

L'avifaune des milieux alluviaux des grands fleuves européens

Extrait du
LPO Infos
Alsace

< CHRISTIAN DRONNEAU

A partir de ce numéro et au cours des 4 suivants, la LPO Alsace vous propose, dans le cadre du partenariat avec l'Agence de l'Eau Rhin-Meuse, et à la suite des articles sur le Rhin (voir LPO Infos 35 à 37), un nouveau dossier sur un sujet particulier. Le document que nous avons choisi présente les caractéristiques de l'avifaune nicheuse des hydrosystèmes européens et les impacts des travaux hydrauliques sur les oiseaux, en prenant comme exemple le Rhin supérieur.

Cette première partie se limitera à introduire le sujet. Le prochain LPO Infos dressera les caractéristiques générales de l'avifaune nicheuse des milieux alluviaux (oiseaux du fleuve et des berges, oiseaux de la ripisylve, oiseaux des marais, oiseaux des prairies de fauche humides). Suivront les chapitres relatifs à la zonation de l'avifaune, à l'influence de la position géographique des milieux alluviaux sur sa composition, aux milieux alluviaux en tant que sites de halte migratoire et zones d'hivernage. Enfin, la dernière partie sera consacrée à l'impact de la transformation des milieux alluviaux sur l'avifaune.

I. Introduction

Les milieux alluviaux offrent deux caractéristiques remarquables qui résultent de l'action morphogène des crues et du transport des sédiments :

- une productivité supérieure aux autres écosystèmes d'Europe tempérée ;
- une hétérogénéité très forte, que ce soit dans l'espace (juxtaposition de milieux naturels variés) ou dans le temps (rapides successions végétales).

Ces deux caractéristiques constituent d'importants facteurs de biodiversité. Les oiseaux, organismes connus pour leurs réactions rapides aux changements de l'environnement et pour leurs capacités de colonisation d'une grande palette de milieux naturels différents (Blondel 1975 ; Niemi et al. 1997), en sont une parfaite illustration. A titre d'exemple, il a été établi que la Loire et son lit majeur accueillent 64 % environ de toutes les espèces nicheuses de France (Frochot et al. 2003). Un grand fleuve tel que le Danube, caractérisé par un delta d'une richesse exceptionnelle, offrirait des chiffres encore plus significatifs s'ils étaient connus. C'est l'un des traits les plus marquants des milieux alluviaux : malgré une surface limitée, ils concentrent plus d'espèces d'oiseaux que n'importe quel autre écosystème d'Europe.

Cette avifaune très variée semble composite de prime abord, avec des groupes d'oiseaux offrant peu de liens entre eux et dont la

coexistence est souvent fortuite (Blondel 2003). C'est incontestable à une échelle d'analyse locale. Mais à plus vaste échelle, la vision est différente : on décèle alors une organisation des peuplements d'oiseaux nicheurs, calqués sur les profils en long et en travers du fleuve. Les études menées ces dernières années ont révélé l'existence d'espèces caractéristiques liées aux différents tronçons géomorphologiques des fleuves. Elles ont montré aussi que la diversité et la stabilité des peuplements aviens augmentent progressivement sur l'axe longitudinal et transversal d'un fleuve. Il en résulte une zonation assez nette de l'avifaune, par communautés d'espèces plus ou moins bien individualisées.

On note également :

- une adaptation étroite de quelques espèces aux biotopes façonnés par la dynamique des eaux ;
- une plus grande richesse en oiseaux nicheurs sur les fleuves dont le delta est localisé dans la moitié sud de l'Europe ;
- une exploitation saisonnière des ressources de l'écosystème par différentes avifaunes au cours du cycle annuel.

De nos jours, une caractérisation précise de l'avifaune des écosystèmes alluviaux est devenue difficile. En effet, les nombreux aménagements qu'ont subi la plupart des grands fleuves d'Eurasie, depuis des temps souvent anciens, et l'exploitation intensive de l'espace par l'homme qui en a résulté, ont profondément changé la répartition et l'abondance originelles de l'avifaune. Une caractérisation fidèle de celle-ci est compliquée par une évidente carence en sites de référence non transformés. Le fonctionnement hydrologique a été modifié dans la plupart des cas, y compris dans les deltas. Devant ces atteintes, des espèces nicheuses ont régressé ou ont disparu, tandis que d'autres ont augmenté ou sont devenues des acquisitions récentes, évoluant au gré de la transformation des milieux. Sans compter la dyna-



Ile de Rhinau (photo Pierre Sigwalt)



Delta de la Sauer (photo Nicolas Buhrel)

mique propre à chaque espèce, parfois indépendamment de l'évolution des milieux comme l'a montré l'expansion récente de la mouette mélanocéphale en Europe, après bien d'autres. Dans ce contexte, les données bibliographiques anciennes sont précieuses, car elles livrent des informations sur les situations historiques passées. Il faut cependant se rendre à l'évidence : elles sont souvent insuffisantes pour fournir une bonne vision de l'avifaune d'origine, car elles sont pauvres en données quantitatives exploitables et ne fournissent généralement que des renseignements vagues sur les espèces les plus répandues. Dans la plupart des cas, on doit se contenter d'étudier l'état actuel des peuplements aviens, en pondérant les résultats obtenus avec les données historiques disponibles et les connaissances sur l'écologie des espèces.

Les capacités d'accueil des milieux alluviaux vis à vis de l'avifaune sont importantes toute l'année et profitent tant aux oiseaux nicheurs, qu'aux espèces de passage ou à celles qui hivernent. Nous mettrons cependant l'accent sur l'analyse des oiseaux nicheurs, car ils traduisent le mieux le fonctionnement écologique des écosystèmes alluviaux. Le rôle de ces derniers vis à vis des oiseaux de passage et hivernants sera abordé plus succinctement.

II. Caractéristiques générales de l'avifaune nicheuse des milieux alluviaux

Comme cela a été dit en introduction, l'avifaune nicheuse des milieux alluviaux s'avère particulièrement riche et diversifiée. Son caractère composite résulte de la présence de milieux contrastés - aquatiques et terrestres, ouverts et fermés, secs et humides, jeunes et matures - qui se répartissent dans le lit majeur de façon plus ou moins imbriquée, à différentes échelles spatiales : celle d'une station, d'une région ou d'un territoire géographique plus vaste. Les milieux alluviaux pris dans leur ensemble abritent donc non seulement des espèces aquatiques, mais aussi, un grand nombre d'espèces terrestres fréquentant les espaces ouverts, semi-ouverts ou forestiers (Forman et Godron 1981 ; Décamps 1984). Certaines d'entre elles sont même

typiques des milieux secs, comme l'oedicnème criard (*Burhinus oediacnemus*) qui recherche les levées graveleuses et sableuses du lit des fleuves ou de leurs deltas.

L'exemple de la Loire illustrera une nouvelle fois cette grande mixité des espèces nicheuses. D'après le diagnostic établi par Frochot et al. (2003), sur les 164 espèces nicheuses du fleuve et de son lit majeur, 54 sont des espèces aquatiques, 44 des espèces de milieux semi-ouverts, 41 des espèces forestières, 13 des espèces de milieux ouverts et 12 des espèces rupestres.

Ces différents milieux et l'avifaune qui leur est propre sont décrits ci-après.

1. Les oiseaux du fleuve et des berges

Les espèces strictement liées au cours même du fleuve sont rares. En Europe, on estime qu'il n'y a que quatre espèces qui soient de vraies spécialistes des cours d'eau : l'arlequin plongeur (*Histrionicus histrionicus*), le martin-pêcheur (*Alcedo atthis*), la bergeronnette des ruisseaux (*Motacilla cinerea*) et le cincle plongeur (*Cinclus cinclus*) (Buckton et Ormerod 2002). C'est peu comparé aux 13 espèces comptabilisées dans la moitié est de la chaîne himalayenne. Une dynamique moindre des fleuves en Europe, un climat estival plus froid et une productivité des eaux plus faible en seraient les principales causes.

Pour plusieurs autres espèces d'oiseaux, le fleuve et ses berges constituent l'habitat originel préférentiel, bien que non exclusif, pour la nidification : c'est le cas du petit gravelot (*Charadrius dubius*), de la sterne pierregarin (*Sterna hirundo*), de la sterne naine (*Sterna albifrons*), du guépier d'Europe (*Merops apiaster*) et de l'hirondelle de rivage (*Riparia riparia*). Les trois premières nichent sur les bancs d'alluvions grossières (sables et galets) qui sont remaniés à chaque grande crue et qui sont par conséquent exempts de végétation. Les deux dernières creusent leurs tunnels de nidification dans les matériaux fins des parois verticales des berges concaves des cours d'eau. Toutes sont liées à la dynamique fluviale naturelle. Aujourd'hui, la rectification et la régularisation des cours d'eau ont conduit à leur raréfaction considérable dans ces biotopes d'origine. Elles ont dû s'adapter à des milieux secondaires dont la pérennité à long terme n'est pas garantie : carrières sèches, carrières en eau ou musoirs hydroélectriques dépourvus de végétation, selon les espèces.

2. Les oiseaux de la ripisylve

La ripisylve accueille un plus grand nombre d'espèces nicheuses, en raison des multiples niches écologiques que procure le volume végétal. La linéarité des milieux alluviaux et la présence d'eau, occasionnent par ailleurs deux effets de lisière qui favorisent l'existence de micro-habitats caractéristiques des écotones : l'un du côté de l'eau, l'autre du côté de l'intérieur des terres. Au sein d'une ripisylve, on distingue ainsi les oiseaux forestiers au sens strict, les oiseaux de la lisière « aquatique » (écotone forêt/cours d'eau) et ceux de la lisière « terrestre » (écotones entre habitats terrestres : stades de succession, forêt/prairie ou autre milieu ouvert) (Blondel 2003).

2.1. Les oiseaux forestiers proprement dits

Parmi eux, aucun n'est exclusif des ripisylves. Dans le stade mature de la forêt, l'avifaune nicheuse n'est composée que d'espèces largement répandues sur le continent. Si bien que la composition du peuplement avien, y compris en région méditerranéenne, est très proche de celle des autres forêts de feuillus d'Europe (Blondel et Farré 1988). Une cinquantaine d'espèces constitue ce fond commun. C'est plus précisément avec les chênaies que le lien de parenté se manifeste le plus : la majorité des espèces typiques de cette formation forestière sont présentes dans les ripisylves.

Une telle uniformité s'explique par des causes paléogéographiques et historiques qui ont été mises en évidence par Blondel et Farré (loc. cit.). En plusieurs occasions, au cours du pléistocène, tous les types faunistiques européens se sont retrouvés concentrés dans l'aire méditerranéenne qui leur servait de refuge lors des périodes de refroidissement climatique, sans qu'il n'y ait jamais eu de phases d'isolement géographique des différents éléments de cette faune. Les reconquêtes ultérieures se seraient donc faites à partir d'un seul stock commun d'oiseaux forestiers qui caractérisent aujourd'hui les forêts de l'ensemble du Paléarctique occidental.

Si en terme de composition en espèces, l'avifaune nicheuse de la ripisylve diffère peu de celle des forêts zonales européennes, il n'en demeure pas moins que sa densité avifaunistique est bien supérieure. En effet, la forte productivité primaire générée par les inondations (surtout celles qui sont estivales, comme c'est le cas des fleuves pro-alpins à régime nival) rend ce milieu exubérant : l'étagement vertical de la végétation qui en résulte procure une gamme élevée de micro-habitats très favorables à l'avifaune (FIG. 1). Dans le stade mature terminal, qui correspond à la chênaie-ormaie (*Quercus-Ulmetum*), la densité en oiseaux nicheurs est la plus forte d'Europe, avec des valeurs comprises entre 100 et 150 couples aux 10 ha (Dronneau à paraître), contre une moyenne d'environ 65 couples aux 10 ha seulement pour les autres forêts, dont 79,2 couples aux 10 ha pour les chênaies et 50,6 couples aux 10 ha pour les pinèdes (Muller 1985). La caractéristique la plus frappante est la cohabitation en grand nombre d'espèces typiques des arbres de la futaie (pic épeiche (*Dendrocopos major*), pic mar (*Dendrocopos medius*), sittelle torchepot (*Sitta europaea*), mésange bleue (*Parus caeruleus*), etc.), avec celles inféodées aux buissons et arbustes (fauvette à tête noire (*Sylvia atricapilla*), pouillot véloce (*Phylloscopus collybita*), etc.). Dans les forêts alluviales de la moitié ouest de l'Europe, très riches en lierres arborescents, des espèces habituellement présentes en montagne nichent en petit nombre (roitelet à triple bandeau (*Regulus ignicapilla*), grimpeur des bois (*Certhia familiaris*)). Cette pénétration en plaine d'espèces montagnardes est peut-être due au feuillage sempervirent du lierre (Dronneau, loc. cit.).

A cette richesse stationnelle des stades matures s'ajoute une diversité remarquable des oiseaux à l'échelle du massif forestier complet. Les boisements y sont variés, avec une succession de phases pionnières à bois tendres (saulaies-peupleraies *Salici-Populetum*), post-pionnières à bois mixtes (peupleraies blanches *Fraxino-Populetum*) et matures à bois durs (chênaies-ormaies *Quercus-Ulmetum*). Leur structure est irrégulière en raison des perturbations provoquées par l'action des crues et du vent, auxquels les essences à bois tendre sont particulièrement sensibles. Les ripisylves sont donc des milieux bien plus fréquemment et sévèrement perturbés que les forêts zonales, avec une juxtaposition de divers stades de successions écologiques qui composent une mosaïque d'habitats sylvatiques variés. On sait, au travers de nombreuses études menées en Europe, que le taux de



Sittelle torchepot (Photo Pierre Matzke)

renouvellement de l'avifaune dans les différents stades de succession qui mènent de la phase pionnière à la phase mature d'une forêt, peut dépasser 90 % (Ferry et Frochot 1974 ; Muller 1985 ; Blondel et Farré 1988). Aussi, la multiplication dans les ripisylves de phases de rajeunissement, qui engendrent la coexistence de peuplements forestiers d'âges divers, chacun caractérisés par une avifaune spécifique, augmente considérablement la diversité de l'avifaune à l'échelle locale. Ce fonctionnement successional qu'on ne retrouve avec une telle ampleur dans aucun autre type forestier de plaine entretient une forte diversité d'habitats et contribue à la présence d'espèces d'intérêt patrimonial (Blondel 2003). Selon cet auteur, les vastes fourrés de saules et de peupliers qui envahissent les îles graveleuses des rivières à fond mobile des régions méridionales et qui sont périodiquement régénérés par les crues, constituent le biotope d'origine et la zone de spéciation de nos hypolaïs (*Hippolais sp.*). Il est d'ailleurs possible que cette végétation de recolonisation à base de saules et de peupliers, soit le biotope d'origine de plusieurs espèces de fauvettes dans nos contrées anciennement couvertes de forêts. Elle joue en tout cas un rôle important aujourd'hui pour la guildes des fauvettes : les fourrés initiaux sont favorables aux espèces des buissons et arbustes bas (hypolaïs polyglotte (*Hippolais polyglotta*), fauvette grisette (*Sylvia communis*), fauvette des jardins (*Sylvia borin*)) (FIG. 2), tandis que les stades intermédiaires accueillent les espèces des grands arbustes et petits arbres (pouillot fitis (*Phylloscopus trochilus*), pouillot véloce (*Phylloscopus collybita*) et que le boisement adulte héberge les espèces arborescentes (hypolaïs ictérine (*Hippolais icterina*), fauvette à tête noire (*Sylvia atricapilla*)). Les futaies à bois tendre âgées sont par ailleurs le biotope de prédilection de plusieurs espèces qui y sont plus abondantes qu'ailleurs : le pic cendré (*Picus canus*) dans ses stations de plaine, le pic épechette (*Dendrocopos minor*), le loriot d'Europe (*Oriolus oriolus*), le gobemouche gris (*Muscicapa striata*) et dans une moindre mesure, la forme de plaine de la mésange boréale (*Parus montanus*). La tourterelle des bois (*Streptopelia turtur*) abonde dans les stades de transition des boisements pionniers et post-pionniers, ou du moins abondait avant l'effondrement de sa population au cours des 30 dernières années dû à une surexploitation par la chasse et à la longue sécheresse qui a sévi dans ses zones d'hivernage d'Afrique de l'Ouest.

Toujours selon Blondel (loc. cit.), la ripisylve exerce aussi une fonction de corridor en offrant des possibilités de communication entre habitats éloignés qui sont ainsi reliés les uns aux autres. Ces pénétrantes

introduisent souvent des espèces d'autres biomes que celui où elles se trouvent. Par exemple, des espèces à affinités néborales, voire boréales, pénètrent l'espace méditerranéen à la faveur des ripisylves. C'est ainsi qu'une fraction importante de la diversité avienne des grands deltas méditerranéens comme la Camargue, est due à l'apport, grâce aux ripisylves, d'éléments à affinités biogéographiques médio-européennes. Nous avons noté précédemment la pénétration de quelques espèces montagnardes dans des ripisylves tempérées. Elles augmentent ainsi la biodiversité locale et régionale.

La fonction d'abri ou de dortoir peut, d'autre part, conférer aux cordons résiduels de ripisylve un rôle important dans certaines régions très aménagées et dépourvues de boisements.

Il convient enfin de noter, pour être complet, qu'une bonne partie de l'avifaune des ripisylves est sédentaire, car elle est composée en majorité d'espèces habitant les stades les plus mûrs des successions forestières dont le caractère sédentaire est bien connu.

3. Les oiseaux des marais

Les anciens bras du fleuve, les méandres recoupés et les dépressions marécageuses du lit majeur, abritent une grande diversité d'espèces liées aux peuplements d'hélophytes aquatiques (roselières, typhaies, cariçaies, etc.). Le développement et la qualité de l'écotone terre/eau déterminent fortement les possibilités de nidification, de même que la superficie de la zone humide. En deçà d'un certain seuil, l'avifaune s'appauvrit (Frochot et Roché 2003).

Au premier rang des espèces inféodées à ces milieux figurent des grèbes (Grèbe castagneux *Tachybaptus ruficollis*, Grèbe huppé *Podiceps critatus*), des hérons paludicoles (*Butor étoilé* *Botaurus stellaris*, Blongios nain *Ixobrychus minutus*), divers canards, le Busard des roseaux *Circus aeruginosus*, des Rallidés (Râle d'eau *Rallus aquaticus*, Marouette ponctuée *Porzana porzana*, etc.) et des passereaux paludicoles (*Locustelle luscinioides* *Locustella luscinioides*, Rousserolle effarvatte *Acrocephalus scirpaceus*, Phragmite des joncs *Acrocephalus schoenobaenus*, etc.).

Certaines espèces ne se reproduisent que dans un nombre limité de formations végétales. C'est le cas des guifettes *Chlidonias* sp. qui construisent leurs nids sur la végétation flottante ou du Phragmite aquatique *Acrocephalus paludicola*, qui n'habite que des formations marécageuses très basses dans l'Est de l'Europe. Lorsqu'une zone humide offre des groupements végétaux de structure variée, l'avifaune se diversifie. C'est pourquoi, les marais bordés de multiples ceintures de végétation, comme on en trouve encore dans les grandes vallées alluviales d'Europe centrale et de l'Est, figurent parmi les zones humides les plus riches. L'attrait est encore accru quand ces sites sont entourés de prairies humides favorables à la nidification de canards comme le souchet *Anas clypeata* et la Sarcelle d'été *Anas quequedula* par exemple (Frochot et Roché 2003). Ceci explique pourquoi le morcellement des zones humides en petites unités appauvrit leur peuplement.

4. Les oiseaux des prairies de fauche humides

Selon le degré d'humidité des sols, différents types de prairies se rencontrent dans le lit majeur des fleuves. En Europe occidentale,

les formations à base d'Arrhénathérais dominent. Près de 120 espèces d'oiseaux sont liées aux espaces ouverts des prairies. Il a été estimé que ce milieu, en bonne partie lié aux vallées alluviales des grands fleuves, abrite 50 % des populations européennes de limicoles (Hotker 1991). La majorité sont des niches terrestres qui sont fortement tributaires de l'utilisation des sols et des pratiques agricoles. Dans les sites les plus humides (*Oenanthion fistulosae*), le cortège d'oiseaux est caractérisé par le Râle des genêts *Crex crex*, le Courlis cendré *Numenius arquata*, le Vanneau huppé *Vanellus vanellus*, la Caille des blés *Coturnix coturnix*, le Tariet des prés *Saxicola rubetra*, la Bergeronnette printanière *Motacilla flava*, le Pipit farlouse *Anthus pratensis*, l'Alouette des champs *Alauda arvensis* et le Bruant proyer *Miliaria calandra*. Lorsque le milieu s'assèche, l'avifaune s'appauvrit et se résume à l'Alouette des champs et au Bruant proyer.

L'exploitation intensive de ces milieux par l'agriculture (engraisement des prés, avancement des dates de fauche) et leur assèchement progressif (drainage, suppression des inondations et abaissement des nappes par canalisation des cours d'eau) compromettent sérieusement leur avenir et celle de toute l'avifaune qui y est inféodée.

III. Zonation de l'avifaune des milieux alluviaux

A la continuité écologique linéaire du fleuve, se superpose un gradient de conditions environnementales le long des deux axes du lit majeur : de l'amont vers l'aval (profil longitudinal) et du thalweg vers le lit majeur (profil transversal). Ceci n'est pas sans conséquences sur la distribution des oiseaux. D'une façon générale, les différentes conditions stationnelles rencontrées le long de ces gradients sont marquées par des espèces caractéristiques et la diversité du peuplement avifaunistique augmente progressivement en se déplaçant le long de chacun des deux axes.

Nos connaissances à ce sujet mériteraient cependant d'être approfondies, car les études disponibles sont encore limitées à des territoires géographiques restreints.

1. La zonation de l'avifaune sur le profil longitudinal du fleuve

Comme chez les poissons, différents peuplements d'oiseaux nicheurs se succèdent de la source d'un fleuve à son delta. Ce fait, connu empiriquement de longue date, a été formalisé au cours de ces vingt dernières années, principalement à partir de recherches menées en France sur les bassins de la Saône, du Doubs et de la Loire (Roché 1986 ; 1994 ; Roché et Frochot 1993 ; Frochot et al. 2003).

Des espèces caractéristiques ont été mises en évidence pour chacun des tronçons d'un cours d'eau. Ces auteurs ont ainsi identifié une zone à Cincle plongeur *Cinclus cinclus*, à Chevalier guignette *Tringa hypoleucos*, à Sterne pierregarin *Sterna hirundo* et à Foulque macroule *Fulica atra*, qui correspondent respectivement à la zone à Truite, à Ombre commun, à Barbeau et à Brème de la classification de Huet (1949). Plus tard, Roché (1994) a ajouté une zone à Tadorne de Belon *Tadorna tadorna*, équivalent

de la zone à Flétan chez les poissons, pour tenir compte du delta des fleuves, non étudié dans un premier temps.

La zone à Cincle plongeur se trouve sur le cours torrentiel du fleuve, dans son bassin versant. Le nombre d'espèces nicheuses y est peu élevé, car la diversité et la productivité des milieux sont faibles. De plus, comme le débit est réduit et la pente forte, le lit mineur est étroit et le lit majeur inexistant. Comme nous l'avons vu plus haut, dans les contrées européennes, peu d'espèces d'oiseaux sont adaptées à vivre dans ces conditions.

La zone à Chevalier guignette est celle des tresses. Le lit mineur est subdivisé en plusieurs chenaux séparés par des bancs d'alluvions. Un lit majeur étroit apparaît, occupé par une ripisylve peu développée. Le peuplement en oiseaux nicheurs se diversifie, mais reste modeste.

Dans la zone à Sterne pierregarin, correspondant aux anastomoses, le peuplement en oiseaux nicheurs continue de se diversifier. Le lit mineur est très varié, avec des bras qui s'entrecroisent et qui enserrant des bancs d'alluvions. Le lit majeur est large : il abrite divers types de forêts alluviales très productives, depuis les formations à bois tendre (*Salici-Populetum*) jusqu'à celles à bois dur (*Quercu-Ulmetum minoris*), avec d'importants effets de lisière. L'avifaune pionnière des bancs d'alluvion dans le lit mineur et l'avifaune forestière dans le lit majeur, atteignent leur maximum de développement.

Dans la zone à Foulque macroule, où le fleuve méandre, le nombre d'espèces continue de s'accroître. Le courant faible et l'abondance des milieux aquatiques latéraux (anciens bras et méandres recoupés) favorisent l'avifaune aquatique qui est, de ce fait, bien plus représentée que dans les tronçons précédents. Dans le lit majeur, l'extension des prairies de fauche est maximale : l'avifaune prairiale y est abondante aux côtés des oiseaux forestiers de la ripisylve. La zone à Tadorne de Belon enfin, correspond au delta des fleuves. Le cours principal se subdivise en plusieurs bras qui édifient une importante zone de dépôts d'alluvions de forme plane et très étalée. La productivité et la diversité des milieux y sont maximales, avec une imbrication étroite de milieux aquatiques d'eau douce et d'eau salée, et de milieux terrestres (forêts, haies, pâturages, cultures, etc.). La richesse de l'avifaune atteint son maximum.

2. La zonation de l'avifaune sur le profil transversal du fleuve

Depuis le lit mineur du fleuve jusqu'à la bordure externe du lit majeur, différents peuplements avifaunistiques se succèdent, selon le degré de maturité de l'écosystème et selon son degré d'humidité (interférences entre zonation et succession).

Les habitats suivants se succèdent : aux abords du fleuve, des fourrés à saulaies buissonnantes perpétuellement renouvelés par les eaux d'inondation ; à l'arrière, se développe un stade forestier un peu moins perturbé et plus mature (post-pionnier) ; dans les zones protégées d'inondations dynamiques évolue une forêt mature. Le peuplement avifaunistique se modifie assez radicalement le long de ce gradient : la composition en espèces change, leur nombre augmente progressivement et la densité totale du peuplement aussi. C'est un phénomène connu et typiquement lié à une maturation progressive de la forêt qui se traduit par un remplacement quasi complet d'espèces du stade initial au



Grèbe huppé (photo Jean-Marc Bronner)

stade terminal, avec une augmentation de la diversité spécifique, parallèle à un accroissement de la biomasse totale et à une augmentation de la stabilité de l'écosystème (Odum 1963).

Glowackinski (1975) a étudié ce phénomène dans le lit majeur de la Vistule, en Pologne. Il a caractérisé l'avifaune selon une zonation forestière classique, depuis les bords du fleuve jusqu'à la forêt climacique située en bordure externe du lit majeur. Sur ce transect, le premier stade correspondait à un ancien bras eutrophisé de la Vistule, couvert à 50 % par la végétation aquatique (*Phragmites* et *Potamots*), le second à un ancien bras envahi de scirpes, roseaux et laïches et qui était partiellement colonisés de jeunes aulnes et peupliers, le troisième était une aulnaie âgée de 50 ans, le quatrième une *Chênaie-Charmaie* à Tilleuls de 95 ans et le cinquième enfin, correspondait à la même formation végétale mais âgée de 150 ans et mêlée de Pins sylvestres.

D'un bout à l'autre du gradient, il a constaté une augmentation progressive du nombre d'espèces, qui est passée de 7 à 36, et de la densité totale du peuplement avien : 25 couples aux 10 ha pour le premier stade et 90 pour le dernier qui correspondait à la forêt mature.

Au premier stade, l'avifaune est composée d'un petit nombre d'espèces aquatiques, parmi lesquelles il a considéré que les Rousserolles effarvate et turdoïde (*Acrocephalus scirpaceus* et *A. arundinaceus*) étaient les plus typiques. Au deuxième stade, l'avifaune est mixte, entre milieux aquatiques et terrestres : à côté d'espèces appartenant au stade précédent comme le Canard colvert *Anas platyrhynchos* qui vit sur l'eau et la Rousserolle turdoïde qui habite les massifs denses d'hélophytes, on voit apparaître des espèces des étages buissonneux comme la Fauvette grisette *Sylvia communis*, voire même déjà quelques individus d'espèces forestières tel que le Lorient d'Europe *Oriolus oriolus*. Les espèces discriminantes de ce stade sont la Rousserolle turdoïde, le Bruant des roseaux *Emberiza schoeniclus* et la Fauvette grisette. Au troisième stade, les espèces forestières dominent et les premiers oiseaux cavernicoles apparaissent. Les trois espèces considérées comme caractéristiques sont l'Hypolaïs icterine *Hippolais icterina*, le Chardonneret élégant *Carduelis carduelis* et le Bruant jaune *Emberiza citrinella*. Lorsque la forêt

est plus âgée (quatrième stade), l'avifaune se diversifie encore avec l'ajout de 11 espèces supplémentaires. Aucune espèce typique n'a pu être identifiée, mais le Gobemouche gris *Muscicapa striata* atteint ses plus fortes densités à ce stade. Enfin, dans la forêt mature (cinquième stade), la richesse en espèces et les densités sont maximales. 16 d'entre elles atteignent leur plus forte densité à ce stade, surtout le Rougegorge familier *Erithacus rubecula*, le Gobemouche à collier *Ficedula albicollis*, la Sittelle torchepot *Sitta europea* et l'Etourneau sansonnet *Sturnus vulgaris*. A signaler aussi, l'apparition des cavernicoles de grande taille comme le Pigeon colombin *Columba oenas*, la Chouette hulotte *Strix aluco* et le Pic noir *Dryocopus martius*.

3. Autres zonations de l'avifaune dans les milieux alluviaux

Le degré d'humidité variable des milieux provoque également une zonation de l'avifaune. En effet, la dépendance des espèces vis à vis de ce facteur varie beaucoup, aussi bien dans ses modalités que dans son intensité.

Selon Frochot (1997), certaines espèces sont totalement tributaires de l'eau pour nicher (grèbes), alors que d'autres n'en dépendent qu'indirectement (rousseolles) ou pas du tout (hérons arboricoles). Pour l'alimentation, une partie des espèces sont liées à l'eau (plongent tels les grèbes, canards plongeurs et Martin-pêcheur d'Europe *Alcedo atthis* ou marchent en eau peu profonde tels les hérons et limicoles), tandis que d'autres se nourrissent sur une terre humide (limicoles, bergeronnettes) ou dans les grandes héliophytes qui bordent l'eau (rousseolles, Bruant des roseaux *Emberiza schoeniclus*, etc.). Par ailleurs, la présence de l'eau se répercute sur les oiseaux terrestres qui vivent à proximité en leur apportant une nourriture supplémentaire (émergences massives d'éphémères et de diptères). Le cas des hirondelles et martinets qui se concentrent volontiers au-dessus des fleuves et autres surfaces d'eau pour chasser est représentatif à cet égard.

Sur le gradient d'humidité des milieux se greffe donc un gradient de dépendance des oiseaux, depuis les espèces les plus fortement inféodées à l'eau (grèbes) à celles qui n'en dépendent que très indirectement (Traquet tarier *Saxicola rubetra* dans les prairies humides, Bouscarle de Cetti *Cettia cetti* dans les forêts alluviales méridionales). De telles différences peuvent se manifester au sein d'une même famille systématique. Les fauvettes paludicoles en fournissent un bon exemple : certaines comme le Phragmite aquatique *Acrocephalus paludicola* sont franchement palustres, tandis que d'autres, à l'exemple de la Locustelle fluviatile *Locustella fluviatilis*, sont plus terrestres (FIG. 5).

Comme le souligne Frochot (loc. cit.), au-delà de la distinction simpliste mais commode entre oiseaux d'eau et oiseaux terrestres, il y a plutôt un vaste cortège d'espèces inféodées à l'écosystème rivière selon tous les degrés de dépendance.

Dans les deltas, la salinité des eaux crée un autre zonage qui oppose les espèces dulçaquicoles (Héron pourpré *Ardea purpurea*, Echasse blanche *Himantopus himantopus*, etc.) aux espèces d'eaux saumâtres (Flamant rose *Phoenicopterus ruber*, Avocette élégante *Recurvirostra avocetta*, etc.). Les densités de limicoles dans ces milieux sont souvent supérieures à celles des prairies humides : 40 à 160 couples/100 ha contre 20 à 100 couples/100 ha en Grande Bretagne (Davidson 1991).

IV. L'influence de la position géographique des milieux alluviaux sur la composition de l'avifaune

S'il est exact que l'avifaune des ripisylves est relativement homogène dans toute l'Europe, des différences locales peuvent néanmoins être notées.

En Europe orientale, des espèces supplémentaires apparaissent pour des raisons biogéographiques explicitées par Blondel (1986) et communes à la plupart des vertébrés : le cœur des continents est plus riche en espèces que les bordures, par le jeu des colonisations-extinctions. Ces espèces supplémentaires qui ne sont pas observables dans les ripisylves d'Europe occidentale ou seulement de façon marginale, sont l'Aigle pomarin *Aquila pomarina*, la Locustelle fluviatile *Locustella fluviatilis*, la Rémiz penduline *Remiz pendulinus*, voire plus à l'Est encore, l'Aigle criard *Aquila clanga*, le Pic à dos blanc *Dendrocopos leucotos*, la Mésange azurée *Parus cyanus*, etc.

Cet enrichissement en espèces se manifeste aussi dans les espaces ouverts, qu'ils soient marécageux ou prairiaux : Grue cendrée *Grus grus*, Marouette poussin *Porzana parva*, Bécassine double *Gallinago media*, Guifette leucoptère *Chlidonias leucoptera*, Phragmite aquatique *Acrocephalus paludicola*, etc. sont toutes des espèces fréquentes dans les milieux alluviaux d'Europe de l'Est et rares ou absentes dans nos contrées.

Le même constat d'enrichissement s'applique à l'Europe méridionale et aux Balkans. Plusieurs espèces nichant dans les ripisylves y atteignent leur optimum : Bihoreau gris *Nycticorax nycticorax*, Crabier chevelu *Ardeola ralloides*, Aigrette garzette *Egretta garzetta*, etc. Dans les milieux marécageux, le nombre d'espèces nouvelles est encore plus spectaculaire, notamment dans les deltas des grands fleuves (Guadalquivir, Ebre, Rhône, Pô, Evros et Danube pour ne citer que les principaux). Une foule d'espèces aquatiques s'y reproduisent en grand nombre : cormorans, pélicans, ibis, flamants, passereaux paludicoles, etc. Avec quelques fleurons notables : l'Aigle ibérique *Aquila adalberti* pour le Guadalquivir, le Flamant rose *Phoenicopterus ruber* pour le Rhône, les Pélicans blanc *Pelecanus onocrotalus* et frisé *Pelecanus crispus* pour le Danube, etc. L'abondance de l'eau, conjuguée à une chaleur supérieure à celle des régions tempérées ou boréales, en sont probablement les causes.

V. Les milieux alluviaux comme sites de halte migratoire

L'extrême mobilité des oiseaux leur permet d'utiliser les milieux alluviaux de différentes manières selon les espèces : permanente (pour la reproduction et l'hivernage), saisonnière (comme zones de nidification, de mue, d'hivernage) ou ponctuelle (en tant que haltes migratoires). Ce sont particulièrement les habitats humides qui jouent le rôle de haltes pour de nombreuses espèces d'oiseaux d'eau migrants. La survie de ceux-ci dépend de l'existence d'habitats favorables répartis sur leurs axes migratoires, sous forme d'un chapelet de milieux attractifs. Ces lieux

de halte peuvent être espacés de quelques dizaines à quelques milliers de kilomètres.

Le flux des migrateurs dans l'espace reste encore insuffisamment connu pour beaucoup d'oiseaux d'eau. En France, les deux grandes voies identifiées pour les Anatidés sont les plaines alluviales, marais côtiers et vasières de la façade atlantique d'une part et les plaines alluviales et étangs de l'axe Rhin-Rhône d'autre part (FIG. 6). En Europe, trois autres grandes voies ont été mises en évidence : une qui longe les rivages de la Mer Baltique et de la Mer du Nord en incluant les grandes zones humides qui jalonnent la péninsule qui s'étend de la Russie à l'Allemagne du Nord (et qui se prolonge par les deux voies françaises), une qui traverse l'Europe centrale selon un axe Nord-Sud, en empruntant le bassin pannonique en Europe centrale et une autre enfin qui passe plus à l'Est, à travers les milieux alluviaux de Pologne, de Roumanie et des Balkans.

Chez les migrateurs effectuant de courtes et moyennes étapes (petits échassiers, passereaux), le passage est souvent diffus. Les milieux alluviaux et autres zones humides jouent alors un rôle majeur par leur nombre. L'effet « réseau » est essentiel pour la conservation de cette fonction migratoire (Frochot et Roché 2003). Au contraire, les espèces effectuant de longs vols ont souvent des sites de stationnement privilégiés qui concentrent une proportion importante de leur effectif européen. C'est le cas par exemple des prairies inondables de la plaine de la Narew et de la Biebrja en Pologne orientale qui accueillent des milliers de Combattants variés *Philomachus pugnax* lors de la migration printanière.

Les ripisylves jouent aussi un rôle important vis à vis des espèces migratrices : elles font office de relais pour de nombreux oiseaux forestiers qui les utilisent lors de leurs migrations d'automne et de printemps, surtout lorsque les rivières qu'elles bordent sont orientées nord-sud. C'est ainsi que les boisements riverains de Camargue sont traversés deux fois par an par des effectifs considérables de passereaux migrateurs (Blondel 2003).

VI. Les milieux alluviaux comme zones d'hivernage

Les zones humides du Paléarctique occidental servent de lieux d'hivernage à une multitude d'espèces d'oiseaux d'eau se reproduisant dans les zones boréales et arctiques du Nord de l'Europe et de l'Asie, voire du Groenland et de l'Amérique du Nord pour plusieurs d'entre elles.

Parmi ces zones humides, les plus importantes sont constituées par des sites côtiers (vasières intertidales, marais et prairies qui s'échelonnent de la Mer Baltique à l'Atlantique, deltas et lagunes de Méditerranée) et par quelques grandes zones humides continentales (vastes plans d'eau naturels ou artificiels, grands ensembles de marais). Les milieux alluviaux continentaux jouent, quant à eux, un rôle plus diffus : ils accueillent, de façon diluée, des espèces peu spécialisées et largement réparties. Ce n'est que lorsqu'ils se situent sur les principaux flux migratoires qu'ils occupent une place importante à l'échelle internationale : c'est le cas du Rhin par exemple.

Ce fleuve accueille près d'un million d'oiseaux d'eau en hivernage sur l'ensemble de son linéaire (Kofijberg et al. 1996 et 2001), principalement des herbivores et des benthivores. Sur les 42 espèces présentes, les trois plus abondantes sont des espèces répandues en Europe : le Canard colvert *Anas platyrhynchos* (98 000 individus), le Fuligule morillon *Aythya fuligula* (192 000) et la Foulque macroule *Fulica atra* (144 000). A noter aussi, des effectifs très importants d'Oie rieuse *Anser albifrons* (161 000) et de Canard siffleur *Anas penelope* (128 000) dans le tronçon aval du fleuve, en Allemagne du Nord-Ouest et aux Pays-Bas. Le Rhin présente une importance internationale particulièrement marquée pour le Canard chipeau *Anas strepera*, le Fuligule milouin *Aythya ferina* et le Fuligule morillon : chaque portion fonctionnelle du Rhin accueille plus de 1 % de la population biogéographique totale de ces espèces (critère de la Convention de Ramsar pour sélectionner les sites d'importance internationale). C'est le cas également pour 18 autres espèces, mais uniquement sur certains tronçons du fleuve. Parmi celles-ci figurent le Cygne de Bewick *Cygnus columbianus bewickii*, l'Oie rieuse, le Canard chipeau, la Nette rousse *Netta rufina*, le Fuligule milouin et le Fuligule milouinan *Aythya marila*, qui dépassent très largement le critère Ramsar (seuil de 10 % au lieu de 1 %).

La répartition de tous ces oiseaux d'eau n'est pas uniforme sur l'ensemble du fleuve : plus de la moitié d'entre eux se concentre dans le cours inférieur du Rhin (dont le delta), et une partie non négligeable (25 000 individus) séjourne sur le Lac de Constance (FIG. 7). Les autres sections du Rhin abritent des effectifs plus modestes en comparaison, mais néanmoins importants dans le contexte européen.

Cette répartition reflète les capacités d'accueil des milieux. Les herbivores trouvent des conditions idéales dans la partie aval du Rhin, où de vastes surfaces prairiales sont à leur disposition dans la vallée alluviale et ses environs, ainsi que des peuplements denses de plantes aquatiques dans de grands plans d'eau rhénans peu profonds (Randmeren et Ijsselmeer/Markermeer). C'est aussi le cas au Lac de Constance, avec des peuplements de Characées et autres plantes aquatiques. Enfin, pour les espèces benthivores, la présence de la Moule zébrée *Dreissena polymorpha* joue un rôle clé. Les trois grands plans d'eau évoqués précédemment (Lac de Constance, Randmeren, Ijsselmeer/Markermeer) abritent la plus grande biomasse en Moules zébrées et constituent de ce fait, les habitats les plus importants pour le Fuligule morillon, le Fuligule milouin et le Fuligule milouinan.

De tels stationnements d'oiseaux d'eau ne seraient pas possibles si à côté de zones de gagnage favorables, ne se trouvaient pas des remises (lieux de repos) sûres, soustraites à la chasse et aux dérangements. Pour la majorité des espèces, les meilleures remises sont constituées par de vastes plans d'eau calmes. Dans ce sens, les fleuves sauvages à courant libre sont moins favorables que ceux qui ont été aménagés par l'homme pour les besoins de la navigation ou de la production d'hydroélectricité, qui offrent de nombreux plans d'eau à courant faible. On le vérifie bien le long du Rhin, fleuve très aménagé (voir chapitre VII). Selon les espèces et les situations, les remises et les zones de gagnage peuvent être confondues ou au contraire, espacées de plusieurs kilomètres, obligeant les oiseaux à des déplacements (« passée ») quotidiens.

Les eaux courantes des grands fleuves gèlent moins rapidement que les eaux immobiles. Elles servent de refuge à d'importantes populations d'oiseaux d'eau hivernants en période de gel intense. En plaine d'Alsace, lorsque les différents plans d'eau qui accueillent des hivernants gèlent (gravières, étangs, anciens bras sans courant), le Rhin peut voir ses effectifs s'accroître d'un quart à un tiers (Andres et al. 1994). A cela s'ajoute le glissement de populations nordiques chassées par le gel. Le tronçon aval du Rhin en Allemagne et aux Pays-Bas est par exemple connu pour être sensible au gel : il abrite des effectifs très fluctuants selon les conditions météorologiques, pouvant aller jusqu'à une fuite complète des oiseaux d'eau en cas de gel intense (Kofijberg et al. 2001).

Bien que le rôle de premier plan pour l'accueil des espèces hivernantes soit joué par les milieux aquatiques, les ripisylves peuvent également remplir cette fonction. D'après Blondel (2003), ce milieu qui reste riche en ressources alimentaires toute l'année et dont le climat est tamponné par sa structure forestière, est aussi un lieu d'hivernage important pour plusieurs espèces, notamment en région méditerranéenne : par exemple les grives *Turdus sp.*, quelques fringilles comme le Tarin des aulnes *Carduelis spinus* qui exploite les très petites graines d'aulne et la Bécasse des bois *Scolopax rusticola* qui est très abondante en hiver dans de nombreuses ripisylves méditerranéennes. C'est beaucoup moins le cas plus au nord où la ripisylve est largement désertée par les oiseaux en hiver, comme dans les autres forêts : dans les forêts alluviales du Rhin, seuls les sédentaires stricts (pics, mésanges, sittelles, grimpeaux, etc.) demeurent sur place en hiver.

VII. L'impact de la transformation des milieux alluviaux sur l'avifaune

L'emprise humaine sur les milieux alluviaux a eu beaucoup d'impacts négatifs sur l'avifaune, mais dans certains cas, elle a joué un rôle favorable sur quelques espèces. D'une façon générale, on constate que les oiseaux nicheurs qui sont tributaires de milieux généralement structurés et complexes ont été défavorisés par l'aménagement des milieux alluviaux qui a souvent provoqué leur disparition après la destruction pure et simple de leurs biotopes de nidification. A l'inverse, les oiseaux hivernants ont plutôt été favorisés par les aménagements grâce à la création de grands plans d'eau très sécurisants et attractifs pour les oiseaux d'eau, et aux bonnes conditions d'alimentation offertes à de nombreuses espèces herbivores et granivores par l'implantation de vastes cultures dans le lit majeur des fleuves (nombreux restes de récolte, chaumes et emblavures de céréales, prairies fortement amendées, etc.). Les invasions de mollusques aquatiques comme la moule zébrée *Dreissena polymorpha*, originaire du bassin ponto-caspien ont été favorisées par les créations de canaux entre fleuves de différentes zones biogéographiques (Rhin-Danube, Rhin-Rhône). Ces invasions ont contribué à augmenter les ressources alimentaires.

1. L'impact sur les oiseaux nicheurs

L'aménagement des fleuves et leur corollaire (urbanisation, création de zones portuaires et industrielles) ont entraîné la disparition directe de surfaces parfois importantes de milieux naturels présents dans le lit majeur. Cette destruction des milieux naturels et la fragmentation qui en ont résultées sont aujourd'hui un des enjeux majeurs de la protection de la nature.

La résistance des milieux à ces agressions est variable : il semblerait que les forêts alluviales y soient moins sensibles que d'autres milieux naturels, comme les espaces prairiaux.

Selon Décamps et al. (1987) qui ont finement étudié l'avifaune des bords de la Garonne, les ripisylves s'opposeraient aux effets de la fragmentation des habitats forestiers en permettant aux espèces peu mobiles de coloniser des fragments de forêts dispersés. Ceci même lorsqu'elles sont réduites à un étroit rideau de végétation. Leur protection et leur restauration seraient à l'évidence des facteurs d'enrichissement de la biodiversité à une échelle bien plus vaste que leurs seules dimensions, affirmation partagée par Blondel (2003).

En ce qui concerne les prairies de fauche, la conservation de vastes unités est indispensable pour le maintien de l'avifaune caractéristique de ces milieux, dont le déclin est généralisé en Europe. Leur morcellement par un changement d'affectation des sols est dommageable à la biodiversité et conduit à une banalisation de ces espaces. Les prairies les plus vulnérables de ce point de vue, sont celles composées d'hélophytes hygrophiles ou méso-hygrophiles, qui occupent de faibles surfaces et ont une haute valeur écologique (Godreau et al. 1999).

Dans le cours moyen et inférieur des fleuves, la nidification de nombreuses espèces est conditionnée par la capacité du cours d'eau à entretenir ou à créer des sites de nidification favorables : grèves et îlots de sable ou de graviers, berges abruptes, anciens bras. En l'absence de cette dynamique fluviale, les processus naturels de comblement des zones humides peuvent faire rapidement disparaître ces sites et les populations associées (végétalisation des bancs de sable dénudés, atterrissement des annexes fluviales).

Toutefois, dans certains cas, la suppression des inondations par endiguement des fleuves peut être compensés par le type de culture pratiqué. C'est le cas des rizières dans les deltas des régions méridionales (delta du Rhône ou de fleuves espagnols). Leur mise en eau printanière provoque l'explosion de macro-invertébrés largement mise à profit par diverses espèces de hérons, de laridés et de limicoles (Blondel et Isenmann 1981 ; Isenmann 2004).

L'aménagement progressif des fleuves, commencé très tôt par les populations riveraines, mais systématisés à partir du 19ème siècle et surtout au 20ème, a eu des répercussions très fortes sur les peuplements avifaunistiques originels. La rectification du lit mineur et l'endiguement du lit majeur ont supprimé la fonctionnalité du système ou l'ont dégradée. Il en est résulté une uniformisation, une stabilisation et un assèchement généralisé des milieux (suppression des inondations, abaissement du niveau de la nappe phréatique et diminution de l'amplitude des

battements de la nappe). Les ripisylves évoluent insensiblement vers des boisements zonaux plus banals, à composition et structure appauvries.

L'ensemble du cortège des espèces d'oiseaux liées à une dynamique naturelle du lit des fleuves (berges concaves abruptes, îlots de sable et de graviers) et au débordement des eaux de surface dans le champ d'inondation (chenaux de crue, dépressions marécageuses, prairies humides, etc.) a fortement régressé ou disparu. Certaines des espèces n'ont dû leur survie qu'à une adaptation à des biotopes secondaires.

Le TAB. 2 montre l'exemple d'un des fleuves les plus aménagés d'Europe : le Rhin à la frontière de l'Allemagne et de la France (Dronneau et al. 1989).

Certaines espèces (Cigogne noire et Harle bièvre) ont disparu avant les grands travaux d'aménagement du 19^{ème} siècle, probablement à cause de tirs trop fréquents au regard de leur statut fragile. Ces deux espèces n'ont jamais été très abondantes le long du Rhin si l'on en juge par les sources bibliographiques anciennes.

La rectification du fleuve dans la deuxième moitié du 19^{ème} siècle a été plus lourde de conséquences, avec la disparition du Bihoreau gris, du Balbuzard pêcheur, du Chevalier gambette, de la Guifette noire et du Phragmite aquatique. D'autres espèces ont été fortement raréfiées : le Butor étoilé, les Sarcelles d'hiver et d'été, la Sterne naine et la Marouette ponctuée.

La canalisation débutée en 1928 et achevée en 1977 a porté un coup de grâce à ces espèces raréfiées. Plusieurs autres ont failli être évincées à leur tour, et n'ont dû leur survie qu'à une adaptation progressive à des biotopes de remplacement (musoirs hydroélectriques, gravières, contre canaux de drainage) : Petit Gravelot, Chevalier guignette, Sterne pierregarin et Hirondelle de rivage.

L'impact de la canalisation sur les oiseaux nicheurs n'est d'ailleurs pas encore totalement terminé. Certaines espèces continuent de subir les effets de la suppression de la dynamique alluviale et de l'assèchement des zones marécageuses de l'ancien lit majeur du fleuve qui en résulte (en même temps que de leur atterrissement) : Blongios nain, Gorgebleue à miroir et Rousserolle turdoïde ne seront bientôt plus qu'un souvenir sur ce tronçon du fleuve (Dronneau et al. 1995 à 2003).

2. L'impact sur les oiseaux hivernants

Globalement, l'aménagement des fleuves entraîne des répercussions positives sur les oiseaux hivernants soit directement (création de grands plans d'eau peu dérangés et soustraits à la chasse, ralentissement du courant), soit indirectement (intensification agricole qui procure d'importantes ressources alimentaires aux espèces herbivores et granivores, eutrophisation des eaux qui augmente la productivité). Une abondante littérature à travers l'Europe a été consacrée à l'augmentation des effectifs des oiseaux d'eau hivernants après la canalisation de certains fleuves et l'eutrophisation des eaux.

L'exemple du Rhin dans son tronçon franco-allemand est encore une fois très parlant. Andres et al. (1994) ont clairement mis en évidence l'accroissement exponentiel des effectifs (principalement anatidés et foulques) qui a suivi la fin des travaux de canalisation : sur certains secteurs témoins, l'effectif total des

différentes espèces (hors laridés) est passé de 9 000 individus en 1961 à 29 000 en 1972. Pour l'ensemble du fleuve, il a même été estimé (Kempf 1977) que les effectifs ont augmenté de 125 % entre 1967 et 1972 pour dépasser 100 000 individus. Depuis, un rééquilibrage s'est opéré, car ce pic d'abondance était lié à l'explosion biologique de la végétation et des macro-invertébrés (Tubifex, Anodonte, Moule zébrée), elle-même provoquée par la mise en eau des nouveaux plans d'eau. D'autre part, les efforts déployés pour lutter contre la pollution des eaux (CIPR, non daté) ont concouru à retrouver des eaux mésotrophes. Aussi, l'effectif moyen actuel oscille-t-il désormais autour de 50 000 individus, hors laridés (Deceuninck et Maillet 2006).

En considérant les multiples dégradations à laquelle la nature a été soumise durant le 20^{ème} siècle, il est réjouissant de constater la vitalité insolite des oiseaux d'eau hivernants et leurs réelles capacités d'adaptation face à l'action de l'homme sur les milieux naturels.

Bibliographie

- Andres C., Dronneau C., Muller Y. et Sigwalt P. 1994 - L'hivernage des oiseaux d'eau en Alsace. *Ciconia*, 18, 1-255.
- Blondel J. 1975 - L'analyse des peuplements d'oiseaux, élément d'un diagnostic écologique. I. La méthode des échantillonnages fréquentiels progressifs (E.F.P.). *Revue Ecologie, La Terre et la Vie*, 29, 533-589.
- Blondel J. 1986 - Biogéographie évolutive. Masson, Paris.
- Blondel J. 2003 - L'avifaune des ripisylves méditerranéennes. *Forêt Méditerranéenne*, 24, 249-254.
- Blondel J. et Isenmann P. 1981 - Guide des oiseaux de Camargue. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel, Paris.
- Blondel J. et Farré H., 1988 - The convergent trajectories of bird communities along ecological successions in European forests. *Oecologia*, 75, 83-93.
- Buckton S.T. et Ormerod S.J. 2003 - Global patterns of diversity among the specialist birds of riverine landscapes. *Freshwater Biology*, 47, 695-709.
- Davidson N.C. 1991 - Estuaries, wildlife and man : a summary of nature conservation and estuaries in Great Britain. Peterborough, Nature Conservancy Council.
- Décamps H. 1984 - Towards a landscape ecology of river valleys. Dans : "Trends in Ecological Research for the 1980s" (Cooley J.H. et Cooley F.B, eds). 163-178.
- Décamps H., Joachim J. et Lauga J. 1987 - The importance for birds of the riparian woodlands within the alluvial corridor of the river Garonne, S.W. France. *Regulated Rivers: Research and Management*, 1, 301-316.
- Deceuninck B. et Mailet N 2006 - Dénombrements d'Anatidés et de Foulques hivernant en France en janvier 2005. LPO, Rochefort.
- Dronneau C. - Caractérisation du peuplement en oiseaux nicheurs du stade mature d'une forêt alluviale à bois dur Quercus-Ulmetum minoris des bords du Rhin. *Alauda*. Soumis.
- Dronneau C., Andres C., Muller Y., Sigwalt P. et Wassmer B. 1989 - Le Livre Rouge des oiseaux nicheurs d'Alsace. *Ciconia* 13, Numéro spécial.
- Dronneau et les observateurs du C.E.O.A., 1995.- Notes d'ornithologie alsacienne n°2, de novembre 1989 à octobre 1993. *Ciconia*, 19, 69-100.
- Dronneau C. et les observateurs du C.E.O.A., 1999.- Notes d'ornithologie alsacienne n°3, de novembre 1993 à octobre 1997. *Ciconia*, 23, 7-36.
- Dronneau C. et les observateurs du C.E.O.A., 2003.- Notes d'ornithologie alsacienne n°4, de novembre 1997 à octobre 2001. *Ciconia*, 27, 1-28.
- Ferry C. et Frochot B. 1974 - L'influence du traitement forestier sur les oiseaux Dans : « Ecologie forestière » (Pesson P. et Gauthier-Villars eds), Paris, 309-326.
- Forman R.T.T. et Godron M. 1981 - Patches and structural components for a landscape ecology. *Bio Science*, 31, 733-740
- Frochot B. 1997 - Conclusion sur l'intérêt des recensements systématiques d'avifaune le long des cours d'eau. *Alauda*, 65, 82-84.
- Frochot B., Eybert M. C., Journaux L., Roche J. et Faivre B. 2003- Les oiseaux de la Loire : évolution sur 12 années. *Alauda*, 71, 179-190.
- Frochot B. et Roché J. 2003 - Les fonctions des zones humides pour les oiseaux. Dans : « Les forêts riveraines des cours d'eau, écologie, fonctions et gestions » (H. Piégay, G. Pautou Ruffinoni C. eds), Institut pour le développement forestier, 261-276.
- Głowacinski Z. 1975 - Succession of bird communities in the Niepollomice Forest (southern Poland). *Ekologia Polska*, 23, 231-263.
- Godreau V., Bornette G., Frochot B., Amoros C., Castella E., Oberti B., Chambaud F. Oberti D. et Craney E. 1999 - Biodiversity in the floodplain of Saône : a global approach. *Biodiversity and Conservation*, 8, 839-864.
- Hotkert H. 1991 - Waders breeding on wet grasslands. *Journal of Applied Ecology*, 30, 794-795.
- Huet M. 1949 - Aperçu des relations entre la pente et les populations piscicoles des eaux courantes. *Schweiz. Z. Hydrol.* 11, 322-351.
- Isenmann P. 2004 - Les oiseaux de Camargue et leurs habitats. Une histoire de cinquante ans 1954-2004. Buchet/Chastel, Meta-Editions, Paris.
- Kempf C. 1977 - L'hivernage et la migration de la sauvagine en Alsace. *Alauda*, 45, 153-164.
- Kofijberg K., Delacour G., Dronneau C., Keller V., Sudfelt C. et Wassmer B. 1996 - Waterbirds in the Rhine Valley in 1995. Results of a coordinated survey in January 1995. EHR Publicatie 65. RIZA, Lelystad.
- Kofijberg K., Bauer H.G., Boschert M., Delacour G., Dronneau C., Keller V. et Sudfelt C., 2001 - Waterbirds in the Rhine Valley in 1999/2000, with a summary of trends in 1980-2000. International Commission for the Protection of the Rhine, Koblenz. RIZA 2001.042.
- Muller Y. 1985 - L'avifaune forestière nicheuse des Vosges du Nord : sa place dans le contexte médio-européen. Thèse de doctorat, Université de Dijon.
- Niemi G.J., Hanowski J.M., Lima A.R. et Weiland N. 1997 - A critical analysis on the use of indicator species in management. *Journal of Wildlife Management*, 61, 1240-1252.
- Odum E.P. 1963 - Ecology. Holt, Rinehart and Winston, New York.
- Roché J. 1986 - Les peuplements d'oiseaux nicheurs des cours d'eau du bassin de la Saône : étude des peuplements le long du gradient amont-aval. Thèse Université de Bourgogne, Dijon.
- Roché J. 1994 - Les oiseaux de la Loire, étude globale des peuplements nicheurs. *Alauda*, 62, 38-39.
- Roché J. et Frochot B. 1993 - Ornithological contribution to river zonation. *Acta Oecologica*, 14, 415-434.