

Zeitschrift: Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss forestry journal = Journal forestier suisse
Herausgeber: Schweizerischer Forstverein
Band: 166 (2015)
Heft: 4

Artikel: Quarante ans de suivi de l'avifaune forestière nicheuse d'un chablis
Autor: Zollinger, Jean-Luc
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-1097536>

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: 01.05.2026

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

Quarante ans de suivi de l'avifaune forestière nicheuse d'un chablis

Jean-Luc Zollinger Romanel-sur-Lausanne (CH)*

Quarante ans de suivi de l'avifaune forestière nicheuse d'un chablis

A la suite d'une tempête, une succession forestière secondaire a été suivie durant 40 ans (1974–2013) dans un chablis du Plateau vaudois, du stade de la plantation jusqu'au stade de la jeune futaie. Un peuplement mixte comportant 77% de conifères (quatre espèces) et 23% de feuillus (deux espèces) s'est développé. 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: les recensements printaniers ont permis d'observer 41 espèces nicheuses. Cette étude à long terme documente l'évolution de la richesse spécifique (de 12 à 25 espèces) et de la densité (de 35.9 à 98.4 territoires/10 ha) de la communauté avienne au long de la succession; la courbe d'évolution de ces deux paramètres est clairement bimodale: premier pic avec l'installation des espèces d'habitats semi-ouverts, deuxième pic avec l'arrivée des espèces purement forestières. La communauté est dominée par un groupe de sept espèces plutôt généralistes, très fréquentes et abondantes. Pour renforcer la diversité d'oiseaux nicheurs tout au long de la succession, les aménagements sylvicoles suivants ont fait leurs preuves: maintenir les souches, quelques chandelles et des îlots d'arbres âgés, replanter les essences par groupes et limiter drastiquement les soins culturaux durant les cinq premières années; privilégier sur le Plateau les peuplements feuillus ou mixtes (<50% de conifères) de structure d'âges diversifiée, et bien éclaircis.

Keywords: breeding birds community, forest secondary succession, hurricane, forestry measures

doi: 10.3188/szf.2015.0253

* Ch. du Bochet 16, CH-1032 Romanel-sur-Lausanne, courriel jl.zollinger@bluewin.ch

Depuis un demi-siècle, la survenue d'événements météorologiques violents dans les forêts suisses s'est accélérée: aux traditionnelles tempêtes de bise ou de foehn sont venus s'ajouter les ouragans Viviane, en février 1990, et surtout Lothar, en décembre 1999. De nombreux peuplements forestiers vieillissants ont cédé leur place à des successions secondaires issues de reboisements, dont les communautés d'oiseaux nicheurs ont très rarement été étudiées à long terme sur le Plateau suisse. En avril 1972, une violente tempête de bise renversa 13 ha contigus d'une futaie vieillissante d'épicéas (*Picea abies*), à 13 km au nord-ouest de Lausanne: le Service cantonal vaudois des forêts expérimenta en 1973–1974 dans ce chablis un reboisement mixte en mosaïque avec six essences plantées. Dès le printemps 1977, nous avons mis en place un suivi à long terme de l'avifaune nicheuse: cette étude en temps réel, étalée sur 40 ans, a l'avantage de refléter l'évolution spatio-temporelle naturelle de la succession, de documenter l'effet des mesures sylvicoles

initiales et d'intégrer l'influence d'aléas météorologiques majeurs (Lothar). Les oiseaux sont des éléments passifs dans la succession et suivent les changements de la végétation: vu qu'ils sont mobiles et ont majoritairement une durée de vie courte, les phénomènes impliqués dans la succession avifaunistique opèrent à une autre échelle spatio-temporelle que ceux de la succession végétale (Helle & Mönkkönen 1990). Produite par une catastrophe naturelle ou par l'exploitation forestière, une succession secondaire débute dans un site précédemment occupé par de la végétation; régénérées naturellement ou replantées, les successions dans les forêts soumises à la sylviculture présentent une grande variabilité liée aux conditions géographiques, climatiques ou édaphiques. La complexité de la végétation (hauteur, stratification, structure) augmente en cours de développement et la croissance est plus forte dans les jeunes stades (fourré et perchis) du développement.

Les communautés d'oiseaux nicheurs ont été bien étudiées en Europe dans les successions de feuil-

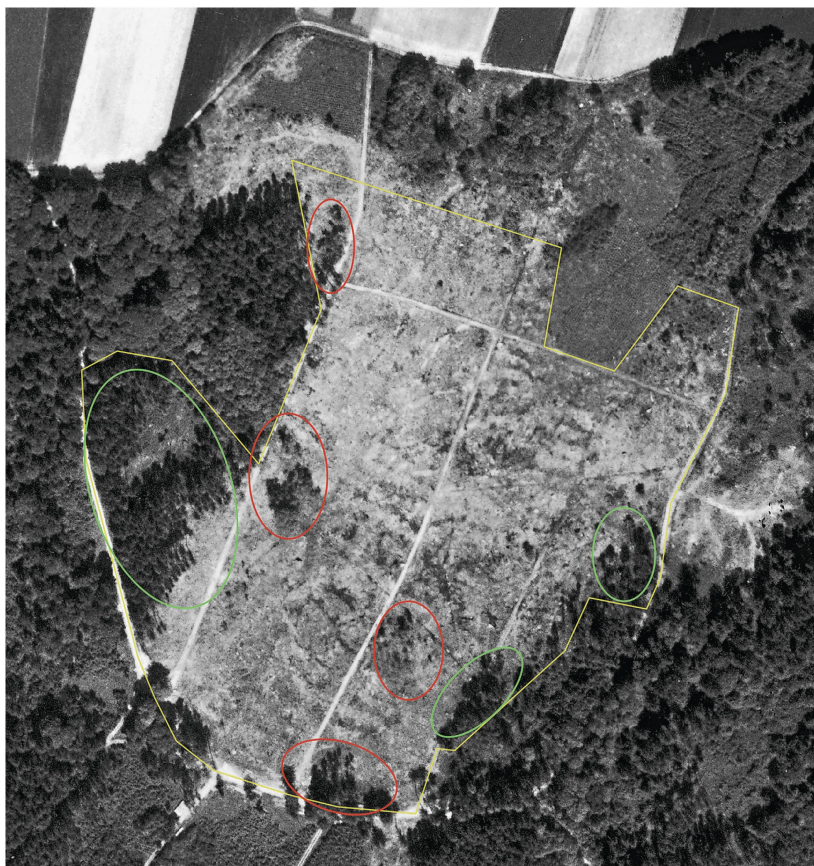


Fig. 1 Vue aérienne de la parcelle (limite des 9.2 ha étudiés en jaune), prise le 4 juin 1974, soit 25 mois après la tempête et deux mois après la fin des plantations. Les ellipses rouges signalent les quatre îlots de feuillus ayant résisté à la tempête et précieusement conservés; les ellipses vertes délimitent les ultimes placettes de vieux épicéas, exploitées à fin 1974 afin de compléter les plantations. Reproduit avec l'autorisation de swisstopo (BA140394)

lus (Ferry & Frochot 1970, Frochot 1971, Hope Jones 1972, Glowacinski 1975, Muller 1985) et de conifères (Haapanen 1965, Moss et al 1979, Bamford 1985, Bibby et al 1985, Muller 1985, Helle 1985, Helle & Mönkkönen 1986, Deceuninck & Baguette 1991); étonnamment, 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). Dans cette contribution, nous présentons quelques généralités sur la communauté d'oiseaux nicheurs en cours de succession, nous évaluons l'influence du peuplement en mosaïque sur la structure de la communauté, nous discutons de certains aménagements de la parcelle réalisés par les forestiers sous l'angle de la biodiversité, nous relevons quelques effets de Lothar sur la succession, tant végétale qu'avifaunistique.

Cadre de l'étude

Le chablis étudié (coordonnées 6°36 E; 46°36 N) se situe dans la forêt cantonale d'Orjulaz VD, à une altitude de 600 m ± 2 m, dans la tranche altitudinale médiane de l'étage submontagnard (Horisberger & Clot 2009): la parcelle d'étude (limitée à

9.2 ha des 13 ha versés) et la futaie mixte environnante reposent sur des collines molassiques basses, au relief assez plat; le peuplement se développe sur un sol brun à brun lessivé ± hydromorphe. Le faciès phytosociologique de la station comportait à l'origine >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, plus hygrophiles; les dépressions humides de la forêt environnante sont riches en frêne (*Fraxinus excelsior*), bouleau pendant (*Betula pendula*) et aulne glutineux (*Alnus glutinosa*). La figure 1 montre l'état de la surface de 13 ha 25 mois après la tempête et deux mois après la fin des replantations. Au printemps 1973 (un an après la tempête), les bois d'épicéa déracinés et cassés sont façonnés et évacués; les souches, versées ou non, sont laissées sur place. En août 1973 a 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 est replantée avec 77% de conifères (épicéa, sapin de Douglas [*Pseudotsuga menziesii*], mélèze [*Larix decidua*], sapin blanc [*Abies alba*]) et 23% de feuillus (érable sycomore [*Acer pseudoplatanus*] et aulne glutineux), sous la forme d'une mosaïque de placettes homogènes. De 1974 à 1978, les soins culturels sont drastiquement limités: 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 racemosa*], viorne obier [*Viburnum opulus*] et chèvrefeuille à balais [*Lonicera xylosteum*]). 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, et les jeunes plants sont accompagnés par un recrû vigoureux de sureau rouge (*Sambucus racemosa*) et de noisetier (*Corylus avellana*).

Entre 5 et 20 ans d'âge, la composition et la physionomie de la végétation de la jeune succession évoluent rapidement sous l'effet conjugué de la dynamique naturelle et des nombreuses interventions sylvicoles (voir détails dans Zollinger 1996); des interventions significatives (élagage, dégagement, éclaircie sélective) ont eu lieu lors de 20 des 40 premières années, avec une accélération du rythme lors des 15 dernières années.

Dans l'optique de l'actuelle stratégie de conservation de la biodiversité, trois mesures prises dans cette parcelle expérimentale peuvent être considérées avec le recul comme innovantes pour l'époque:

Année d'étude	1978	1981	1982	1984	1985	1990	1991	1992	1993	1994	1997	1999	2001	2003	2005	2007	2009	2010	2011	2012	2013	Dominance moyenne (en %)	
	Age succession	5	8	9	11	12	17	18	19	20	21	24	26	28	30	32	34	36	37	38	39		40
Pigeon ramier <i>Columba palumbus</i>																							
Tourterelle des bois <i>Streptopelia turtur</i>			1	1	1	1			0.5	1	2.5	1	1.5	1.5	2	1							
Coucou gris <i>Cuculus canorus</i>											1					1							
Pic cendré <i>Picus canus</i>			0.5																			0.03	
Pic vert <i>Picus viridis</i>																						0.1	
Pic noir <i>Dryocopus martius</i>											1											0.05	
Pic épeiche <i>Dendrocopos major</i>									0.5	1				0.5	1	1	1	1.5	1	1.5	1	0.7	
Pipit des arbres <i>Anthus trivialis</i>																						0.78	
Troglodyte <i>Troglodytes troglodytes</i>	5	2	1	2																			
Accenteur mouchet <i>Prunella modularis</i>	2	1.5	1			1.5	3.5	1.5	4.5	4.5	3.5	3.5	5	5	6.5	4.5	2	3	3.5	3.5	2	4.83	
Rougegorge <i>Erithacus rubecula</i>	4.5	5	4.5	6	2	3	3	2	2	4	2.5	2.5	2.5	1.5	2	1	2	1	2	1	1.5	4.31	
Merle noir <i>Turdus merula</i>	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	8.44	
Grive musicienne <i>Turdus philomelos</i>	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	10.68	
Grive draine <i>Turdus viscivorus</i>		1	2	3	2	4	3	1	1	2	6.5	6	5.5	5	3	5	3	3	3.5	3.5	4	5.07	
Hypolaïs icterine <i>Hippolais icterina</i>														1	0.5	1	1.5	2	1		0.5	0.55	
Fauvette à tête noire <i>Sylvia atricapilla</i>	1																					0.08	
Fauvette des jardins <i>Sylvia borin</i>	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	10.42	
Fauvette grisette <i>Sylvia communis</i>	8	10	15.5	6	6	2.5	1		2	1				1				3	0.5	1	1.5	5.03	
Pouillot véloce <i>Phylloscopus collybita</i>	1																					0.08	
Pouillot fitis <i>Phylloscopus trochilus</i>	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	4	3.5	2.5	6.88
Roitelet huppé <i>Regulus regulus</i>	4	4	5	4	3	2																1.87	
Roitelet triple-bandeau <i>Regulus ignicapillus</i>								1	1	2	6	5	3.5	4.5	2	3.5	4	4.5	5.5	4	1.5	3.41	
Gobemouche gris <i>Muscicapa striata</i>																						4.07	
Mésange à longue queue <i>Aegithalos caudatus</i>															2	1						0.2	
Mésange nonnette <i>Poecile palustris</i>																		1	2	3	1.5	0.06	
Mésange boréale <i>Poecile montanus</i>		1									1	1	1					1	2	3	1.5	0.67	
Mésange huppée <i>Lophophanes cristatus</i>										1	3	2	1	1		2	1	2.5	1.5	1.5	1	0.21	
Mésange noire <i>Periparus ater</i>																						1.14	
Mésange bleue <i>Cyanistes caeruleus</i>																						4.18	
Mésange charbonnière <i>Parus major</i>	1				0.5																	0.71	
Sittelle torchepot <i>Sitta europaea</i>																						1.96	
Grimpereau des bois <i>Certhia familiaris</i>																						0.11	
Loriot d'Europe <i>Oriolus oriolus</i>																						0.19	
Pie-grièche écorcheur <i>Lanius collurio</i>	0.5																					0.34	
Geai des chênes <i>Garrulus glandarius</i>																						0.04	
Cornelle noire <i>Corvus corone</i>																						1.25	
Pinson des arbres <i>Fringilla coelebs</i>																						0.14	
Verdier d'Europe <i>Carduelis chloris</i>																						10.23	
Chardonneret élégant <i>Carduelis carduelis</i>	1																					0.39	
Linotte mélodieuse <i>Carduelis cannabina</i>	4	7	9	1	0.5																	0.08	
Bruant jaune <i>Emberiza citrinella</i>	13	12	13	6	2																	2.99	
Densité (nb de territoires/10 ha)	65.2	69	81	59.8	35.9	56.5	40.8	49.5	42.9	51.6	84.8	77.2	73.9	71.7	73.4	83.2	73.9	92.4	85.3	98.4	66.3		
Nombre d'espèces nicheuses	16	12	14	14	13	17	12	15	17	17	20	18	19	18	18	25	21	24	24	24	24	22	

Tab. 1 Evolution de la densité (nombre de territoires/10 ha) et de la richesse (nombre d'espèces nicheuses) au cours de la succession, pour les 41 espèces nicheuses rencontrées. Les espèces dominantes ($\geq 5\%$ d'abondance relative) sont figurées en gras, et la case plus claire indique l'âge de la première apparition de l'espèce comme nicheuse lors des relevés. La dernière colonne indique la dominance moyenne (ou abondance relative moyenne en %) de l'espèce au long de la succession.



Fig. 2 Une souche déracinée en cinquième année de végétation (photo mai 1978) dans une placette d'épicéas, envahie par les ronces et les chèvrefeuilles: ces structures augmentent fortement l'offre en postes de chant et sites de nidification.

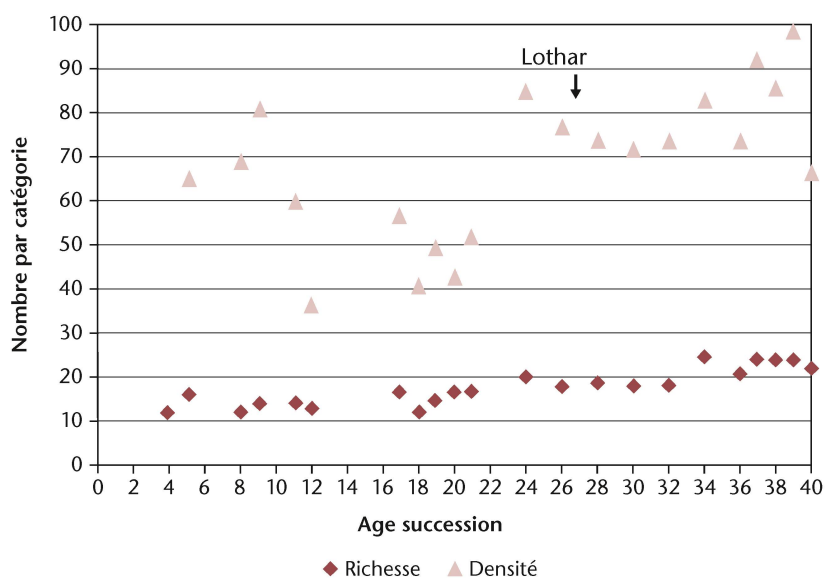


Fig. 3 Evolution comparée de la richesse spécifique (nombre d'espèces nicheuses) et de la densité (nombre de territoires/10 ha) de la communauté avienne au cours de la succession. La flèche situe l'ouragan Lothar en fin de 26^e saison de végétation.

- Le maintien de toutes les souches (parfois de grande taille, figure 2)
- Le maintien de quatre îlots arborisés de feuillus (frênes et aulnes glutineux) épargnés par la tempête et bien visibles sur la figure 1
- La limitation des soins culturaux durant les cinq premières années

Méthode

Pour documenter quantitativement l'évolution à long terme de l'assemblage des populations d'oiseaux nicheurs de cette jeune succession, notre

choix s'est porté sur la méthode de cartographie des territoires: dès le printemps 1978, nous l'avons utilisée en appliquant les instructions édictées par Enemar (1959) et l'IBCC (1969), puis les améliorations proposées par Tomialojc (1980). Sur cette parcelle de 9.2 ha, 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 comptages par saison (valeurs extrêmes 9 et 17, pas de corrélation entre nombres de comptages et de territoires cartographiés); ceux-ci se sont déroulés sur un parcours de 1520 m de long, empruntant exclusivement les chemins, de façon que tout point de la parcelle recensée se trouve à 50 m au maximum de l'observateur cheminant lentement. Lors d'un relevé de terrain, tous les contacts auditifs et visuels avec les oiseaux sont reportés sur un plan à l'échelle 1:2500; en fin de saison, une carte par espèce regroupe toutes les observations de l'ensemble des relevés de terrain. Ces cartes spécifiques permettent d'identifier les nuages de contacts matérialisant les territoires théoriques (ou territoires-papier): elles fournissent une estimation fiable du nombre réel de territoires de chacune des espèces nicheuses (O'Connor 1981, Enemar et al 1994). Nous renvoyons le lecteur intéressé par une description exhaustive de notre méthode à une publication en cours¹.

Résultats

Les espèces nicheuses

41 espèces nicheuses ont été observées sur les 9.2 ha étudiés. Le tableau 1 détaille l'évolution au long de la succession de deux paramètres caractérisant la communauté: la richesse spécifique (nombre d'espèces nicheuses) et la densité totale (nombre de territoires/10 ha). La richesse spécifique annuelle a varié de 12 (à 4, à 8 et 18 ans) à 25 espèces (à 34 ans): elle croît rapidement entre les stades de la plantation et du jeune fourré (cinq ans) grâce à la juxtaposition de deux cortèges d'espèces nicheuses, les oiseaux de milieux ouverts ou de buissons bas (p. ex: le pipit des arbres [*Anthus trivialis*] d'une part et les oiseaux des formations arbustives (p. ex: la fauvette des jardins [*Sylvia borin*] d'autre part. La richesse régresse légèrement à la transition des stades du fourré âgé au jeune perchis, puis recommence à augmenter, entre la 15^e et la 20^e année, avec l'arrivée progressive des espèces purement forestières (exemple: le pinson des arbres [*Fringilla coelebs*] dans le perchis âgé. La figure 3 révèle une courbe de variation de la densité clairement bimodale: celle-ci culmine à 81 terri-

¹ ZOLLINGER J-L (SUBMITTED) Etude d'une succession secondaire forestière: méthodologie et structure de la communauté des oiseaux nicheurs. Bull Soc vaud Sc nat 95.

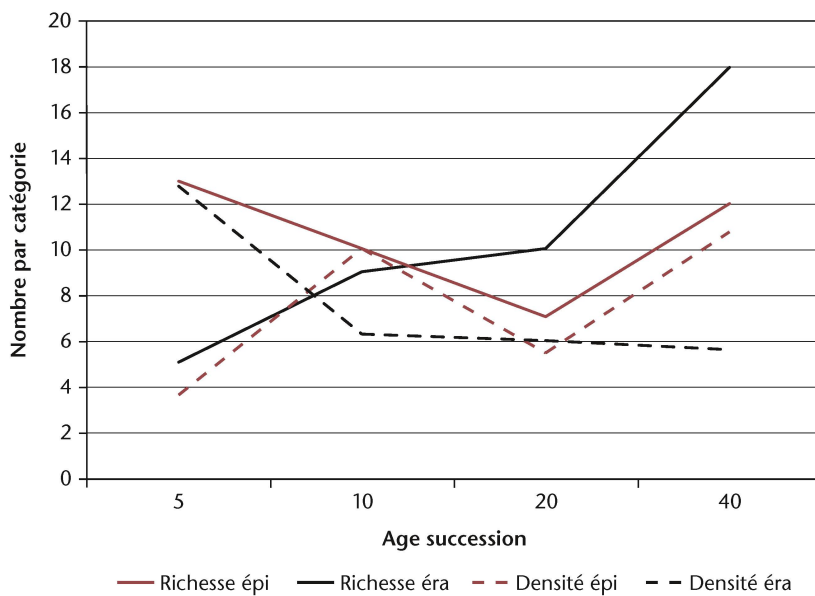


Fig. 4 Comparaison de la richesse (nombre d'espèces nicheuses) et de la densité (nombre de territoires/10 ha) à quatre stades (5, 10, 20 et 40 ans) de la succession, dans une placette d'épicéa (*Picea abies*, épi) et une placette d'érable sycomore (*Acer pseudoplatanus*, éra).

Espèce nicheuse	Nombre de territoires en zone fauchée	Nombre de 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

Tab. 2 Répartition des territoires des espèces nicheuses en fonction des soins cultureux (zone fauchée vs zone non fauchée) pour l'année 1978 (stade cinq 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.

toires/10 ha au stade neuf ans avant de s'effondrer (35,9 T/10 ha à 12 ans), puis de repartir irrégulièrement à la hausse pour atteindre 98,4 T/10 ha au stade 39 ans; il apparaît que la jeune succession est incroyablement dynamique jusque vers 8-9 ans, et marquée par une colonisation explosive de la flore et de l'avifaune nicheuse. Entre 12 et 15 ans, le fourré âgé est déserté par toutes les espèces très spécialisées des

buissons bas (fauvette des jardins, linotte mélodieuse [*Carduelis cannabina*] et bruant jaune [*Emberiza citrinella*]) à cause de la fermeture du milieu, et n'attire pas encore les espèces du perchis et surtout de la futaie.

Sept espèces régulières, plutôt généralistes, ont une fréquence >90% (présentes 20 à 22 fois lors de 22 années de relevés) au cours de la succession et contribuent pour 35.8% à 70.6% (moyenne 50.4% ± 9.08%) à l'abondance de la communauté: ce sont des oiseaux forestiers sédentaires (troglodyte mignon [*Troglodytes troglodytes*], merle noir [*Turdus merula*]), ou migrateurs à courte distance (accenteur mouchet [*Prunella modularis*], rougegorge [*Erithacus rubecula*], grive musicienne [*Turdus philomelos*], fauvette à tête noire [*Sylvia atricapilla*], pouillot véloce [*Phylloscopus collybita*]). Enfin, sur la durée de la succession, seules huit espèces affichent une densité relative moyenne (ou dominance moyenne) >5%: trois espèces (merle noir, fauvette à tête noire, pinson des arbres) assurent plus de 30% de la densité communautaire moyenne; à l'inverse, 21 espèces ont une dominance moyenne inférieure à 1%.

L'influence des essences replantées

Un peuplement mixte et varié ayant été privilégié au moment de la replantation, au détriment d'un peuplement pur 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 4 stades de la succession (5, 10, 20 et 40 ans), la figure 4 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. Dans les érables sycomores, la richesse régresse jusqu'au stade 20 ans avant de repartir à la hausse, et la densité chute avant de se stabiliser, conjointement à l'évolution de la densité des sylviidés.

L'influence du fauchage en début de succession

Durant la saison de reproduction 1978 (cinquième année de végétation), nous avons cartographié les surfaces fauchées dans les placettes en peuplement pur d'épicéa (45% de la surface totale), parallèlement au monitoring des oiseaux nicheurs; les placettes des cinq autres essences (dont les sapins blanc et les douglas) n'ont pas été fauchées (55% de la surface totale). Pour les 16 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 2 présente la ré-



Fig. 5 Vue sur un des bouquets de feuillus épargné par la tempête, au début de la cinquième 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 (photo mai 1978).

partition 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

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 fourré de notre succession, ces trois espèces ont amplement profité des quatre îlots arborisés (frêne, aulne glutineux) épargnés par

la tempête (figure 5) et offrant des refuges élevés disséminés sur la parcelle, en complément des lisières de futaies bordières. La figure 6 illustre la répartition des territoires des trois espèces au stade cinq ans: la comparaison entre les positions respectives des îlots et des territoires est parlante. Par ailleurs, la mésange charbonnière (*Parus major*) 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 Viviane (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. 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 cassés: les placettes trop durement touchées ont été nettoyées et replantées en feuillus (érable sycomore [*Acer pseudoplatanus*]). Après le passage de Lothar, la strate arborescente 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 7 montre que des espèces abondantes du fourré (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 [*Phylloscopus trochilus*],

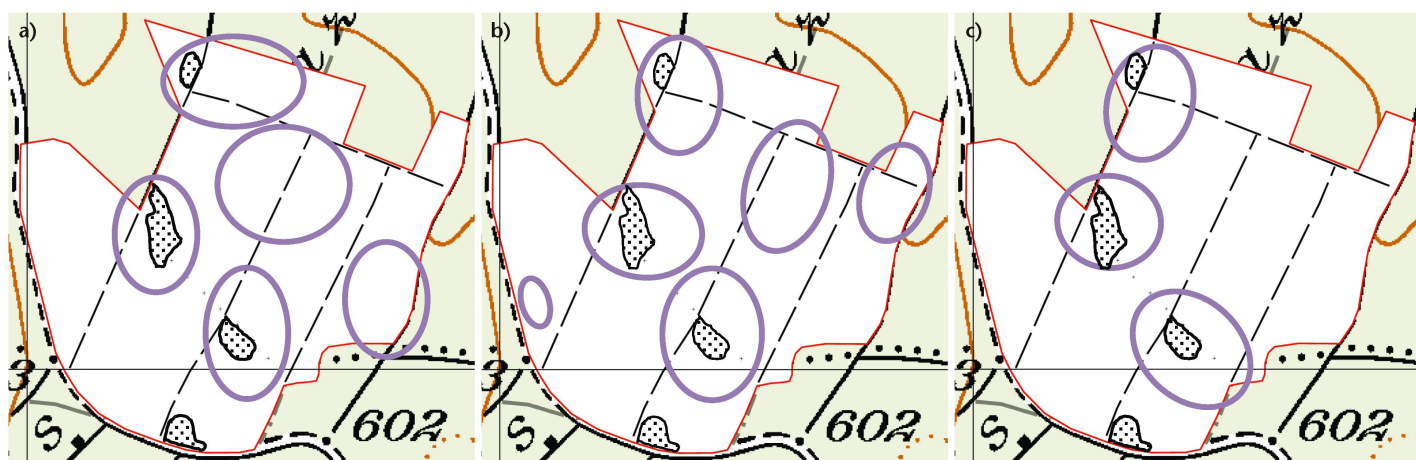


Fig. 6 Répartition des territoires (ovales violets) du pipit des arbres (*Anthus trivialis*, 6a), du merle noir (*Turdus merula*, 6b), et de la fauvette à tête noire (*Sylvia atricapilla*, 6c), en lien avec l'emplacement des quatre îlots arborisés (trame pointillée) dans la parcelle (délimitée en rouge). Cartographies de 1978, 5^e année de la succession.

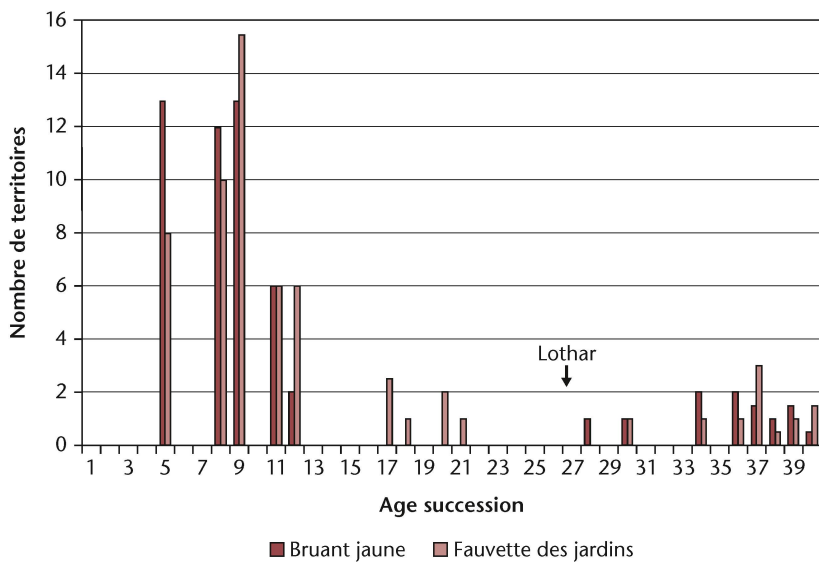


Fig. 7 Influence de l'ouragan Lothar sur l'abondance en cours de succession de deux espèces spécialistes des buissons et du taillis: le bruant jaune (*Emberiza citrinella*) est réapparu après 15 ans d'absence et la fauvette des jardins (*Sylvia borin*) après huit ans d'absence.

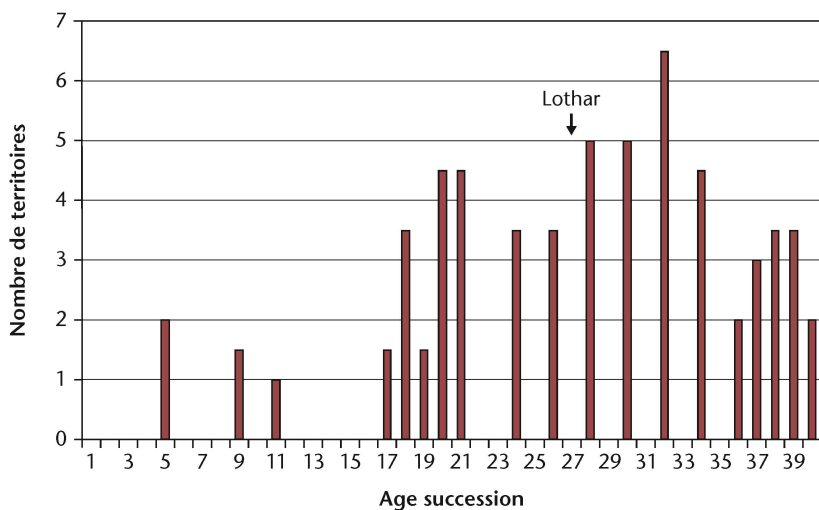


Fig. 8 Evolution de l'abondance du troglodyte mignon (*Troglodytes troglodytes*) en cours de succession, une espèce appréciant les chablis dégagés et riches en souches, troncs cassés et tas de branches; Lothar a favorisé cette espèce durant six ans.

linotte mélodieuse) ne sont pas revenues dans la parcelle. Un bénéficiaire semble être le troglodyte mignon (figure 8), 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).

Discussion

Dans ce peuplement mixte étudié sur le Plateau suisse, l'évolution à caractère bimodal de la richesse et surtout de la densité de la communauté avienne est due à la succession de deux avifaunes partiellement distinctes (milieux ouverts bas versus forêt) autour d'une transition pauvre, au stade du perchis: celle-ci est caractérisée par des espèces

répandues et abondantes qui dominent 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). Dans notre parcelle, la part des conifères (77% au départ) a nettement baissé et les feuillus ont largement infiltré les épicéas, à la faveur de micro clairières (figure 9): grâce à la plantation en mosaïque et à une structure plus variée, cette jeune futaie mixte abrite déjà un tiers d'espèces hautement régulières dans les forêts feuillues (Mosi-mann et al 1987), parmi les 41 espèces de notre succession. Les forêts mixtes sont plus diversifiées que celles de conifères, car elles attirent, à des densités toutefois faibles, des espèces typiques des forêts de feuillus; 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). Pour favoriser l'implantation de ces espèces inféodées aux feuillus, un peuplement mixte ne devrait pas abriter plus de 50% de conifères: il est essentiel d'enrichir la structure, aussi bien verticale qu'horizontale, des peuplements forestiers en conservant si possible de vieux arbres même morts, en ouvrant la canopée et en favorisant une riche strate arbustive, donc en augmentant leur stratification (Christen 1983, Fuller 1990).

Lors de l'exploitation du chablis, des aménagements sylvicoles judicieux diversifient la qualité avifaunistique dès le début de la succession: le maintien des souches et des chandelles attire les espèces cavernicoles et offre des ressources alimentaires (Dickson et al 1983, Muller 2005, 2008), 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) fixe les espèces rebutées par les buissons bas ou amatrices de postes de chant élevés (Fuller 1990, Glutz von Blotzheim 2001), l'absence de fauchage dynamise les espèces appréciant les buissons bas; l'exploitation intégrale des grumes est le mode le moins favorable à l'avifaune (Muller 2008). Parmi les espèces généralistes liées au sous-bois (fauvette à tête noire, pouillot véloce), l'éventuel effet de Lothar est masqué par les fluctuations interannuelles de leurs populations: à une échelle aussi locale, il est difficile d'identifier des espèces forestières ayant réellement profité de l'ouragan, excepté le troglodyte. Mais Lothar n'a pas provoqué de brusque effondrement de la communauté nicheuse, tout au plus une légère baisse de densité et une stabilisation de la richesse durant les six années suivantes (voir tableau 1, figure 3): les espèces ont simplement adapté leur distribution spatiale à la nouvelle structure de la végétation arborescente.



Fig. 9 Placette d'épicéas de 40 ans fortement éclaircie: la clairière profite aux frênes et aux aulnes glutineux, et favorise la croissance d'une strate arbustive variée. A l'arrière-plan au centre du cliché, les arbres envahis de lierre sont les survivants de la tempête de 1972 et forment un des bouquets d'arbres conservés (photo mars 2014).

Le tableau 3 compare les jeunes successions de trois chablis suisses et trois français, dont plusieurs paramètres différents (altitude, surface, découpage temporel des stades, mode d'exploitation), et mentionne les spécialités, soit les espèces présentes dans une seule succession à l'exclusion des cinq autres. Il n'y a pas vraiment de schéma évolutif commun entre les trois successions suisses (il y a néanmoins similitude entre les deux successions du Plateau concernant la baisse de densité au stade du perchis (20–30 ans), et les résultats français révèlent avant tout l'importance du mode d'exploitation des chablis. Le seul phénomène indiscutable dans toutes ces successions est le caractère explosif de la colonisation des stades ouverts et semi-ouverts (<10 ans); la composition des communautés aviennes des jeunes stades (<10 ans) est beaucoup plus variable que celle des stades âgés (futaies): chaque succession démarre, au niveau régional, avec son propre cortège particulier d'espèces, puis il y a convergence entre les successions au stade climacique (Blondel & Farré 1988). Enfin, les six successions comparées possèdent déjà à partir du stade 20 ans douze espèces communes: Le troglodyte mignon, l'accenteur mouchet, le rouge-gorge, le merle noir, les fauvettes à tête noire et des jardins, les pouillots véloce et fitis, les mésanges nonnette (*Poecile palustris*), bleue (*Cyanistes caeruleus*) et charbonnière, le pinson des arbres; cette cohorte représente le noyau de convergence des six successions en direction du climax (Blondel & Farré 1988). Les

Chablis du Plateau (620 m, 11.4 ha) – Soleure (Christen 2003)												
Age	7 ± 4		14 ± 4		21 ± 4		28 ± 4					
Richesse totale	27		25		21		22					
Densité	125		90		82		78					
Spécialités	Aucune											
Chablis du Plateau (600 m, 9.2 ha) – Vaud (présent travail)												
Age	1–4		5–9		11–12		17–21		24–32		34–40	
Richesse moyenne	–		14		13.5		15.6		18.6		23.3	
Richesse totale	12		20		16		22		27		31	
Densité	–		71.7		47.9		48.3		76.2		83.3	
Spécialités	Pic cendré, hypolaïs ictérine											
Chablis des Préalpes (750–911 m, 38 ha) – Schwyz (Glutz von Blotzheim 2001)												
Age	8		11		14		17–18					
Richesse totale	23		24		27		27					
Densité	53		53		62		49.5					
Spécialités	Pic tridactyle, grive litorne, mésange alpestre											
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)							
Age	2		7		2		7		2		7	
Richesse totale	25		22		22		28		19		22	
Densité	93.2		89		47.1		94		18.5		38	
Spécialités	Etourneau sansonnet		Aucune		Aucune		Aucune		Torcol fourmilier		Torcol fourmilier	

Tab. 3 Comparaison de la richesse totale (nombre total d'espèces nicheuses) et de la densité (nombre de territoires/10 ha) dans six successions consécutives à des chablis, trois situées en Suisse et trois en France voisine. Les spécialités sont les espèces propres à une succession et totalement absentes des cinq autres. Les trois successions vosgiennes permettent d'évaluer l'influence du mode d'exploitation du chablis après Lothar. Dans la succession vaudoise, la richesse moyenne est obtenue grâce aux diverses années recensées d'un même stade temporel.

particularités de nombreuses successions de conifères ou de feuillus à l'échelle européenne sont bien documentées (Muller 1985, Zollinger 1996, submitted²). Les successions écologiques n'ont pratiquement pas de caractéristiques universelles au niveau de la communauté (Horn 1974, Helle 1989), mais il est prouvé qu'il existe une grande diversité de successions forestières en fonction des conditions géographiques, climatiques, édaphiques et botaniques locales (Glowacinski & Järvinen 1975, Muller 1985, Helle & Mönkkönen 1990): la variabilité s'accroît encore selon que le peuplement est régénéré naturellement ou replanté dans les successions sylvicoles (Helle & Mönkkönen 1990).

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 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. ■

Soumis: 3 décembre 2014, accepté (avec comité de lecture): 29 janvier 2015

Remerciements

Nous remercions vivement M. Meylan de l'inspection cantonale vaudoise des forêts et J-Ph. Crisinel du triage forestier Mèbre-Talent pour leur disponibilité et les nombreuses informations fournies. Une reconnaissance chaleureuse s'adresse à S. Thalmann et C. Matter de l'institut fédéral WSL et à C. Marti de la Station ornithologique suisse pour leur aide efficace dans la recherche bibliographique, ainsi qu'à V. Keller de la Station ornithologique suisse pour la traduction des résumés.

² ZOLLINGER J-L (SUBMITTED) Etude d'une succession secondaire forestière: méthodologie et structure de la communauté des oiseaux nicheurs. Bull Soc vaud Sc nat 95.

Références

- BAMFORD R (1985)** Factors affecting the songbird communities of young conifer plantations. *Nature in Wales* 4: 82–87.
- BIBBY CJ, PHILLIPS BN, SEDDON AJ (1985)** Birds of restocked conifer plantations in Wales. *J Appl Ecol* 22: 619–633.
- BLONDEL J, FARRÉ H (1988)** The convergent trajectories of bird communities along ecological successions in european forests. *Oecologia* 75: 83–93.
- 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.
- CLOT F (2009)** La fiche descriptive d'association: l'exemple de la hêtraie à aspérule. *Schweiz Z Forstwes* 160: s18–s23. doi: 10.3188/szf.2009.s0018
- DECEUNINCK B, BAGUETTE M (1991)** Avifaune nicheuse de la séquence de l'Epicéa (*Picea abies*) dans la région du Plateau des Tailles (Province du Luxembourg). *Aves* 28: 189–207.
- DICKSON JG, CONNER RN, WILLIAMSON JH (1983)** Snag retention increases bird use of a clear-cut. *J Wildlife Manage* 47: 799–804.
- EIBERLE K, VON HIRSCHHEYDT J (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* 2 (Suppl). 119 p.
- ENEMAR A, CAVALLIN B, NYHOLM E, RUDEBECK I, THORNER AM (1994)** Dynamics of a passerine bird community in a small deciduous wood, S Sweden, during 40 years. *Ornis Svec* 4: 65–104.
- 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 (1971)** Ecologie des oiseaux forestiers de Bourgogne et du Jura. Dijon: Université de Dijon, thèse de doctorat. 144 p.
- FULLER RJ (1990)** Responses of birds to lowland woodland management in Britain: opportunities for integrating conservation with forestry. *Sitta* 4: 39–50.
- GLOWACINSKI Z (1975)** Succession of bird communities in the Niepolomice Forest (Southern Poland). *Ekologia Polska* 23: 231–263.
- GLOWACINSKI Z, JÄRVINEN O (1975)** Rate of secondary succession in forest bird communities. *Ornis Scand* 6: 33–40.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM UN (2001)** Zur Entwicklung der Avifauna auf ehemaligen Sturmwurfflächen im Tannen-Buchenwald-areal am Schwyzer Nordalpenrand (1990–2000). *Ornithol Beob* 98: 81–112.
- HAAPANEN A (1965)** Bird fauna of the Finnish forests in relation to forest succession I. *Ann Zool Fenn* 2: 153–196.
- 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, editor. *Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologici*. Ottawa: Univ Ottawa Press. pp. 1308–1317.
- HELLE P, MÖNKKÖNEN M (1986)** Annual fluctuations of land bird communities in different successional stages of boreal forest. *Ann Zool Fenn* 23: 269–280.
- HELLE P, MÖNKKÖNEN M (1990)** Forest successions and bird communities: theoretical aspects and practical implications. In: Keast A, editor. *Biogeography and ecology of forest bird communities*. The Hague: SPB. pp. 299–318.
- HOLMES RT, SHERRY TW (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, CLOT F (2009)** Répartition altitudinale de la végétation forestière du canton de Vaud: affinage des connaissances. *Schweiz Z Forstwes* 160: s24–s34. doi: 10.3188/szf.2009.s0024
- HORN HS (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.
- MOSIMANN P, NAEF-DAENZER B, BLATTNER M (1987)** Die Zusammensetzung der Avifauna in typischen Waldgesellschaften der Schweiz. *Ornithol Beob* 84: 275–299.
- MOSS D, TAYLOR PN, EASTERBEE N (1979)** The effects on songbird 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. Dijon: Université de Dijon, thèse de doctorat. 318 p.
- 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.
- O'CONNOR RJ (1981)** The influence of observer and analyst efficiency in mapping method censuses. *Stud Avian Biol-Ser* 6: 372–376.
- TOMIALOJC L (1980)** The combined version of the mapping method. In: Oelke H, editor. *Bird census work and nature conservation*. Lenggede: Schriftenversand Dachverband Deutscher Avifaunisten. pp. 92–106.
- 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.

Vierzig Jahre Überwachung der Brutvogelgemeinschaft auf einer Windwurffläche

Während 40 Jahren (1974–2013) wurde die Waldentwicklung (d.h. von der Pflanzung bis ins schwache Baumholz) auf einer Windwurffläche im Waadtländer Jura verfolgt. Ein gemischter Bestand aus 77% Nadelholz (4 Arten) und 23% Laubholz (2 Arten) ist entstanden. Die Brutvögel wurden auf einer Fläche von 9.2 ha während 21 Jahren mithilfe der Revierkartierung erfasst. Insgesamt wurden 41 Brutvogelarten beobachtet. Die Langfriststudie dokumentiert die Entwicklung des Artenreichtums (von 12 auf 25 Arten) und der Revierdichte (von 35.9 auf 98.4 Reviere/10 ha). Beide Parameter zeigen eine bimodale Entwicklung mit einem ersten Maximum mit der Installation von Arten der halboffenen Habitats und einem zweiten Maximum mit der Ankunft von ausschliesslichen Waldarten. Die Brutvogelgemeinschaft wird von einer Gruppe von sieben Arten dominiert, die als Generalisten gelten und häufig und in hoher Dichte vorkommen. Um die Vogeldiversität im Lauf der Sukzession zu stärken, haben sich folgende forstlichen Massnahmen bewährt: das Belassen von Baumstümpfen, einzelnen Dürreständen und Altholzinseln, die Pflanzung von Baumarten in Gruppen, die massive Beschränkung der Jungwaldpflege in den ersten fünf Jahren sowie die Bevorzugung von Laub- oder Mischwald ($\leq 50\%$ Nadelholz) mit einer gemischten Altersstruktur und offenen Flächen im Mittelland.

Forty years of monitoring the breeding-bird community in a windfall area

After a hurricane, a secondary forest succession was studied during forty years (1974–2013) in a windfall area in the Canton of Vaud on the Swiss Plateau, from the sapling stage to the young forest stage, where a mixed stand with 77% conifers (four species) and 23% deciduous trees (two species) has grown. The breeding birds were surveyed on a 9.2 ha study plot during 21 breeding seasons using the territory-mapping method. Overall, 41 breeding species were recorded. Species richness varied from 12 to 25 species and population density from 35.9 to 98.4 territories/10 ha, both parameters showing a bimodal curve: first peak with the installation of semi-open habitat species, second peak with the arrival of pure forest species. The bird community is dominated by a group of seven rather generalist species, which are frequent and abundant. 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 ($\leq 50\%$ conifers) with a diverse age structure should be favoured.