réaliste de la valeur absolue (O'CONNOR 1981).

Afin d'optimiser le travail avec la méthode de cartographie, nous avons intégré certaines améliorations proposées par TOMIALOJC (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 distants de 80 à 100 m, et son périmètre mesure 1660 m. 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 21 printemps pas toujours consécutifs, répartis au cours des 40 premières années de la succession, avec une moyenne de 12.7 relevés par saison dont 10.3 à l'aube et 2.4 au crépuscule: 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 40 ans (voir CHESSEX & RIBAUT 1966).

Au cours de cette étude, la durée moyenne annuelle des comptages a fluctué de 31 à 56 minutes, avec une durée moyenne de 44.4 ± 6.3 minutes sur les 21 années: cela représente un effort moyen d'observation de 48.3 min/10 ha.

Seuls les passériformes, les colombidés, les cuculidés et les picidés 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*, Pic noir, *Dryocopus martius*, Pic vert, *Picus viridis*, Geai des chênes, *Garrulus glandarius*).

S'y ajoutent les passereaux difficiles à recenser à cause de manifestations vocales timides (Gobemouche gris, *Muscicapa striata*, Mésange à longue queue, *Aegithalos caudatus*), 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 saison des relevés de terrain. Tous les contacts (ensemble des observations) 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). En ne conservant que les dénombrements valides (au nombre moyen de 10 pour l'étude), 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 (TOMIALOJC 1980, HOLMES *et al.* 1986, MOROZOV 1995), offrant au cartographe la possibilité de valider 0, 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.



Figure 2. Évolution comparée de la physiognomie de la végétation à 5, 10, 20 et 40 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 pas pu être prises du même point de la parcelle, pour des raisons pratiques. Photos : J.-L. Zollinger.

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), y compris ceux occupés par des mâles célibataires. Ayant délaissé une méthode de validation des territoires trop compliquée (utilisée au début de ce projet) au profit de la méthode plus standardisée présentée ci-dessus, certains résultats diffèrent légèrement de ceux présentés après 20 ans de suivi (ZOLLINGER 1996).

La fréquence (en %) d'une espèce est le quotient du nombre d'années avec reproduction par le nombre d'années de recensements (22 ans pour ce paramètre). La densité annuelle 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 (21 ans pour ce paramètre) ; la densité relative moyenne de cette espèce est le quotient (exprimé en %) de sa densité moyenne par la densité moyenne de la communauté au cours des 21 ans de recensements.

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.

RÉSULTATS

Structure de la communauté

Lors des dénombrements printaniers, cinquante six espèces ont été notées au cours des quarante premières années de la succession : parmi elles, quinze n'ont pas été retenues comme nicheuses, dont cinq sont des migrateurs occasionnels et les dix autres des espèces nicheuses locales (forêts environnantes) ou régionales n'ayant pas satisfait aux critères minimaux de validation d'un territoire de reproduction. Quarante et une espèces ont niché durant la période considérée (tableau 2), avec un maximum annuel de 25 espèces. La figure 3 montre les évolutions annuelle et cumulée des nombres d'espèces observées d'une part, et celles des espèces nicheuses d'autre part. 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 ; cette densité a varié entre 35.9 (à 12 ans) et 98.4 territoires/10 ha (à 39 ans).

La diversité spécifique (H') a varié entre 0.963 (à 8 ans) et 1.232 (à 38 ans) : après un premier maximum à 5 ans, elle oscille autour de valeurs basses durant plusieurs années puis se remet à croître lentement à partir de la quinzième année environ (tableau 3). Au stade de la jeune futaie (36-40 ans), la diversité moyenne de 1.203 est équivalente à celle calculée par HOGSTAD (1993) dans une pessière boréale âgée ($H' = 1.22 \pm 0.04$).

Tableau 2. Fréquence (%), densité moyenne (territoires/10 ha) avec écart-type, coefficient de variation (CV = 100 • écart-type/moyenne) et densité relative moyenne (en %) pour chacune des 41 espèces nicheuses constituant la communauté. La fréquence a pu être calculée dès 1977 (22 ans), tous les autres paramètres dès 1978 (21 ans). Les densités relatives moyennes des huit espèces dominantes (valeurs $\geq 5\%$) sur l'ensemble de la succession sont figurées en gras dans la colonne de droite.

Espèce nicheuse	Fréquence (%)	Densité moyenne	Ecart-type	CV (%)	Densité relative
Pigeon ramier <i>Columba palumbus</i>	54.5	1.73	1.823	105.4	2.27
Tourterelle des bois <i>Streptopelia turtur</i>	54.5	0.77	0.816	1060	1.18
Coucou gris <i>Cuculus canorus</i>	9.1	0.10	0.326	326.6	0.12
Pic cendré <i>Picus canus</i>	4.5	0.02	0.118	592.4	0.03
Pic vert <i>Picus viridis</i>	9.1	0.08	0.259	324.5	0.10
Pic noir <i>Dryocopus martius</i>	4.5	0.05	0.236	473.9	0.05
Pic épeiche <i>Dendrocopos major</i>	45.5	0.52	0.606	116.6	0.70
Pipit des arbres <i>Anthus trivialis</i>	22.7	0.52	1.313	252.5	0.78
Troglodyte <i>Troglodytes troglodytes</i>	90.9	3.21	1.881	58.6	4.83
Accenteur mouchet <i>Prunella modularis</i>	90.9	2.74	1.643	59.9	4.31
Rougegorge <i>Erithacus rubecula</i>	90.9	4.92	2.700	54.8	8.44
Merle noir <i>Turdus merula</i>	100	7.43	2.740	36.9	10.68
Grive musicienne <i>Turdus philomelos</i>	90.9	3.47	1.902	54.8	5.07
Grive draine <i>Turdus viscivorus</i>	36.4	0.44	0.656	149.2	0.55
Hypolaïs icterine <i>Hippolais icterina</i>	4.5	0.05	0.236	473.9	0.08
Fauvette à tête noire <i>Sylvia atricapilla</i>	100.0	6.93	2.554	36.8	10.42
Fauvette des jardins <i>Sylvia borin</i>	77.3	3.08	4.278	138.8	5.03
Fauvette grisette <i>Sylvia communis</i>	9.1	0.05	0.236	473.9	0.08
Pouillot véloce <i>Phylloscopus collybita</i>	100	4.55	1.502	33.0	6.88
Pouillot fitis <i>Phylloscopus trochilus</i>	31.8	1.14	1.928	169.1	1.87
Roitelet huppé <i>Regulus regulus</i>	68.2	2.59	2.246	86.7	3.41
Roitelet triple-bandeau <i>Regulus ignicapillus</i>	77.3	2.77	2.040	73.6	4.07
Gobemouche gris <i>Muscicapa striata</i>	9.1	0.15	0.519	346.2	0.20
Mésange à longue queue <i>Aegithalos caudatus</i>	4.5	0.05	0.236	473.9	0.06
Mésange nonnette <i>Poecile palustris</i>	31.8	0.46	0.897	195	0.67
Mésange boréale <i>Poecile montanus</i>	13.6	0.15	0.389	259.6	0.21
Mésange huppée <i>Lophophanes cristatus</i>	50.0	0.90	1.035	115.0	1.14
Mésange noire <i>Periparus ater</i>	72.7	2.90	2.389	82.3	4.18
Mésange bleue <i>Cyanistes caeruleus</i>	40.9	0.44	0.532	121.0	0.71
Mésange charbonnière <i>Parus major</i>	68.2	1.27	1.144	90.0	1.96
Sittelle torchepot <i>Sitta europaea</i>	9.1	0.10	0.326	326.6	0.11
Grimpereau des bois <i>Certhia familiaris</i>	13.6	0.15	0.389	259.6	0.19
Loriot d'Europe <i>Oriolus oriolus</i>	22.7	0.26	0.504	193.9	0.34
Pie-grièche écorcheur <i>Lanius collurio</i>	9.1	0.02	0.118	592.4	0.04
Geai des chênes <i>Garrulus glandarius</i>	59.1	0.90	0.811	90.2	1.25
Corneille noire <i>Corvus corone</i>	9.1	0.13	0.417	321.1	0.14
Pinson des arbres <i>Fringilla coelebs</i>	72.7	8.02	5.992	74.7	10.23
Verdier d'Europe <i>Carduelis chloris</i>	27.3	0.34	0.630	185.4	0.39
Chardonneret élégant <i>Carduelis carduelis</i>	4.5	0.05	0.236	473.9	0.08
Linotte mélodieuse <i>Carduelis cannabina</i>	27.3	1.11	2.719	245.0	2.99
Bruant jaune <i>Emberiza citrinella</i>	63.6	2.92	4.773	163.4	5.27

La fréquence de chaque espèce nicheuse au cours de la succession a été calculée (tableau 2); dans la figure 4, la fréquence est utilisée sous forme de classes de 10% : près de la moitié des espèces nicheuses sont concentrées aux deux extrémités de la distribution. D'une part, douze espèces nicheuses rares, présentes 1 ou 2 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 sept espèces régulières, plutôt généralistes, présentes 20 à 22 fois lors de 22 années de relevés (fréquence > 90%) : ce sont des oiseaux sédentaires (Troglodyte mignon, *Troglodytes troglodytes*, Merle noir), ou migrants à courte distance (Accenteur mouchet, *Prunella modulari*, Rougegorge, *Erithacus rubecula*, Grive musicienne, Fauvette à tête noire, *Sylvia atricapilla*, Pouillot véloce, *Phylloscopus collybita*); en cours de succession, la part de ces sept espèces à l'abondance de la communauté fluctue de 35.8% à 70.6% (moyenne 50.4% ± 9.08%). Le coefficient moyen de variation de ces 7 espèces est CV = 47.8% ± 11.69% alors que celui des 34 espèces irrégulières (de fréquence < 90%) est CV = 249.2% ± 158.2%; il y a une probable corrélation négative entre le CV et la densité moyenne des espèces régulières : schématiquement, plus haute est la densité moyenne, plus faible est la variation de densité. Notons que le Pinson des arbres (*Fringilla coelebs*) est apparu tard dans la succession et n'est de ce fait pas considéré comme régulier : il affiche la plus haute densité moyenne mais un CV de 74.7% (voir tableau 2).

Nombre d'espèces par catégorie

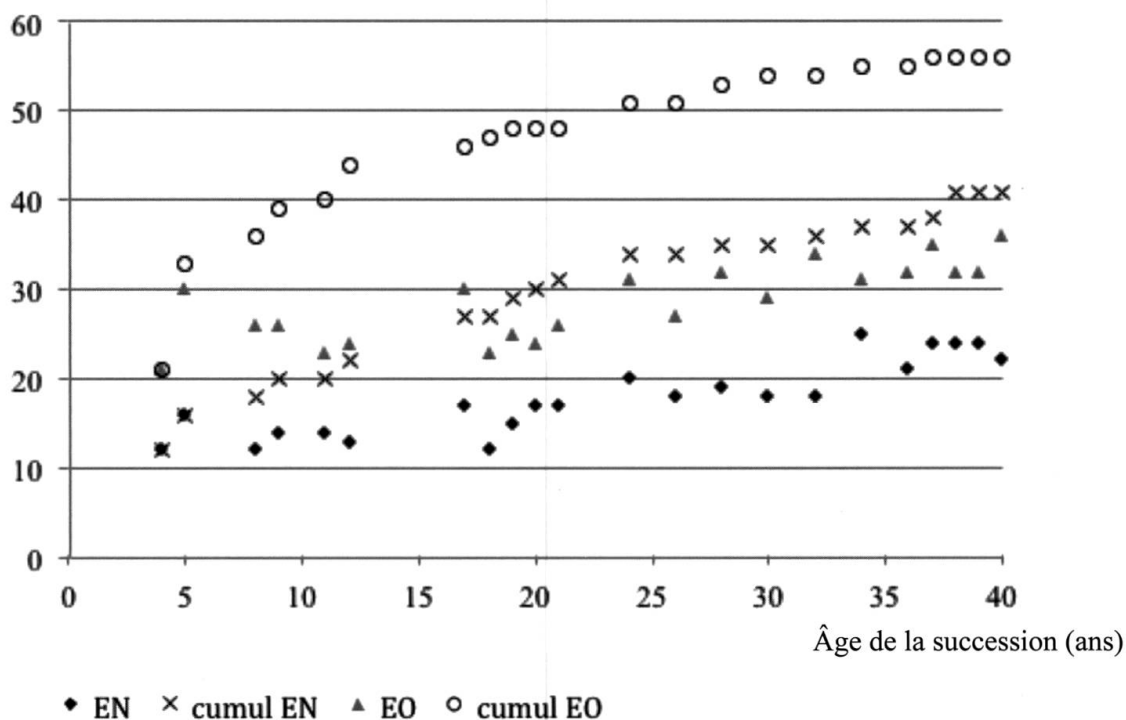


Figure 3: Évolution de la richesse spécifique et de la richesse cumulée au cours de la succession. EN = espèce nicheuse; EO = espèce observée durant la saison de reproduction dans la parcelle étudiée.

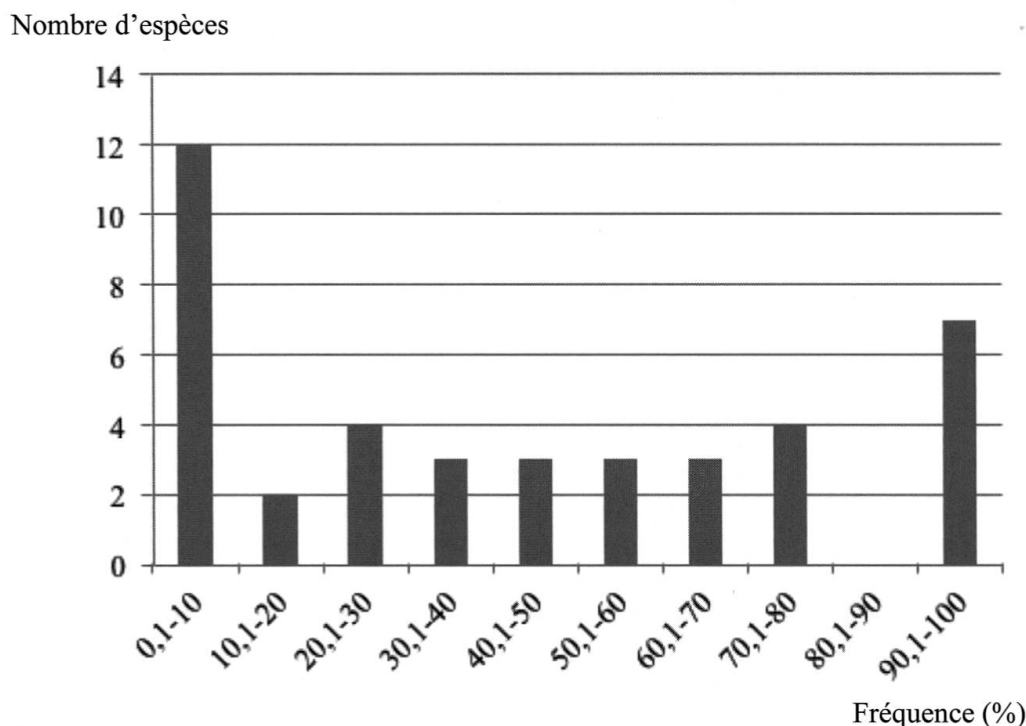


Figure 4 : Distribution de fréquence des 41 espèces nicheuses de 1977 à 2013. Les sept espèces dont la fréquence est > 90% au cours de la succession sont considérées comme régulières (voir texte).

Richesse spécifique

Le nombre d'espèces nicheuses (figure 3) a varié de 12 (à 4, 8 et 18 ans) à 25 (34 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, Merle noir, Hypolaïs icterine, *Hippolais icterina*, Fauvette à tête noire, Fauvette des jardins, *Sylvia borin*, Pouillot véloce, Pouillot fitis, *Phylloscopus trochilus*, Linotte mélodieuse, *Carduelis 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 augmente à nouveau avec l'arrivée progressive des espèces purement forestières dans la jeune futaie (Pigeon ramier, *Columba palumbus*, tous les cavernicoles, roitelets, Pinson des arbres).

Logiquement, la richesse spécifique cumulée suit une croissance régulière de 12 à 41 espèces dans l'intervalle de 36 ans, mais à un rythme de plus en plus lent : on relève deux petites poussées de croissance, entre 21 et 24 ans puis entre 37 et 38 ans, dues à des espèces de faible abondance (Coucou gris, Pic noir ou Grimpereau des bois, *Certhia familiaris*).

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 5 montre que la richesse relative des espèces dominantes (leur part à la richesse totale) baisse continuellement au cours de

Tableau 3. Évolution de l'abondance absolue (territoires/9.2 ha) au cours de la succession. Les espèces dominantes ($\geq 5\%$ d'abondance relative) sont figurées en gras. La case grisée indique l'âge

Année d'étude	1978	1981	1982	1984	1985	1990	1991	1992	1993	1994
Age parcelle	5	8	9	11	12	17	18	19	20	21
Pigeon ramier								1		1
Tourterelle des bois			1	1	1	1			0.5	1
Coucou gris										
Pic cendré			0.5							
Pic vert										
Pic noir										
Pic épeiche									0.5	1
Pipit des arbres	5	2	1	2						
Troglodyte	2		1.5	1		1.5	3.5	1.5	4.5	4.5
Accenteur mouchet	4.5	5	4.5	6	2	3	3	2	2	
Rougegorge	2	1	2	3.5		3	5.5	8	7	8
Merle noir	5	9	8	6	3	7	3.5	3.5	3	5
Grive musicienne		1	2	3	2	4	3	1	1	2
Grive draine										
Hypolaïs icterine	1									
Fauvette à tête noire	3	7	5	8	6	6	4	5.5	4	4
Fauvette des jardins	8	10	15.5	6	6	2.5	1		2	1
Fauvette grisette	1									
Pouillot véloce	5	4.5	6.5	5.5	5	8	4	3.5	4	3
Pouillot fitis	4	4	5	4	3	2				
Roitelet huppé						2		1	1	2
Roitelet triple-bandeau					1	2.5	2	5	1	2
Gobemouche gris										
Mésange à longue queue										
Mésange nonnette						1				
Mésange boréale		1								
Mésange huppée										1
Mésange noire						2	3	6	1	2
Mésange bleue					0.5			1	1	1
Mésange charbonnière	1			2	1	2.5	1	1	2	
Sittelle torchepot										
Grimpereau des bois										
Loriot d'Europe						1				
Pie-grièche écorcheur	0.5									
Geai des chênes								1	1	1
Corneille noire										
Pinson des arbres						3	4	4.5	4	8
Verdier d'Europe										
Chardonneret élégant	1									
Linotte mélodieuse	4	7	9	1	0.5					
Bruant jaune	13	12	13	6	2					
Nombre de territoires	60	63.5	74.5	55	33	52	37.5	45.5	39.5	47.5
Densité (nb de T/10ha)	65.2	69	81	59.8	35.9	56.5	40.8	49.5	42.9	51.6
Nombre d'espèces nicheuses	16	12	14	14	13	17	12	15	17	17
Diversité H'	1.056	0.963	0.990	1.06	0.991	1.145	1.033	1.054	1.105	1.096

de la première apparition de l'espèce comme nicheuse lors des relevés. La diversité H' est la fonction de Shannon (voir Méthodes).

1997	1999	2001	2003	2005	2007	2009	2010	2011	2012	2013
24	26	28	30	32	34	36	37	38	39	40
1	4		3	4	2	3	3.5	3.5	3.5	4
2.5	1	1.5	1.5	2	1					
1					1					
					1					0.5
1										
		0.5		1	1	1	1.5	1	1.5	1
3.5	3.5	5	5	6.5	4.5	2	3	3.5	3.5	2
4	2.5	2.5	1.5	2	1	2	1	2	1	1.5
11	9	6	3.5	5	6.5	4	3	5.5	5.5	7
11	9.5	7.5	10	7	7	5	9.5	8	10.5	5.5
6.5	6	5.5	5	3	5	3	3	3.5	3.5	4
		1	0.5	1	1	1.5	2	1		0.5
4.5	4.5	3	6.5	7.5	9	10	11	8	9.5	8
			1		1	1	3	0.5	1	1.5
4	3	5	4	1.5	3.5	4	4	4	3.5	2.5
6	5	3.5	4.5	2	3.5	4	4.5	5.5	4	1.5
3	3	3	3	5.5	2.5	2	2.5	4.5	6.5	4.5
				2	1					
								1		
1	1						1	2	3	1.5
	1	1								
3	2	1	1		2	1	2.5	1.5	1.5	1
3	4.5	5.5	2	6.5	2	3	6	4	4.5	1
					1	1	1		1	1
1		1			2		3.5	2	2.5	2
							1		1	
								1	1	1
	0.5					1.5	1	1		
1.5	1	1	2	1	2	1.5	2	1	1.5	
								1.5	1	
10	10	13.5	11.5	9	13	14	13	12	16.5	9
0.5				0.5	1	1.5	1		2	
		1	1		2	2	1.5	1	1.5	0.5
79	71	68	66.5	67	76.5	68	85	78.5	90.5	61
85.9	77.2	73.9	72.3	72.8	83.2	73.9	92.4	85.3	98.4	66.3
20	18	19	18	18	25	21	24	24	24	22
1.171	1.132	1.122	1.125	1.133	1.229	1.167	1.228	1.232	1.209	1.179

Fréquence (%) par catégorie

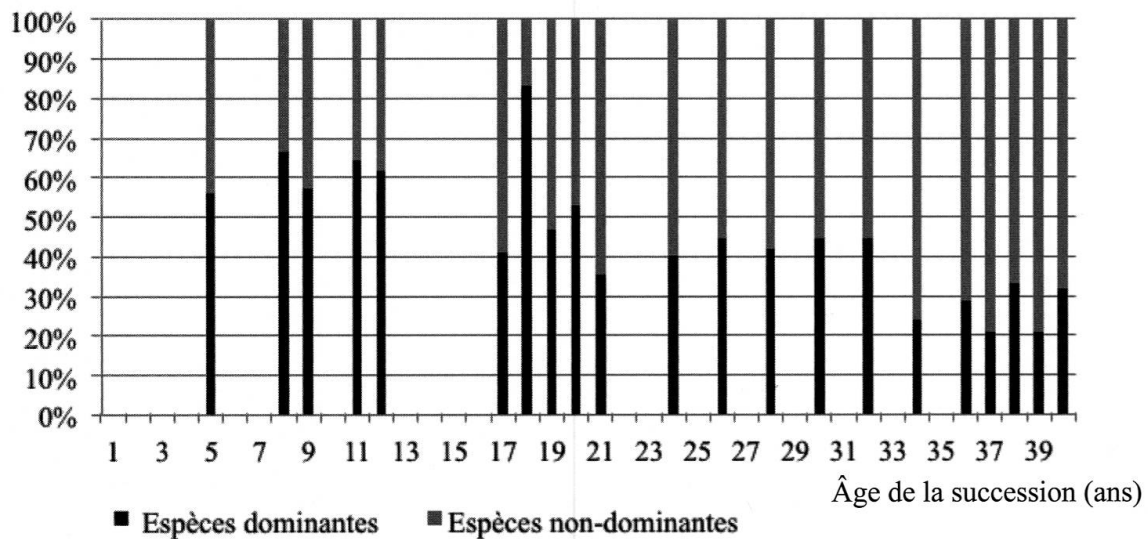


Figure 5 : Évolution de la richesse relative des espèces dominantes et non-dominantes au cours de la succession.

la succession, spécialement au-delà de la 20^e année. 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).

Abondance et densité

Le tableau 3 présente le nombre total de territoires des 41 espèces nicheuses dans la parcelle et la densité (nombre de territoires/10 ha) de la communauté au cours des 21 années de relevés : il montre que la colonisation était vraiment explosive au stade du taillis bas (de 3 à 9 ans environ). Jusqu'à 3 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*). 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), dont sept 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., Geai des chênes, Pinson des arbres) entraîne une nouvelle augmentation. Schématiquement, la densité moyenne de la période 5-10 ans vaut 71.7 territoires (T) par 10 ha, celle de la période 10-20 ans plonge à 47.6 T/10 ha et celle de la période 20-40 ans remonte à 77.7 T/10 ha.

Fréquence spécifique (%)

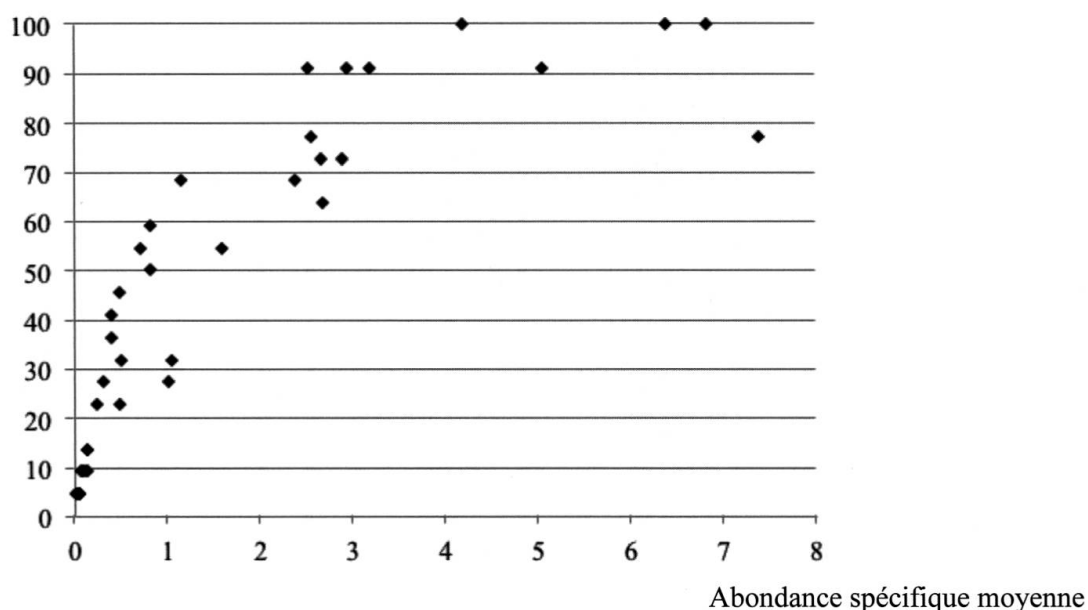


Figure 6 : Relation entre la fréquence spécifique et l'abondance spécifique moyenne (nombre moyen de territoires sur la parcelle) des 41 espèces nicheuses de la succession.

La figure 6 présente la relation, pour les 41 espèces nicheuses, entre la fréquence spécifique et l'abondance spécifique moyenne, sur la base des 21 années de dénombrements : de façon spectaculaire, il apparaît que toutes les espèces très fréquentes ($F > 60\%$) sont aussi les plus abondantes ($> 2 T/9.2$ ha), à l'exception de la Mésange charbonnière (*Parus major*). Le Pinson des arbres est l'espèce la plus abondante dans la succession : cependant, sa fréquence n'est que de 72.7% car il ne niche qu'à partir de la 17^e année. Tous les nicheurs très occasionnels ont des abondances moyennes inférieures à 0.2 territoires sur 9.2 ha !

Durant les 40 premières années de la succession, la structure de la communauté avienne est bien illustrée par la densité relative moyenne : seules 8 espèces sont dominantes (densité relative $> 5\%$) sur la durée ; trois espèces (Merle noir, Fauvette à tête noire, Pinson des arbres) assurent plus de 30% de la densité communautaire, épaulées par le Rougegorge et le Pouillot véloce (15% à eux deux). À l'inverse, 21 espèces ont une densité relative moyenne inférieure à 1%.

Si 5 espèces garantissent environ 45% de la densité moyenne, il est intéressant de regarder évoluer le ratio d'abondance relative entre les espèces dominantes et les non-dominantes : la figure 7 illustre que la part des espèces dominantes baisse sensiblement en cours de succession, passant d'une abondance relative de 89.1% dans les dix premières années à 63.9% entre 30 et 40 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' .

Abondance relative (%) par catégorie

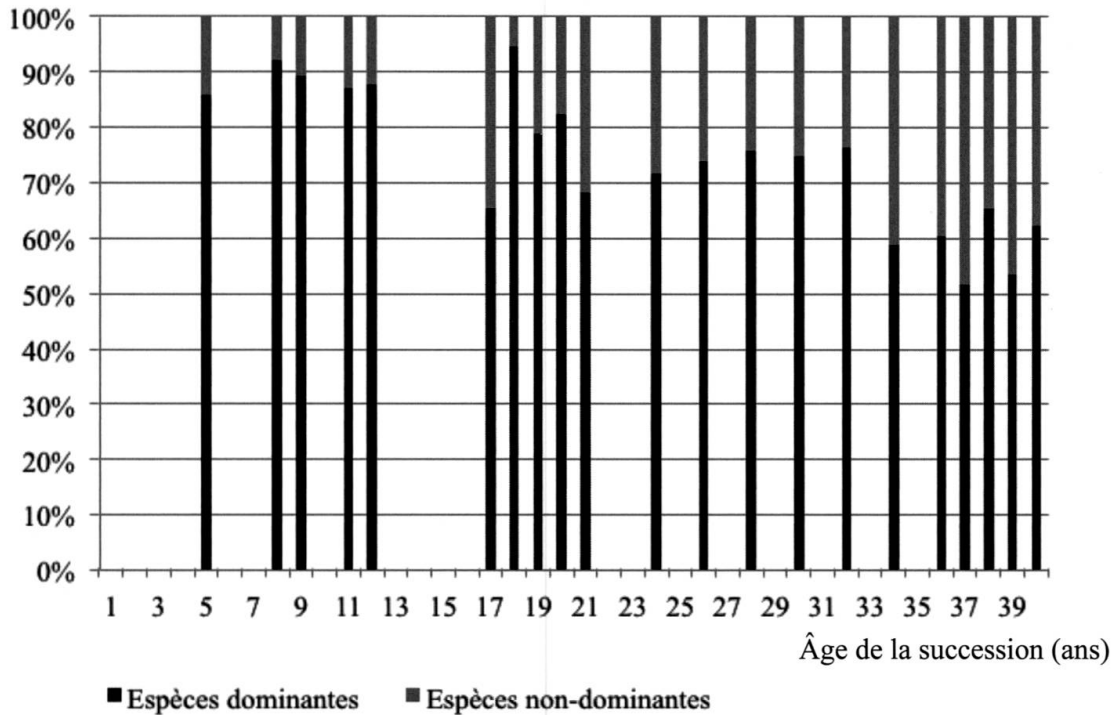


Figure 7 : Évolution de l'abondance relative des espèces dominantes et non-dominantes au cours de la succession ; cet indice de régularité ou «evenness» est un score cumulé (%).

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 intra-spécifique 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 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) 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, WESOŁOWSKI & TOMIALOJC 1997, WESOŁOWSKI *et al.* 2010).

L'évolution des principaux paramètres (richesse, abondance, diversité) 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, BAMFORD 1985, DECEUNINK & BAGUETTE 1991) ou de feuillus (FERRY & FROCHOT 1970, GLOWACINSKI 1975, MULLER 1985) (tableau 4). 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 mensiezii*, *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

Tableau 4: Comparaison de deux paramètres caractérisant la communauté avienne dans sept successions médio-européennes: trois de feuillus, trois de conifères et une mixte. R est la richesse spécifique moyenne et la densité moyenne D est donnée en nombre de territoires/10 ha. Seuls les stades de la succession jusqu'à environ 40 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.

Succession de la Chênaie à Charme – Pologne (GLOWACINSKI 1975)

Âge	1- 2.5	4 – 9	15	25 – 35
R	2.0	6.0	19.0	15.0
D	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
R	22.0	24.0	25.0	28.0	25.0
D	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
R	20.0	25.0	22.0	22.0
D	51.0	58.4	42.8	37.2

Succession de l'Epicéa – Slovaquie (TURCEK 1957)

Âge	1 – 5	6 – 20
R	12.0	14.0
D	21.4	35.8

Succession de l'Epicéa – Belgique (DECEUNINK & BAGUETTE 1991)

Âge	2	3 - 4	5 – 6	10	15	31	38 - 40
R	9.5	19.0	17.0	19.0	24.0	20.0	26.0
D	-	-	-	-	-	-	-

Succession de l'Epicéa de Sitka – Pays de Galles (BAMFORD 1985)

Âge	4 – 7	5 – 8	6 – 9	7 – 10	8 - 11
R	10.0	15.0	14.0	13.0	17.0
D	22.5	45.0	47.2	34.0	55.0

Succession mixte – Suisse (présent travail)

Âge	1 – 4	5 – 9	11 – 12	17 – 21	24 – 40
R	12.0*	14.0	13.5	15.6	21.2
D	-	71.7	47.9	48.3	80.0

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 (ZOLLINGER 1996).

Le rythme d'évolution de la succession est rapide dans les peuplements dominés par les conifères, un peu moins soutenu dans les peuplements feuillus; quel que soit finalement le modèle évolutif durant les 40 premières années de la succession, une convergence apparaît, initiée par un groupe d'oiseaux forestiers généralistes (Troglodyte, Rougegorge, Merle noir, Fauvette à tête noire, Pouillot vélocé, Pinson des arbres) présents partout en Europe centrale.

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, WESOŁOWSKI *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 36-40 ans de notre succession, la parcelle abrite une jeune futaie mixte soumise à exploitation: la richesse moyenne de la communauté est de 23 espèces et sa densité moyenne vaut 83.3 T/10 ha; 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 al-leghaniensis*) 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), WESOŁOWSKI *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, la Fauvette grisette et le Pouillot fitis, 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.

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»! Cependant, la méthode de cartographie des territoires 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

- Déteçtabilité très variable (KÉRY & SCHMID 2004, 2006, KÉRY *et al.* 2005) : 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).
- Efficacité de l'observateur dans l'écoute, dans l'observation visuelle et dans l'interprétation 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 interpersonnelle 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).

Ces «territoires-papier» sont des approximations plus ou moins grossières et 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). Dans notre étude à long terme, 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).

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, WESOLOWSKI *et al.* 1997, 2010), minimisant le risque de biais méthodologique. Notre étude répond à cette exigence et, avec 21 années de dénombrements réparties sur les quarante 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 Pucidés ou le Geai des chênes, 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'éco-tone 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 grisette. 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.

Notre durée moyenne des relevés (48 min/10 ha) peut paraître basse, comparée à celle notée dans des travaux comparables: 56 min/10 ha (MAYFIELD 1981), 60 min/10 ha (HOLMES *et al.* 1986), 120-150 min/10 ha (TOMIALOJC 1980, TOMIALOJC & WESOLOWSKI 1990), 120-230 min/10 ha (MOROZOV 1995), 200 min/10 ha (WINK & WINK 1986) ou 227 min/10 ha (MULLER 1979). 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.

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 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).

REMERCIEMENTS

Une reconnaissance très chaleureuse s'adresse à nos collègues de la Station ornithologique suisse, G. Hilke-Peter pour la réalisation de la figure 1, H. Schmid pour la mise à disposition de données météorologiques, M. Kéry et Ch. Marti pour leur aide efficace dans la recherche bibliographique, et V. Keller pour la traduction du résumé en anglais. Nos plus vifs remerciements vont à M. Meylan, adjointe technique à l'Inspection cantonale vaudoise des forêts, à S. Thalman de l'Institut WSL et à J.-Ph. Crisinel du triage forestier Mèbre-Talent pour leur disponibilité et les nombreuses informations fournies.

BIBLIOGRAPHIE

- 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., PHILLIPS B.N. & SEDDON A.J., 1985. Birds of restocked conifer plantations in Wales. *Journal of Applied Ecology* 22: 619-633.
- BIBBY C.J., BURGESS N.D., HILL D.A., & MUSTOE S.H., 2000. Bird Census Techniques. Academic Press, London. 270 p.
- CHESSEX C. & RIBAUT J.P., 1966. Evolution d'une avifaune suburbaine et test d'une méthode de recensement. *Nos Oiseaux* 28: 193-211.
- CRAWFORD H.S., HOOPER R.G. & TITTERINGTON R.W., 1981. Songbird responses to silvicultural practices in central Appalachian hardwoods. *Journal of Wildlife Management* 45: 680-692.
- DECEUNINCK B. & BAGUETTE M., 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.
- 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., HÖJMAN S.-G., KLAESSON P. & NILSSON L., 1976. The relationship between bird census results and the breeding population of birds in subalpine birch forests. *Ornis fennica* 53: 1-8.
- ENEMAR A., SJÖSTRAND, B. & SVENSSON S., 1978. The effect of observer variability on bird census results obtained by a territory mapping technique. *Ornis scand.* 9: 31-39.
- ENEMAR A., NILSSON L. & SJÖSTRAND B., 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., CAVALLIN B., NYHOLM E., RUDEBECK I. & THORNER A.M., 1994. Dynamics of a passerine bird community in a small deciduous wood, S Sweden, during 40 years. *Ornis Svec.* 4: 65-104.
- ENEMAR A., SJÖSTRAND B., ANDERSSON G. & VON PROSCHWITZ T., 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. & FROCHOT B., 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.
- FROCHOT B. & LOBREAU J.P., 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. & MARCHANT J.H., 1985. Species-specific problems of cluster analysis in British mapping censuses. In: TAYLOR K., FULLER R.J. & P.C. (Eds). Bird Census and Atlas Studies. BTO, Tring, pp. 83-86.
- GLOWACINSKI Z., 1975. Succession of bird communities in the Niepolomice Forest (Southern Poland). *Ekologia Polska* 23: 231-263.
- GLOWACINSKI Z., 1981. Secondary succession of birds in a maturing forest ecosystem. *Polska Akad. Nauk Ser. A, Nr* 26: 7-64.
- 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. & MÖNKKÖNEN M., 1990. Forest successions and bird communities: theoretical aspects and practical implications. In: KEAST A. (Ed.). Biogeography and ecology of forest bird communities. SPB Academic Publishing, The Hague: 299-318.
- 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.

- HOLMES R.T., SHERRY T.W. & STURGES F.W., 1986. Bird community dynamics in a temperate deciduous forest: Long-term trends at Hubbard Brook. *Ecol. Monographs* 56: 201-220.
- HOLMES R.T. & SHERRY T.W., 2001. Thirty-year bird population trends in an unfragmented temperate deciduous forest: importance of habitat change. *Auk* 118: 589-609.
- 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.
- KÉRY M. & SCHMID H., 2004. Monitoring programs need to take into account imperfect species detectability. *Basic Appl. Ecol.* 5: 65-73.
- KÉRY M., ROYLE J.A. & SCHMID H., 2005. Modeling avian abundance from replicated counts using binomial mixture models. *Ecological Applications* 15 (4): 1450-1461.
- KÉRY M. & SCHMID H., 2006. Estimating species richness: calibrating a large avian monitoring programme. *J. Appl. Ecol.* 43: 101-110.
- KÉRY M. & SCHMIDT B.R., 2008. Imperfect detection and its consequences for monitoring for conservation. *Community Ecology* 9 (2): 207-216.
- MAYFIELD H.F., 1981. Problems in estimating population size through counts of singing males. *Studies in Avian Biology* 6: 220-224.
- MOROZOV N.S., 1995. Inter-analyst variation in the combined version of the mapping method: the role of experience. *Acta Ornithol.* 29: 89-99.
- MULLER Y., 1979. Étude qualitative et quantitative de l'avifaune nicheuse d'une forêt mixte de 10 ha dans les Vosges du Nord. *Ciconia* 3: 95-115.
- MULLER Y., 1985. L'avifaune forestière nicheuse des Vosges du Nord. Sa place dans le contexte médio-européen. Thèse, Université de Dijon. 318 p.
- 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.
- 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.
- SCHIECK J., 1997. Biased detection of bird vocalizations affects comparisons of bird abundance among forested habitats. *Condor* 99: 179-190.
- SCHMID H., ZBINDEN N. & KELLER V., 2004. Surveillance de l'évolution des effectifs des oiseaux nicheurs répanus en Suisse. Station ornithologique suisse, Sempach. 24 p.
- STRELKE W.K. & DICKSON J.G., 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.
- TOMIALOJC L., 1980. The combined version of the mapping method. In: OELKE H. (Ed.). Bird census work and nature conservation. Göttingen: 92-106.
- TOMIALOJC L. & WESOLOWSKI T., 1990. Bird communities of the primaeval temperate forest of Bialowieza, Poland. In: KEAST A. (Ed.). Biogeography and ecology of forest bird communities. SPB Academic Publishing, The Hague: 141-165.
- TURCEK F.J., 1957. The bird succession in the conifer plantations on mat-grass land in Slovakia. *Ibis* 99: 587-593.
- WESOLOWSKI T. & TOMIALOJC L., 1997. Breeding bird dynamics in a primaeval temperate forest: long-term trends in Bialowieza National Park (Poland). *Ecography* 20: 432-453.
- WESOLOWSKI T., MITRUS C., CZESZCZEWIK D. & ROWINSKI P., 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.
- WINK M. & WINK C., 1986. Diversität und Abundanz der Vogelgesellschaften von Buchen-Eichen-Hochwäldern in Relation zu Exposition, Vegetation und Höhenlage. *Ökol. Vögel* 8: 179-188.
- 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.