



3855

Alauda 75 (4), 2007 : 373-388

## PEUPELEMENT D'OISEAUX NICHEURS D'UNE FORÊT ALLUVIALE DU RHIN (suite et fin)

Christian DRONNEAU

**Breeding birds of a Rhine riverine forest (part two).** From 1992 to 1995, the breeding birds of a mature Oak-Elm riverine forest along the Rhine (Erstein Forest, Alsace, NE France- a nature reserve since 1989) were studied in order to identify the main characteristics of this insufficiently known forest type. Species richness is high (34) and breeding densities are high (129.3 pairs per 10 ha) as well as global diversity (SHANNON index of 4.13). These results are analysed then discussed in relation to other non-riverine conifer and broadleaved forests. This richness can be explained by the architectural complexity of the studied forest resulting from the specific dynamics of riverside habitats: diversity of woody plant species, high vertical stratification, horizontal heterogeneity, abundance of large vines and vigour of plant growth are the most striking features of this habitat. Bird populations are similar to that of ordinary European Oak forest with three differences: a very high breeding density (50% higher), an abundance of shrubby habitats species in the heart of the forest, and the presence of species whose ecological optimum in Eastern France is cool montane habitat (Black Woodpecker, *Dryocopus martius*, Firecrest *Regulus atricapillus*, Common Tree-creep-er *Certhia familiaris*, Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*). A comparison with the ancient Bialowieza forest has also been drawn: the higher temperatures and a much thicker and abundant woody vegetation explain the higher densities recorder in the Rhine riverine forest. Finally, a crit-

A.C. ZWAGA - *Ficedula hypoleuca*

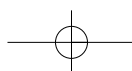
ical analysis of absolute population census tools is provided, highlighting weaknesses and suggesting possible alleys of improvement. In conclusion, we must unfortunately accept the fact that deep hydrological changes in European river habitats will modify the typical riverine forest architecture and will lead to the transformation of the *Quercus-Ulmetum minoris* into a yet unknown different type of forest.

**Mots clés :** Forêt alluviale, Avifaune forestière, Dénombrement d'oiseaux, Densité.

**Key words:** Riverine forest, Woodland birds, Bird census, Density.

---

\*19, rue des Lentilles, F-67300 Schiltigheim (dronneau@club-internet.fr).



## DISCUSSION

## Caractéristiques du peuplement avien

La composition en oiseaux de la Chênaie-Ormaie rhénane mature est similaire à celle de l'ensemble des forêts de feuillus européennes : les 34 espèces répertoriées figurent dans la plupart des relevés effectués dans les chênaies et hêtraies d'Europe. Dans les chênaies, le nombre d'espèces aux 10 ha est de 31,2 en moyenne et dans les hêtraies, de 26 (calcul d'après les tableaux figurant dans MULLER, 1985). Une étude réalisée en Suisse en 1985 et 1986, sur 44 forêts appartenant à 7 types différents, donne des valeurs du même ordre de grandeur : 33,3 espèces en moyenne dans les chênaies et 32,8 dans les hêtraies (MOSIMANN *et al.*, 1987). L'espèce la plus abondante à Erstein, le Pinson des arbres *Fringilla coelebs*, est l'oiseau forestier par excellence en Europe tempérée. MULLER (*loc. cit.*) a montré qu'il occupe la pre-

mière place dans tous les types forestiers, qu'il s'agisse de peuplements de feuillus, de conifères ou mixtes.

Cette uniformité de l'avifaune forestière d'Europe, y compris dans le biome méditerranéen, s'explique par des causes biogéographiques. Les phases de refroidissement climatique enregistrées au cours du Pléistocène ne se sont jamais traduites par une fragmentation de l'avifaune forestière : tous les types faunistiques européens étaient alors concentrés dans l'aire de refuge méditerranéenne, sans isolement géographique des différents éléments de cette faune. Les reconquêtes ultérieures se seraient donc faites à partir d'un stock commun d'oiseaux forestiers qui caractérisent aujourd'hui les forêts de l'ensemble du Paléarctique occidental (BLONDEL & FARRÉ, 1988).

En allant plus dans le détail, on note que la Chênaie-Ormaie étudiée offre toutes les caractéristiques d'une chênaie mature européenne : forte

TABLEAU VI.– Liste des 20 espèces caractéristiques des chênaies d'Europe (d'après MULLER, 1985\*).

Espèces	Indice d'affinité pour les chênaies*	DENSITÉ MOYENNE (c./10 ha)		
		Chênaies (n = 23)	Tous types de forêts (n = 86)	Chênaie-Ormaie rhénane (présent travail)
1 Mésange bleue	6,33	8,1	3,4	6,7
2 Pic mar	6,12	0,8	0,2	2,2
3 Pic épeichette	6,08	0,2	0,1	0,2
4 Etourneau sansonnet	5,16	9	3,5	3,5
5 Grosbec casse-noyaux	4,91	1,2	0,5	5,3
6 Sittelle torchepot	4,78	3,4	1,7	5,3
7 Mésange charbonnière	3,82	6	3,6	10,7
8 Loriot d'Europe	3,73	0,7	0,3	1,2
9 Grimpereau des jardins	3,52	2,3	1,3	2,7
10 Mésange à longue queue	3,50	0,8	0,3	1,5
11 Fauvette à tête noire	3,19	3,6	2,1	16,9
12 Fauvette grisette	3,18	0,6	0,2	–
13 Gobemouche gris	3,13	1	0,4	1,7
14 Pic épeiche	3,12	1,2	0,9	4,2
15 Grive musicienne	2,71	1,9	1,3	13,8
16 Coucou gris	2,27	0,3	0,2	0,4
17 Tourterelle des bois	2,22	0,2	0,1	1,1
18 Pic vert	1,88	0,2	0,1	–
19 Pic cendré	1,66	0,1	0,1	–
20 Mésange nonnette	1,65	1,8	1,2	4,4



richesse spécifique, forte densité en oiseaux nicheurs, forte diversité, majorité d'espèces sédentaires et prépondérance d'espèces cavernicoles (MULLER, 1985; MOSIMANN *et al.*, 1987; WALICZKY, 1991). De plus, sur les 20 espèces jugées typiques des chênaies d'Europe par MULLER (*loc. cit.*), trois seulement sont absentes : le Pic cendré *Picus canus*, le Pic vert *Picus viridis* et la Fauvette grisette *Sylvia communis* (TAB. VI). En réalité, ces espèces fréquentent la Chênaie-Ormaie rhénane, mais principalement en lisière : nous ne les avons donc pas retenues dans la liste des espèces forestières *sensu stricto*, au même titre que 25 autres espèces de zones humides ou de lisières notées sur les deux grands quadrats (*Tachybaptus ruficollis*, *Alcedo atthis*, *Anthus trivialis*, *Prunella modularis*, *Sylvia borin*...). La Buse variable *Buteo buteo* et l'Étourneau sansonnet *Sturnus vulgaris*, par contre, ont été pris en compte car une partie des couples niche au cœur de la forêt et s'y nourrit.

Bien que proche des chênaies non alluviales par les caractéristiques générales de son avifaune, la Chênaie-Ormaie du lit majeur du Rhin s'en distingue par trois particularités :

- une densité globale en oiseaux nicheurs nettement supérieure (plus de 50 % de plus) ;
- une forte densité d'espèces des milieux arbustifs au sein de la forêt, ce qui entraîne une cohabitation avec les espèces liées aux grands arbres ;
- une présence d'espèces dont l'optimum écologique, dans l'Est de la France, se trouve dans les

forêts de conifères ou mixtes (Pic noir *Dryocopus martius*, Roitelet à triple bandeau *Regulus ignicapillus*) ou encore, dans des zones montagnardes fraîches (Grimpereau des bois *Certhia familiaris*, Gobemouche noir *Ficedula hypoleuca*). Ces caractéristiques sont explicitées ci-dessous.

#### La densité globale en oiseaux nicheurs.–

MULLER (1985) a fait la synthèse de 86 recensements réalisés dans différentes forêts matures d'Europe (TAB. VII). Il en ressort que la densité moyenne du peuplement avien des forêts européennes, tous types confondus, est d'environ 65 c./10 ha. Les forêts les plus riches sont les chênaies, avec une moyenne de 79,2 c./10 ha et les plus pauvres, les pinèdes, avec une moyenne de 50,6 c./10 ha. La densité la plus forte en oiseaux nicheurs a été notée dans une forêt des environs de Wrocław en Pologne, avec 136,6 c./10 ha (TOMIALOJC & PROFUS, 1977), si l'on excepte tous les boisements de faible superficie comparables à des bosquets qui ont pu être étudiés en Europe.

On perçoit immédiatement la place de tout premier plan occupée par la forêt alluviale rhénane dans le contexte européen : avec 129,3 c./10 ha, sa densité en oiseaux nicheurs se situe parmi les plus élevées, que ce soit pour l'ensemble du peuplement avien ou pour chacune des espèces qui le compose (TAB. VII à IX). On notera en particulier les très fortes densités atteintes par les oiseaux cavernicoles, les Turdidés et les Sylvidés.

TABLEAU VII.– Densités moyennes et maximales d'oiseaux nicheurs (en nombre de couples/10 ha) dans les stades matures des forêts d'Europe (d'après MULLER, 1985).

TYPE DE FORÊT	NOMBRE D'ÉTUDES	DENSITÉ MOYENNE	DENSITÉ MAXIMALE
Pinèdes	20	50,6	78,9 Haguenau (MULLER, 1985)
Pessière/sapinière	23	60,4	128 Sempach (GLUTZ VON BLOTZHEIM, 1962)
Hêtraies	11	62,8	105,3 Fontainebleau (LEMÉE, 1978)
Forêts mixtes	9	74	121,1 Pologne (CIESLAK, 1982)
Chênaies	23	79,2	136,6 Wrocław (TOMIALOJC & PROFUS, 1977)
<b>Total</b>	86	65,4	

**TABLEAU VIII.**– Densités moyennes (Moy.) et maximales (Max.) de quelques oiseaux forestiers en Europe par 100 ha. Le chiffre entre-parenthèses après la formation végétale indique le nombre de relevés (d'après MULLER, 1985)<sup>(1)</sup> SPÄTH, 1985; <sup>(2)</sup> ULLRICH, 2002; <sup>(3)</sup> présente étude.

Espèces	Pessières/ sapinières (23)		Pinèdes (20)		Hetraies (11)		Chênaies (23)		Mixtes (9)		Toutes (86)		Chênaies- ormais rhénanes (9)	
	Moy.	Max.	Moy.	Max.	Moy.	Max.	Moy.	Max.	Moy.	Max.	Moy.	Max.	Moy.	Max.
Pigeon colombin					3,6	15	1,1	17	0,9	6	1,1	17		
Pigeon ramier	6	40	3,8	20	4,8	16	3,4	11	7,7	20	5,1	40	6,6	16 <sup>(1)</sup>
Tourterelle des bois							1,9	8	2,4	13	0,8	13	7,1	24 <sup>(3)</sup>
Coucou gris	0,8	5	1	3	0,9	3	2,5	10	2	13	1,5	13	6,3	9,5 <sup>(1)</sup>
Pic noir	0,7	4	0,5	2	0,5	1			0,8	2		4	1,6	9,5 <sup>(3)</sup>
Pic épeiche	5,6	20	6,7	22	8,3	16	12,3	23	13,9	26	8,7	26	27,4	46 <sup>(3)</sup>
Pic mar					1,3	5	7,7	21			2,4	21	16,6	27,5 <sup>(2)</sup>
Pic épeichette					0,7	2	2,4	7	0,3	1	0,8	7	6,2	19 <sup>(1)</sup>
Pipit des arbres	7	57	14,6	49	8,5	54	15	70	19,1	47		70	0,1	4,2 <sup>(3)</sup>
Troglodyte mignon	34,3	77	14,3	44	37,9	145	22,9	96	18,7	29	25	145	78,6	139 <sup>(1)</sup>
Accenteur mouchet	24	67	12,1	60	3,5	22	2,3	18	3,4	11	11	67	19,2	48 <sup>(1)</sup>
Rougegorge familier	40,4	93	38,6	115	54,9	92	43,7	110	48,3	70	45	115	89,3	207 <sup>(3)</sup>
Rougequeue														
à front blanc	2	17	5,9	41	5,3	23	5,6	60	6,8	22		60		
Merle noir	15,9	70	10,1	28	19,5	71	21,6	55	18,9	45	17	71	60	105 <sup>(3)</sup>
Grive musicienne	14,9	60	6,7	22	10,3	32	19,1	56	13	22	13	60	76,8	228 <sup>(3)</sup>
Grive draine	5,5	20	4,1	10	3,7	16	2,3	14	3	7	3,6	20		
Fauvette des jardins	1,2	10	3,2	27			9,8	90	6,3	26		90	4,2	
Fauvette à tête noire	14,5	80	9,7	33	25,4	92	35,8	102	16	45	21	102	153	308 <sup>(3)</sup>
Pouillot de Bonelli	3,8	47	2,8	21								47		
Pouillot siffleur	1,7	14	5,4	41	20,4	61	22,5	59	52,9	223	16	223		
Pouillot véloce	12,7	75	18,9	81	16,6	74	26,8	84	22,2	57	19	84	59,5	119 <sup>(3)</sup>
Pouillot fitis			10,8	85	3,7	32	6,8	46	18,4	55	8,4	85	5,6	19 <sup>(1)</sup>
Roitelet à triple														
bandeau	42	170	14,2	60	18,1	45	6	30	10,3	18	19	170	12,4	33 <sup>(1)</sup>
Gobemouche gris			2,3	20			2,4	16	9,5	41	4,8	26	4,4	24 <sup>(1)</sup>
Gobemouche noir					13,1	33	9,2	61	29,1	66	8	66	0,9	50 <sup>(3)</sup>
Mésange à longue														
queue			1,6	10			7,8	30			3,3	30	12,2	16,3 <sup>(1)</sup>
Mésange nonnette	3,7	29			23,2	62	17,5	44	26,8	75	12	75	23	64 <sup>(3)</sup>
Mésange boréale	17	62	12,3	107			1,4	16	4,4	14	8,2	107	13,6	19 <sup>(1)</sup>
Mésange bleue	2,7	30	4,2	20	58,4	141	80,7	153	36,6	89	34	153	65,4	152 <sup>(1)</sup>
Mésange charbonnière	8,7	50	17,8	63	63,3	145	59,9	86	56,9	96	36	145	102,3	359 <sup>(3)</sup>
Sittelle torchepot	7,3	50	4,6	27	23,2	48	33,5	79	23,3	90	17	90	44,5	76 <sup>(1)</sup>
Grimpereau des bois	18,7	78	7,3	28	12,7	53	11,5	28	21,4	39	13	78	8,2	18,5 <sup>(2)</sup>
Grimpereau des jardins			8,3	35	26,3	59	23,1	56	5,9	25	13	59	33,8	86 <sup>(1)</sup>
Loriot d'Europe					2,2	11	7,3	26	2,9	13	3,2	26	4,6	12 <sup>(3)</sup>
Geai des chênes	4	20	2,9	9	4,1	11	5,9	20	6,9	13	4,8	20	9,9	18 <sup>(3)</sup>
Etourneau sansonnet			12,8	126	26,9	90	90,4	255	22	102	35	255	75,4	200 <sup>(1)</sup>
Pinson des arbres	116,2	190	73,6	110	77,8	136	91,3	188	112	210	92	210	147,4	292 <sup>(3)</sup>
Bouvreuil pivoine	19,5	55	8,3	39	2,8	20	0,7	6			7,5	55		
Grosbec casse-noyaux			1,6	19	6,4	23	12,3	34	7,3	30	5,2	34	23,4	61 <sup>(3)</sup>



TABLEAU IX.— Comparaison du nombre d'espèces et de leurs densités, par familles, entre la Chênaie-Ormaie rhénane et les chênaies zonales d'Europe (les 23 relevés d'après MULLER, 1985).

	NOMBRES D'ESPÈCES		DENSITÉS	
	Erstein	Europe (n = 23)	Erstein	Europe (n = 23)
Accipitridés (rapaces)	4	4	0,1	?
Columbidés (pigeon, tourterelle)	2	3	2,3	0,5
Cuculidés (coucou)	1	1	0,3	0,3
Strigidés (chouette)	1	1	0,3	?
Picidés (pics)	4	3	6,6	2,2
Oriolidés (loriot)	1	1	1,2	0,7
Troglodytidés (troglodyte)	1	1	3,5	10,8
Turdidés (merle, grives, etc.)	3	5	30,5	4,7
Sylvidés (fauvette, pouillots, roitelets)	3	6	20,8	0,8
Muscicapidés (gobemouches)	2	2	2,2	1,9
Aegithalidés (mésange à longue queue)	1	1	1,5	2,3
Paridés (mésanges)	4	4	23,2	16,0
Sittidés (sittelle)	1	1	5,3	3,4
Certhidés (grimpereaux)	2	2	3,5	3,5
Corvidés (geai)	1	1	1,8	0,6
Sturnidés (étourneau)	1	1	3,5	9,0
Fringillidés (pinson, grosbec)	2	3	23,5	9,9
<b>TOTAL</b>	<b>34</b>	<b>40</b>	<b>129,3</b>	<b>66,5</b>

**La cohabitation en densités fortes d'espèces de la canopée et des arbustes.**— Il est remarquable de constater que les oiseaux liés au sous-étage pour leur alimentation côtoient en densités si fortes ceux qui sont arboricoles : le nombre de couples de ces deux catégories est équivalent, avec un léger avantage même pour la première (TAB. Vb). Habituellement, dans les forêts matures, seules les espèces arboricoles et cavernicoles dominant, tandis que celles des arbustes sont plus abondantes dans les premiers stades de la succession forestière (MULLER, 1985). Cette situation résulte surtout des fortes densités atteintes par deux espèces typiques du sous-étage forestier, la Fauvette à tête noire *Sylvia atricapilla* et le Rougegorge familier *Erithacus rubecula*. Le barycentre de leur habitat est normalement situé dans les stades initiaux et post-initiaux de la recolonisation forestière (FERRY & FROCHOT, 1970; MULLER, *loc. cit.*), alors qu'elles figurent parmi les 5 espèces dominantes de la Chênaie-Ormaie rhénane mature. La

Fauvette à tête noire atteint même une densité quasiment égale à celle du Pinson des arbres *Fringilla coelebs*, oiseau le plus abondant de la forêt et à mœurs arboricoles. Ces espèces font toutefois partie intégrante de l'avifaune forestière, car elles figurent en densités variables (mais toujours inférieures à celle notées en forêt alluviale du Rhin) dans la majorité des relevés d'oiseaux effectués dans les boisements de feuillus matures en Europe. Les vraies espèces de milieux buissonnants ouverts, telles que la Fauvette des jardins *Sylvia borin*, la Fauvette grisette *Sylvia communis* et d'autres, sont quant à elles totalement absentes des stades matures de la forêt du Rhin.

Cette cohabitation d'espèces dont les exigences d'habitat sont opposées, souligne la structure claire et étagée de la Chênaie-Ormaie rhénane, l'abondance de son sous-étage et sa forte mosaïque spatiale. Dans les autres forêts de feuillus, pareil phénomène de cohabitation des avifaunes ne se retrouve - et encore, à un degré

moindre - que dans les phases de régénération des futaies, lorsque l'éclaircissement du peuplement ligneux permet le développement de nombreux arbustes (voir analyse dans MULLER, 1985).

L'abondance du sous-étage dans la forêt rhénane ne favorise d'ailleurs pas que les espèces liées aux arbustes : certains oiseaux arboricoles y sont eux-mêmes sensibles. Parmi les exemples les plus nets figurent la Mésange charbonnière *Parus major* et la Grive musicienne *Turdus philomelos*. SZEKELY & MOSKAT (1991) ont bien montré l'importance du sous-étage pour l'alimentation de la Mésange charbonnière au début du printemps. Nous avons pu le vérifier en forêt du Rhin : à cette saison, la majorité des couples se tient à faible hauteur, depuis le sol jusqu'à moins de 10 m. La densité des arbustes joue aussi un rôle très favorable pour la Grive musicienne *Turdus philomelos*, ainsi que le sol humide recouvert d'un épais tapis d'Ail des ours *Allium ursinum*.

À l'autre extrémité de l'étagement vertical de la végétation, dans la canopée, la fréquence du Chêne pédonculé (37 % des arbres) et d'essences à bois tendre telles que le Frêne, le Peuplier blanc et le Pommier sauvage (total cumulé de 40 %), favorise les oiseaux cavernicoles, au premier rang desquels figurent les Pics épeiche *Dendrocopos major* et mar *D. medius*. Le chêne procure d'abondantes ressources alimentaires (tronc crevassé, riche cortège d'insectes) et les seconds servent de supports privilégiés pour les loges de nidification, car leur bois est facile à creuser ce qui est essentiel pour les pics (SHEPPS *et al.*, 1999). Une bonne partie des pommiers sauvages présents dans le quadrat de 10 ha est d'ailleurs perforée de cavités de nidification par ceux-ci (en particulier, par le Pic mar, à bec plus faible que l'Épeiche). La structure claire et aérée de la canopée, typique de la forêt rhénane, permet à des oiseaux comme le Gobemouche gris *Muscicapa striata*, le Grosbec casse-noyaux *Coccothraustes coccothraustes* et dans une moindre mesure, le Lorient d'Europe *Oriolus oriolus*, d'atteindre des densités significatives. Le premier et le dernier sont toutefois plus abondants dans les Saulaies-Peupleraies (obs. pers.), dont le boisement est encore plus aéré que celui des Chênaies-Ormaies.

**La présence d'espèces dont l'optimum écologique se situe dans les forêts de montagne, dans l'Est de la France.** - La nidification dans la forêt alluviale à bois dur rhénane de quelques espèces surtout inféodées aux forêts de conifères/mixtes (Pic noir *Dryocopus martius*, Roitelet à triple bandeau *Regulus ignicapillus*) ou aux zones montagnardes fraîches (Grimpeur des bois *Certhia familiaris*, Gobemouche noir *Ficedula hypoleuca*) dans notre région, s'explique peut-être par l'abondance du lierre, présent sous la forme d'épais manchons sur toute la longueur des troncs et des branches maîtresses des arbres (cf. description de la végétation et photo 5). Cette essence est sempervirente, à l'instar des conifères, et il est possible qu'elle exerce de ce fait une attraction sur les oiseaux qui leurs sont inféodés.

Le rôle du Lierre dans ces forêts, vis-à-vis de l'ensemble de l'avifaune, reste d'ailleurs à étudier en détail. Les observations empiriques consignées jusqu'ici permettent de relever :

- son importance trophique de février à avril : sa fructification massive aussi tôt en saison permet à de nombreux oiseaux de passage (dizaines de Grives litornes *Turdus pilaris* et mauvis *T. iliacus*) et à des nicheurs précoces (Pigeon ramier *Columba palumbus*, Merle noir *Turdus merula*, Grive musicienne *Turdus philomelos* et peut-être à d'autres espèces telles que le Rougegorge familier *Erithacus rubecula* et le Geai des chênes *Garrulus glandarius*) de disposer d'un apport trophique non négligeable à la sortie de l'hiver ; même la Fauvette à tête noire *Sylvia atricapilla* en fait une consommation très abondante à son retour de migration, sans parler de l'Étourneau sansonnet *Sturnus vulgaris* ;

- son rôle de couvert : le feuillage dense et toujours vert de cette plante constitue une protection de premier plan pour les oiseaux à une époque de l'année où les feuilles des arbres caducifoliés ne sont pas encore pleinement développées ; pour cette raison, c'est un lieu de nidification privilégié pour plusieurs espèces, en particulier le Troglodyte mignon *Troglodytes troglodytes* et les Turdidés, qu'il s'agisse du Rougegorge familier *Erithacus rubecula*, du Merle noir *Turdus merula* ou de la Grive musicienne *Turdus philomelos*.

Il est à noter que cette pénétration d'oiseaux montagnards dans la Chênaie-Ormaie rhénane,



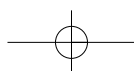
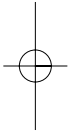
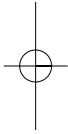
n'est pas sans rappeler ce que l'on observe à l'échelle de la végétation. CARBIENER (1970) a souligné la présence de plusieurs ligneux d'origine alpine, apportés par le fleuve, dans les forêts alluviales de plaine des bords du Rhin. Il explique cette présence d'espèces ne se situant pas dans leur optimum écologique – ainsi que la cohabitation d'une grande variété d'essences ligneuses – par les conditions de vie très favorables offertes par les forêts alluviales (chaleur, humidité, richesse en éléments minéraux, régime pulsé des eaux...) et qui auraient pour effet de diminuer les phénomènes de compétition entre plantes : selon cet auteur, plus un écosystème est complexe, dans un milieu favorable à la vie, plus le nombre de niches écologiques offertes est grand et plus les phénomènes de "coopération" se substituent aux phénomènes de compétition. Cette hypothèse pourrait être reprise pour le monde avien, ce qui expliquerait en partie la présence d'espèces non spécifiquement inféodées à ce milieu. Des travaux récents tendent à prouver le bien-fondé de telles hypothèses d'interactions positives chez les oiseaux, notamment comme moyen de lutte contre la prédation. Par exemple, FORSMAN & MÖNKKÖNEN (2001), puis THOMSON *et al.* (2002), ont démontré en comparant différentes situations au Minnesota et en Finlande, que l'abondance des passereaux sédentaires dans une forêt favorise l'installation de ceux qui sont migrateurs. La présence des premiers, en effectifs suffisants, indiquerait aux seconds des habitats riches en nourriture et sûrs pour la reproduction. Par ailleurs, les migrateurs recherchent la compagnie des sédentaires pour se nourrir, plutôt que de rester seuls, probablement pour une meilleure protection contre les prédateurs. Le phénomène est d'autant plus marqué que le poids individuel du migrateur concerné est important (> 20 g). Ce serait lié à la propension de l'Épervier d'Europe *Accipiter nisus* à chasser des proies ayant cette gamme de poids. Les auteurs en concluent que la compétition et la prédation ne sont pas les deux seuls facteurs importants qui jouent sur la sélection de l'habitat et sur l'organisation des communautés aviennes : la coopération intervient également pour une bonne part, même s'ils estiment qu'au-delà d'un certain seuil, la compétition reprend le pas sur la coopération. Ce phénomène a été largement négligé jusqu'ici dans

l'étude des peuplements d'oiseaux forestiers. D'autres interactions positives pourraient exister, encore passées inaperçues.

On sait aussi, notamment grâce à l'étude fine des forêts tropicales, que l'hétérogénéité des habitats et la fréquence des perturbations naturelles dans une forêt facilitent la coexistence de nombreuses espèces rares, fugitives ou subordonnées (THIOLLAY, 1990). Ces facteurs contribuent significativement au maintien d'une grande richesse spécifique dans toutes les forêts matures et plus particulièrement, en forêt alluviale.

**Commentaires et interprétation.** – Il est connu de longue date que l'avifaune réagit fortement à la différenciation d'étages végétaux dans les écosystèmes (MAC ARTHUR & MAC ARTHUR, 1961; KARR, 1968; CODY, 1981). Dans le cas des forêts, il a été établi que l'indice de diversité de l'avifaune dépend de celui de la diversité stratigraphique de la végétation (FERRY & FROCHOT, 1974). De plus, la biomasse en oiseaux nicheurs est corrélée à la productivité primaire (FERRY & FROCHOT, *loc. cit.*; SOLONEN, 1996; STOCKLAND, 1997). Une même relation positive a été mise en évidence avec la diversité des plantes (GLOWACINSKI, 1975; ROTENBERRY, 1985; BLONDEL, 1986). Tous ces facteurs sont liés. Ils ne font qu'exprimer les différentes facettes d'une même réalité : la physionomie de la végétation est la clé du déterminisme de la composition des peuplements aviens forestiers nicheurs. Plus la forêt est stratifiée (foisonnement végétal), plus le peuplement en oiseaux nicheurs est riche et diversifié. Or, la complexité structurale de la forêt dépend du volume foliaire présent - lui-même directement favorisé par la productivité - et de la diversité de ses composants de base, susceptibles d'offrir un grand nombre de formes et de tailles différentes. De leur côté, LEBRETON *et al.* (1987) insistent sur l'importance de la structuration horizontale d'une forêt vis-à-vis des oiseaux nicheurs : la variété des classes de diamètre et l'irrégularité de l'espacement des arbres sont deux autres facteurs essentiels d'enrichissement et de diversification de l'avifaune.

Les raisons avancées par GLOWACINSKI (1975) et BLONDEL (1986) pour expliquer le rôle positif de la stratification vis-à-vis des oiseaux sont les suivantes : elle augmente le nombre de niches



écologiques (donc la richesse spécifique) et entraîne une plus grande spécialisation des espèces. Elle provoquerait également un allongement de la chaîne alimentaire.

C'est ce qui explique probablement que l'avifaune atteint son maximum de diversité dans les stades terminaux des successions forestières, après un premier pic dans les stades initiaux (BLONDEL *et al.*, 1973; FERRY & FROCHOT, 1974; MULLER, 1985; SOLONEN, 1996), puisque c'est précisément le stade où la végétation atteint son maximum de développement. Cette conclusion est cependant à pondérer quelque peu: d'après les travaux de GLOWACINSKI (1975) et de LEBRETON *et al.* (1987), il semblerait que la phase sub-terminale de la succession (forêts âgées d'une centaine d'années) soit plus riche en oiseaux que la phase terminale proprement dite. En effet, à ce stade, la canopée est plus ouverte et moins élevée, d'où un sous-étage plus abondant et une meilleure stratification verticale. Cette hypothèse n'est pas contredite par nos résultats qui ont été obtenus dans une Chênaie-Ormaie âgée d'une centaine d'années. Enfin, il est avéré que les forêts caducifoliées sont plus riches en oiseaux que les forêts de conifères ou mixtes (GLOWACINSKI, 1975; MULLER, 1985; TOMIALOJC *et al.*, 1984; MOSIMANN *et al.*, 1987). Ce résultat est à mettre en relation avec leur meilleure productivité sous nos contrées (facteurs climatiques limitant dans les forêts de conifères) et leur plus grande complexité architecturale.

En conclusion, les forêts les plus riches en oiseaux nicheurs sont les forêts de feuillus matures ou submatures et parmi elles, celles dont la productivité est la plus forte.

La Chênaie-Ormaie des bords du Rhin répond précisément à ces critères, presque d'une façon exacerbée. Il s'agit d'une forêt caducifoliée thermophile et hygrophile, dont la productivité est supérieure d'un tiers environ à celle des autres forêts de feuillus situées à la même latitude si l'on en juge par la production moyenne annuelle de bois (SCHNITZLER-LENOBLE & CARBIENER, 1993; A. SCHNITZLER, comm. pers.). Les 4/5<sup>ème</sup> de la flore ligneuse médio-européenne y sont représentées et l'indice de diversité de SHANNON est de 3,4 pour les ligneux, contre moins de 1 dans les autres forêts de feuillus équivalentes (SCHNITZLER-LENOBLE & CARBIENER, *loc. cit.*). Enfin, l'indice de la projection verticale des cimes, mesure

approximative de la densité de la végétation, est de 2 contre 1 dans les hêtraies matures et 3 en forêt dense équatoriale (WALTER, 1979). La diversité des espèces ligneuses, la complexité de l'architecture végétale, l'abondance des lianes et la vitalité des espèces (cf. chapitre 1.3) évoquent, toutes proportions gardées, certaines caractéristiques de la forêt tropicale. Pour CARBIENER (1970) et WALTER (1974), on se trouve en présence d'une véritable "forêt dense tempérée", héritage des forêts luxuriantes qui couvraient une grande partie de l'Europe à la fin du tertiaire. De façon plus générale, cette richesse architecturale est typique des forêts alluviales riveraines des grands fleuves en zone tempérée occidentale: leur richesse en éléments minéraux autorise une grande productivité végétale et un volume foliaire important. D'autre part, l'instabilité chronique qui les caractérise (perturbations liées aux crues, vitesse des cycles de matières) multiplie les écotones et crée une architecture complexe, irrégulière et multistrate (PIÉGAY *et al.*, 2003; A. SCHNITZLER, comm. pers.).

La prépondérance d'espèces d'oiseaux liées aux strates élevées de la végétation et aux troncs (oiseaux arboricoles et cavernicoles) dans la Chênaie-Ormaie rhénane correspond au schéma classique des forêts matures européennes (FROCHOT & FERRY, 1974; MULLER, 1985), même si la part des espèces liées aux arbustes y est plus élevée que dans les autres forêts, comme nous l'avons vu précédemment. C'est en effet dans ces strates que le volume de végétation est le plus important en forêt mature. La représentation majoritaire des espèces sédentaires et des migrateurs à courte distance est également une caractéristique des forêts matures, en Europe. La proportion des migrateurs au long court est supérieure dans les formations boisées plus ouvertes (milieux buissonnants et arbustifs). Cette situation résulterait de l'abondance des milieux buissonnants en Afrique, terre d'hivernage de nos migrateurs à longue distance: le développement d'un comportement migratoire n'aurait été possible que chez les espèces adaptées à ce type de biotopes. En effet, on constate qu'en Amérique du Nord le cas de figure est inverse: beaucoup de migrateurs au long cours sont arboricoles. Or, leurs lieux d'hivernage se situent en Amérique centrale et du Sud, recouverts de forêts denses (BILCKE, 1984; MÖNKKÖNEN & HELLE, 1989).





TABLEAU X.— Densité d'oiseaux nicheurs dans les forêts rhénanes du Rhin supérieur (en nombre de couples/10 ha).

FORET RHÉNANE	DENSITÉS	LIEU
Saulaie/peupleraie	117,0	Munchhausen (SPÄTH, 1985)
Saulaie/peupleraie	105,6	Rastatt (SPÄTH, 1985)
Chenaie/ormaie	167,5	Rastatt (SPÄTH, 1985)
Chenaie/ormaie	141,8	Rastatt (SPÄTH, 1985)
Chenaie/ormaie	132,0	Weisweil (ULLRICH, 2002)
Chenaie/ormaie	129,3	Erstein (Présent travail et inédit)
Chenaie/ormaie	100,0	Weisweil (ULLRICH, 2002)
Mixte	111,9	Offendorf (Présent travail et inédit)

#### Comparaison avec les résultats obtenus dans d'autres forêts alluviales rhénanes

Quelques travaux ornithologiques ont été consacrés aux forêts alluviales des bords du Rhin ces dernières années, tant dans la partie aval que moyenne du fossé rhéna (TAB. X).

FRÖHLICH (1977) et ZENKER (1980) ont étudié des Chênaies-Ormaies situées en aval de Karlsruhe (respectivement Hördter Rheinaue et Kerpener Bruch en Rhénanie-Palatinat). Ils ont obtenu des valeurs de densité très élevées: 103 à 140 c./10 ha (31 à 33 espèces) dans le premier cas et 146 couples sur 10 ha (52 espèces) dans le second.

SPÄTH (1985) a, quant à lui, étudié l'avifaune de la forêt rhénane des environs de Rastatt (Bade) et de Seltz (Alsace): il a réalisé des relevés dans divers types forestiers, dont deux Chênaies-Ormaies de 100 ans et deux Saulaies-Peupleraies de 40 à 60 ans. Les densités obtenues varient de 143,4 à 167,6 c./10 ha (36 à 40 espèces) pour les Chênaies-Ormaies.

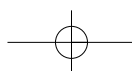
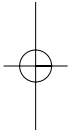
DRONNEAU (inédit) a recensé un boisement intermédiaire entre Chênaie-Ormaie et Saulaie-Peupleraie (juxtaposition de jeunes boisements et de boisements âgés) dans la réserve naturelle d'Offendorf (Alsace) en 1992: 111,9 c./10 ha de 38 espèces ont été recensés.

Enfin, ULLRICH (2002) a effectué des relevés dans deux parcelles d'une Chênaie-Ormaie de la région de Weisweil (Bade): dans une parcelle de 15 ha classée en réserve intégrale depuis 1970 et âgée de 70 à 180 ans d'une part et dans une parcelle

de 75 ha d'autre part. Dans la première parcelle, il a obtenu une densité de 132 c./10 ha (32 espèces) et dans la seconde, de 100 c./10 ha (40 espèces).

Tout récemment, DENIS *et al.* (2006) ont réalisé des relevés sur l'abondance de l'avifaune nicheuse des massifs forestiers des deux rives du cours central du Rhin (Marckolsheim à Rhinau), tous types de peuplements confondus en âge et en composition (et y compris les biotopes aquatiques intra-forestiers), sur une aire géographique couvrant environ 4 500 ha. Basés sur 174 points d'indices ponctuels d'abondance, transformés en densité absolue grâce à des indices de conversion, les résultats donnent une densité moyenne globale de 70 à 75 c./10 ha, soit une valeur bien inférieure à celle de la forêt mature. Cette valeur n'est toutefois pas directement comparable aux résultats précédents, la méthodologie utilisée étant différente (conversion de densités relatives en densités absolues) et la structure des peuplements forestiers pris en compte étant très composite. Quoi qu'il en soit, les espèces les plus représentées sont par ordre décroissant, la Fauvette à tête noire *Sylvia atricapilla*, le Pinson des arbres *Fringilla coelebs*, la Mésange charbonnière *Parus major* et le Pouillot véloce *Phylloscopus collybita*.

La grande majorité des résultats confirment les très fortes densités en oiseaux nicheurs du stade mature de la Chênaie-Ormaie rhénane, même si des effets de lisière sont manifestes dans les relevés de certains auteurs (fortes densités d'Étourneau sansonnet *Sturnus vulgaris*, de Moineau



friquet *Passer montanus*, d'Accenteur mouchet *Prunella modularis* et de Grive litorne *Turdus pilaris* par exemple, ainsi qu'une prise en compte d'oiseaux aquatiques, quoique représentés en densités négligeables). Dans tous les relevés, le Pinson des arbres *Fringilla coelebs* et la Fauvette à tête noire *Sylvia atricapilla* figurent parmi les espèces dominantes.

#### Comparaison avec les résultats obtenus dans la forêt ancienne<sup>(7)</sup> de Bialowieza, en Pologne

La comparaison avec la forêt de Bialowieza est riche d'enseignements et appelle divers commentaires. Cette vaste forêt de 125 000 ha (parties polonaise et biélorusse confondues) comprend en son centre, une zone de 5 000 ha qui n'est quasiment plus exploitée depuis 500 ans (protection intégrale depuis 1921). Ces caractéristiques exceptionnelles, ajoutées au fait qu'elle soit installée sur des sols bruns relativement riches, en font un site de référence pour la connaissance de la structure originelle de l'avifaune des forêts d'Europe tempérée.

Le caractère totalement naturel de la forêt laissait supposer, de prime abord, une forte densité de l'avifaune nicheuse. En effet, c'est dans ce type de forêt que la spontanéité architecturale s'exprime pleinement et produit le maximum de diversité phytosociologique : arbres plus âgés que dans les forêts exploitées, plus grande variété de classes d'âge, arbres dépérissants plus nombreux... (SCHNITZLER-LENOBLE, 2002). Une deuxième raison laissait supposer une forte densité de l'avifaune nicheuse : le potentiel d'espèces nicheuses à Bialowieza est supérieur à celui des forêts occidentales, en raison de sa position plus à l'intérieur du continent eurasiatique (cf. BLONDEL, 1986) et il est établi que la densité globale des oiseaux nicheurs d'une forêt est corrélée au nombre d'espèces présentes (MULLER, 1985 ; SOLONEN, 1996).

Or, les travaux de TOMIALOJC *et al.* (1984) effectués dans cette forêt montrent que si la richesse spécifique des chênaies étudiées<sup>(8)</sup> est effectivement importante (de 32 à 48 espèces sur chacun des quadrats retenus et 88 sur l'ensemble du périmètre d'étude), la densité de l'avifaune est

étonnamment faible : 65,9 couples seulement sur 10 ha (de 61,2 à 75,9 selon les quadrats), avec une densité spécifique moyenne de 1,75 c./10 ha. Ces valeurs sont inférieures de moitié à celles obtenues dans la Chênaie-Ormaie alluviale du Rhin.

Les auteurs expliquent ce résultat par la forte pression de prédation à laquelle serait soumise l'avifaune nicheuse d'une forêt ancienne, à l'image de ce que l'on observe dans les forêts tropicales (ROUGHGARDEN & FELDMAN, 1975), et par une sous-occupation des biotopes en comparaison de leur capacité d'accueil au printemps, du fait de la mortalité pendant la mauvaise saison.

La deuxième hypothèse paraît très pertinente. Le froid hivernal intervient certainement comme un facteur limitant essentiel dans cette zone géographique. L'avifaune des forêts matures étant composée d'une majorité d'oiseaux sédentaires ou de migrants à courte distance, les conditions hivernales bien plus rudes à Bialowieza qu'en Europe de l'Ouest (température moyenne de janvier de -4,3 °C, contre +0,9 °C à Erstein) ne peuvent qu'affecter le taux de survie de ces espèces, même si ce n'est pas la seule cause, puisque des migrants au long cours comme le Pouillot sifflant *Phylloscopus sibilatrix* sont aussi concernés.

La première hypothèse, bien que séduisante, mérite d'être mieux documentée. Trente espèces de prédateurs potentiels ont été comptabilisées à Bialowieza (11 rapaces diurnes, 5 rapaces nocturnes, 4 corvidés, 5 Mustélinés, 3 Gliridés...), auxquelles il faut ajouter les prédateurs opportunistes tels que les écureuils, pics et corvidés. Au total, il a été calculé que 70 à 90 % des nids sont détruits. Mais il reste à prouver que la pression de prédation est beaucoup plus faible dans les forêts exploitées de façon extensive en Europe tempérée. À Erstein, par exemple, 6 espèces de mammifères, 5 espèces d'oiseaux et 1 espèce de reptile sont des prédateurs potentiels de l'avifaune nicheuse ou de leurs nids, ce qui est loin d'être négligeable. De plus, les densités de ces prédateurs sont de nouveau importantes dans nos forêts depuis l'arrêt de leur destruction massive à partir des années 1970. Le plus grand nombre d'espèces de prédateurs

<sup>7)</sup> Cette expression est préférée à celle de "forêt primaire" dont l'emploi ne se justifie probablement nul part en Europe.

<sup>8)</sup> Chênaies-charmaies à tilleuls *Tilio-Carpinetum*.



présentes à Bialowieza a, pour partie au moins, une cause biogéographique qui est indépendante de la naturalité de la forêt (augmentation du nombre d'espèces de vertébrés vers le centre des continents ; BLONDEL, 1986).

Une troisième cause nous paraît devoir être mise en avant pour expliquer la faiblesse relative des densités enregistrées à Bialowieza, en comparaison notamment de la forêt alluviale à bois dur du Rhin : la productivité végétale y est plus faible et l'architecture forestière moins complexe. Les forêts continentales telles que Bialowieza, situées à la zone de contact des zones tempérée et boréale, donc dans des conditions climatiques plus sévères que les forêts tempérées proprement dites (température moyenne annuelle de 6,6 °C à Bialowieza, contre 10 °C à Erstein), sont plus pauvres en espèces ligneuses que les forêts de l'aire biogéographique subatlantique à laquelle appartiennent celles du cours du Rhin (A. SCHNITZLER, comm. pers.). Ces conditions climatiques plus rudes diminuent immanquablement la productivité globale de la forêt et les ressources alimentaires directement utilisables par l'avifaune. De plus, la forêt de Bialowieza est une forêt zonale à forte stabilité architecturale, contrairement aux Chênaies-Ormaies alluviales qui sont caractérisées par leur instabilité sylvigénétique. Il en résulte une architecture forestière plus simple en forêt de Bialowieza que dans les forêts alluviales occidentales, quand bien même il s'agisse d'une forêt naturelle : plus faible diversité en ligneux décidus, moindre foisement végétal et absence de lianes arborescentes. C'est très net lorsque l'on parcourt les deux forêts, ce que nous avons eu l'occasion de faire à plusieurs reprises.

TOMIALOJC *et al.* (*loc. cit.*) ont par ailleurs fait une analyse très juste sur les effets du morcellement et de la faible grandeur des boisements en Europe occidentale sur les densités en oiseaux nicheurs : les multiples effets de lisière qu'ils occasionnent concourent à augmenter significativement la densité globale du peuplement avifaunistique. Mais ce n'est pas le cas à Erstein où la forêt est d'un seul tenant et où elle est suffisamment grande et enclavée pour atténuer les effets de lisière périphériques, sinon les neutraliser. L'absence au sein du massif forestier d'espèces par ailleurs très répandues en plaine d'Alsace comme le Pigeon colombin *Columba oenas* et la Corneille

noire *Corvus corone* etc., ou la faible abondance d'autres, comme l'Étourneau sansonnet *Sturnus vulgaris*, en attestent.

De notre point de vue, les fortes densités enregistrées dans la forêt alluviale du Rhin ne sont donc pas la marque d'un écosystème perturbé par les interventions humaines et appauvri en prédateurs, mais bien l'expression de la forte productivité de la forêt et de ses caractéristiques architecturales intrinsèques.

#### Commentaire sur les méthodes de recensement utilisées

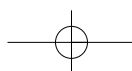
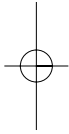
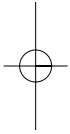
Aucune des méthodes employées ne s'est révélée totalement satisfaisante. La méthode des plans quadrillés souvent considérée comme une référence pour le calcul des densités absolues a montré ses limites, dont certaines déjà exprimées par le passé (voir BERTHOLD, 1976 et SOLONEN, 1996), mais qui ressortent particulièrement dans un milieu aussi riche en oiseaux nicheurs que la forêt alluviale du Rhin. La méthode est notamment peu adaptée aux catégories d'espèces suivantes :

- celles qui n'ont pas de chant territorial vérifiable, comme la Mésange à longue queue *Aegithalos caudatus*, le Gobemouche gris *Muscicapa striata*, le Geai des chênes *Garrulus glandarius*, l'Étourneau sansonnet *Sturnus vulgaris* ou le Gros-bec casse-noyaux *Coccothraustes coccothraustes* ;

- celles qui sont susceptibles d'établir des colonies lâches, comme les deux dernières espèces citées ;

- et celles, enfin, qui sont de petite taille et dont les densités sont très faibles (comme le Roitelet à triple bandeau *Regulus ignicapillus* ou le Grimpereau des bois *Certhia familiaris* en forêts de feuillus par exemple) : la présence d'un couple d'une de ces espèces dans un quadrat de 10 ha ne donne aucune indication sur sa densité réelle, même si en pratique, les observateurs retiennent la valeur de 1 c./10 ha ; en effet, dans l'absolu, il peut s'agir du seul couple de la forêt. D'autres difficultés sont apparues dans ce contexte de très forte densité en oiseaux nicheurs :

- les espèces farouches et à voix forte, comme le Merle noir *Turdus merula* et la Grive musicienne *Turdus philomelos*, sont difficiles à recenser en même temps que les autres espèces. En effet, de loin, il est hasardeux de cartographier les contacts à



cause des risques d'erreur de parallaxe et lorsqu'on s'approche en avançant sur le quadrillage, il est fréquent que les chanteurs se taisent (ou s'envolent) avant que l'on ait pu repérer leur position précise sur le plan (surtout si l'on est occupé à noter d'autres espèces dans le même temps);

- le nombre de passage habituellement préconisé pour réaliser un recensement sur un quadrat est d'une dizaine, répartis sur l'ensemble de la saison de nidification. Cela s'avère nettement insuffisant ici, au regard du nombre d'oiseaux présents: une vingtaine est nécessaire. Il est par ailleurs préférable de grouper les sorties en fonction des pics d'activité saisonniers des oiseaux, plutôt que de les répartir uniformément sur l'ensemble de la période de nidification: 5 sorties en 5 journées consécutives au moment du maximum d'activité territoriale d'une espèce donnée, fournissent plus de résultats exploitables que le double de sorties étalées sur toute la saison. Dans le cas des forêts du Rhin, quatre périodes minimales de recensement sont nécessaires pour recenser la totalité des couples présents: une à la mi-mars pour les oiseaux sédentaires qui nichent précocement (pics, Sittelle torchepot *Sitta europaea*, grimpereaux, certaines mésanges...), une dans la première quinzaine d'avril pour les oiseaux sédentaires qui nichent plus tardivement (Merle noir *Turdus merula*, Pinson des arbres *Fringilla coelebs*, certaines mésanges...), une dans la deuxième quinzaine d'avril pour les migrateurs précoces (Coucou gris *Cuculus canorus*, Fauvette à tête noire *Sylvia atricapilla*...) et une, enfin, dans la première quinzaine de mai pour les migrateurs tardifs (Loriot d'Europe *Oriolus europaeus*, Gobe-mouche gris *Muscicapa striata*...). À raison de 5 à 6 sorties par période pour disposer d'un minimum d'informations utilisables, cela représente idéalement un total de 20 à 25 sorties sur l'ensemble de la saison de reproduction.

La technique des comptages sur bandes minimise une partie des problèmes évoqués ci-dessus: le déplacement linéaire de l'observateur facilite la localisation des oiseaux, il réduit considérablement les risques de double comptage et il permet un meilleur repérage des espèces discrètes ou de celles qui ont une répartition agrégée. Cette méthode est beaucoup plus adaptée que celle des plans quadrillés aux biotopes à fortes densités en oiseaux nicheurs.

Une autre alternative pourrait consister à recenser les quadrats en effectuant des stations d'écoute sur le maillage établi et en espaçant suffisamment les points au cours d'une même séance pour éviter les chevauchements. D'une sortie à l'autre, on alternerait les stations d'écoute pour couvrir toute la superficie. D'autres questions théoriques restent malgré tout en suspens, indépendamment de la méthode employée:

- quelle est la proportion d'oiseaux qui se décantonnent après un laps de temps donné pour aller s'installer dans un territoire voisin (et que l'on peut donc compter théoriquement deux fois)? De tels comportements ont été prouvés de façon irréfutable chez des espèces qui ont fait l'objet d'études détaillées (cf. par exemple les travaux de RIEDINGER publiés en 1995 sur le Pouillot siffleur *Phylloscopus sibilatrix*);

- la notion de territorialité et de couple est peut-être plus souple qu'on ne l'admet généralement, par facilité méthodologique. Des changements de partenaires en cours de saison de reproduction ou l'existence d'individus s'investissant auprès de plusieurs partenaires de l'autre sexe ont été mis en évidence lorsque des études précises ont été menées (cf. les données de KEMPENAERS, 1993 sur la Mésange bleue *Parus caeruleus*). On peut donc s'interroger sur la fidélité des partenaires d'un couple au cours d'une saison de reproduction, sur la proportion d'individus surnuméraires dans les couples (deux mâles pour une femelle par exemple), sur le degré de chevauchement des territoires voisins, sur la proportion d'oiseaux territorialisés qui ne se manifestent pas ou peu...

Bien que constituant des outils irremplaçables de suivi de l'avifaune nicheuse, les méthodes de recensement que l'on qualifie d'absolues parce qu'elles fournissent des valeurs de densité (par opposition aux méthodes relatives qui livrent des indices d'abondance), connaissent des limites indéniables. Les conséquences en sont probablement négligeables dans les milieux pauvres en oiseaux, mais plus prégnantes dans les milieux riches. Il serait opportun d'engager de nouvelles réflexions méthodologiques, à la lumière des connaissances actuelles, pour parfaire l'efficacité des techniques disponibles.



### CONCLUSION

La complexité architecturale de la Chênaie-Ormaie du Rhin, forêt alluviale à bois dur, procure des conditions idéales à l'avifaune nicheuse. Avec un peu plus de 129 couples de 34 espèces sur 10 ha, la densité en oiseaux nicheurs enregistrée dans la forêt mature d'Erstein est l'une des plus fortes constatées dans une forêt européenne. Sa diversité est également très élevée (indice de SHANNON égal à 4,13), en dépit de la prédominance de 5 espèces très abondantes (55 % de l'effectif total).

Ses caractéristiques générales sont celles d'une chênaie : abondance des oiseaux, tant en nombre d'espèces que d'individus comme le montrent les chiffres précédents, majorité d'espèces sédentaires (52,9 %) et prépondérance d'espèces cavernicoles (41,2 %).

Trois particularités la distinguent cependant des chênaies zonales : une densité en oiseaux nicheurs nettement supérieure, une présence en grand nombre dans le boisement mature d'espèces liées aux arbustes et enfin, la nidification d'espèces dont l'optimum écologique se situe en montagne dans l'est de la France.

La productivité de la forêt, sa diversité végétale, sa stratification verticale, l'ouverture de sa canopée et l'abondance des lianes ligneuses (dont une est sempervirente), en sont les causes. Le tout produit une architecture complexe et multistrate, avec une canopée ouverte et des arbres irrégulièrement espacés, de diamètres variés. L'abondance des lianes dans cette forêt est aussi à relever, notamment celle du Lierre, dont le rôle favorable vis-à-vis des oiseaux est manifeste (alimentation en début de printemps, abri toute l'année), bien que restant à préciser dans le détail. Sa présence accélère d'ailleurs le rythme des chablis en forêt mature<sup>9)</sup>, ce qui est un facteur supplémentaire d'hétérogénéité de la forêt.

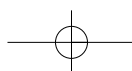
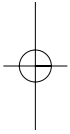
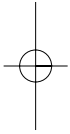
Cette étude s'est limitée à l'analyse de l'avifaune d'un stade mature de forêt alluviale, dont elle a démontré la richesse. Il serait essentiel d'entreprendre une étude globale du système alluvial forestier. En effet, les ripisylves sont des milieux d'une diversité inégalée sous nos latitudes. Leur

grande originalité fonctionnelle fait qu'elles sont plus fréquemment et plus sévèrement perturbées que les forêts zonales (action des crues et du vent, auxquels les essences à bois tendre sont particulièrement sensibles), du moins tant que la dynamique alluviale s'exprimait. Les processus de successions écologiques qui en résultent, depuis les stades pionniers jusqu'aux stades matures et ceux de zonation, depuis les milieux humides jusqu'aux milieux secs, y créent une mosaïque d'habitats sylvatiques unique (on pourrait y ajouter le gradient longitudinal constaté de l'amont vers l'aval). Par ailleurs, un dense réseau de cours d'eau parallèles au fleuve les irrigue. Aucun autre milieu n'offre autant d'écotones et d'écoclines dans nos contrées (CARBIENER *et al.*, 1988 ; SCHNITZLER-LENOBLE & CARBIENER, 1993 ; WARD *et al.*, 1999 ; PIÉGAY *et al.*, 2003).

À la richesse ornithologique stationnelle des stades matures s'ajoute donc, sans aucun doute, une diversité remarquable des oiseaux à l'échelle de l'ensemble de la ripisylve. On sait en effet, que le taux de renouvellement de l'avifaune dans les différents stades de succession forestière qui mènent de la phase pionnière à la phase mature, peut dépasser 90 % (FERRY & FROCHOT, 1974 ; MULLER, 1985 ; BLONDEL & FARRÉ, 1988). Aussi, la multiplication 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 une échelle locale et ceci, de façon totalement naturelle (contrairement aux forêts exploitées). Ce fonctionnement successional, qu'on ne retrouve avec une telle ampleur dans aucun autre type forestier, entretient une forte diversité d'habitats et contribue à la présence d'espèces d'intérêt patrimonial (BLONDEL, 2003).

Cette image appartient malheureusement en grande partie au passé, tant la fonctionnalité des écosystèmes alluviaux a été altérée par l'homme partout en Europe. Les modifications des régimes hydrologiques signent probablement la disparition inéluctable du chêne à terme et la fin prochaine de l'architecture forestière typiquement alluviale (au moins sur l'essentiel des surfaces actuelles et en l'absence d'interventions humaines visant à

<sup>9)</sup> Le poids foliaire du Lierre s'ajoute à celui de l'arbre tuteur et favorise sa chute lors des périodes de pluies qui surchargent d'eau le feuillage (obs. pers. et A. SCHNITZLER, inédit).



conserver telle ou telle caractéristique), malgré les actions de renaturation engagées, parfois à grande échelle. Il est très probable aussi que ces modifications hydrologiques ne finissent par faire progressivement évoluer la Chênaie-Ormaie vers un autre type forestier, encore inconnu. Cette transformation est déjà largement amorcée (OSTERMANN, 2004; A. SCHNITZLER, comm. pers.).

### REMERCIEMENTS

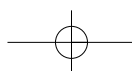
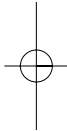
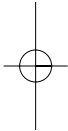
Je remercie le Conservatoire des Sites Alsaciens, organisme gestionnaire de la réserve naturelle d'Erstein, qui m'a permis de mener à bien cette étude en son temps et plus particulièrement, Jean-Paul KLEIN, Didier CARBIENER et Jean-Pierre IRLINGER, les directeurs successifs des réserves rhénanes. Je n'oublie pas Richard PETER, garde-animateur de ces réserves, compétent et toujours disponible à mon égard. Le Comité consultatif de gestion de la réserve m'a délivré les autorisations nécessaires à la bonne conduite de mes travaux. Mes remerciements s'adressent également à M. E. WILHELM et C. WEBER de l'Office National des Forêts qui m'ont fourni de précieuses indications sur les caractéristiques de la forêt et à Jean-Michel WALTER pour avoir mis à ma disposition son profil architectural de la forêt. Je suis tout spécialement redevable à Annik SCHNITZLER qui m'a fait bénéficier de ses solides connaissances sur l'écologie de la forêt du Rhin et des forêts anciennes européennes. Enfin, j'adresse ma plus profonde reconnaissance à Roland CARBIENER, spécialiste et défenseur infatigable de la forêt rhénane, dont les nombreux écrits m'ont donné toutes les bases nécessaires à la compréhension de ce milieu remarquable et bien au-delà.

### BIBLIOGRAPHIE

- BERCHTOLD (P.) 1976.— Methoden der Bestandserfassung in der Ornithologie. Übersicht und kritische Betrachtung. *J. Orn.*, 117: 1-69.
- BILCKE (G.) 1982.— Breeding songbirds community structure: influences of plot size and vegetation structure. *Acta Oecologica*, 3: 511-521.
- BILCKE (G.) 1984.— Residence and non-residence in passerines: dependence on the vegetation structure. *Ardea*, 72: 223-227.
- BLONDEL (J.) 1969.— Méthodes de dénombrement des populations d'oiseaux. In LAMOTTE (M.) & BOURLIÈRE (F.) *Problèmes d'Ecologie: l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres*: 95-151. Masson, Paris.
- BLONDEL (J.) 1986.— *Biogéographie évolutive*. Masson, Paris.
- BLONDEL (J.) 2003.— L'avifaune des ripisylves méditerranéennes. *Forêt méditerranéenne*, 24: 249-254.
- BLONDEL (J.) & FARRÉ (B.) 1988.— The convergent trajectories of bird communities along ecological successions in european forests. *Oecologia*, 75: 83-93.
- BLONDEL (J.), FERRY (C.) & FROCHOT (B.) 1973.— Avifaune et végétation, essai d'analyse de la diversité. *Alauda*, 41: 63-84
- BOEUF (R.), MICHIELS (H.G.) & HAUSCHILD (R.) 2005.— Problématique du *Quercus-Ulmetum* Issler 1924 devenu *nomen ambiguum*. Propositions sur la syntaxonomie de la forêt rhénane du Rhin supérieur. *Bulletin de la Société Botanique du Centre-ouest*, 36: 233-296.
- CARBIENER (R.) 1970.— Un exemple de type forestier exceptionnel pour l'Europe occidentale: la forêt du lit majeur du Rhin au niveau du fossé rhénan. Intérêt écologique et biogéographique. Comparaison à d'autres forêts thermohygrophiles. *Vegetatio*, 20: 97-148.
- CARBIENER (R.) 1974.— Die linksrheinischen Naturräume und Waldungen der Schutzgebiete von Rhinau und Daubensand (Frankreich): eine pflanzensociologische und landschaftsökologische Studie. *Das Taubergiessengebiet, Die Natur- und Landschaftsschutzgebiete Baden-Württembergs*, 7: 438-535.
- CARBIENER (R.) 1983.— Le Grand Ried central d'Alsace: écologie et évolution d'une zone humide d'origine fluviale rhénane. *Bulletin d'Ecologie*, 14: 249-277.
- CARBIENER (R.) 1991.— Les écosystèmes forestiers. Aspects fonctionnels liés à l'évolution biogéographique et aux influences anthropiques. In *Colloques phytosociologiques XX, Phytosociologie et Biogéographie*, Bailleul 1991: 73-99.
- CARBIENER (R.), SCHNITZLER (A.) & WALTER (J.M.) 1988.— Problèmes de dynamique forestière et de définition des stations en milieu alluvial. In *Colloques phytosociologiques XIV, Phytosociologie et foresterie*, Nancy 1985: 657-686.
- CIESLAK (M.) 1982.— Bird community of Czaplinc Nature Reserve. *Notatki ornitologiczne*, 23: 65-69.
- CODY (M.L.) 1975.— Towards a theory of continental species diversity: bird distribution over mediterranean habitat gradients. In CODY (M.L.) & DIAMOND (J.M.): *Ecology and evolution of communities*. Belknap Press of Harvard University, Cambridge.
- CODY (M.L.) 1981.— Habitat selection in birds: the roles of vegetation structure, competitors and productivity. *BioScience*, 31: 107-113.
- DENIS (P.), HOHLFELD (F.) & HAUSCHILD (R.) 2006.— Avifaune et structure forestière en plaine rhénane du Rhin supérieur. *Waldschutzgebiete Baden-*



- Württemberg, 10: 137-146 (n° spécial: Dynamique et gestion des forêts alluviales déalpines).
- 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*, 2: 153-250.. • FERRY (C.) & FROCHOT (B.) 1974.– L'influence du traitement forestier sur les oiseaux. In PESSON (P.) *Ecologie forestière*: 309-326. Gauthier-Villars, Paris. • FORSMAN (J.) & MÖNKKÖNEN (M.) 2001.– Lajien väliset vuorovaikutukset lintujen pesimäpaikanvalinnassa ja pesimäyhteisön toiminnassa. *Linnut*, 36: 16-21 [avec résumé anglais]. • FRÖHLICH (B.) 1977.– Brutvogel-Bestandsaufnahmen im Naturschutzgebiet "Hördter Rheinaue". *Mitt. Pollichia*, 65: 105-144.
  - GÉRARD (P.C.) 1994.– *Etude préliminaire au plan de gestion de la réserve naturelle d'Erstein*. DESS Sciences de l'Environnement, Université Louis Pasteur, Strasbourg. • GLOWACINSKI (Z.) 1975.– Succession of bird communities in the Niepolomice forest (southern Poland). *Ekologia Polska*, 23: 231-263. • GLUTZ VON BLOTZHEIM (U.N.) 1962.– *Die Brutvögel der Schweiz*. Verlag Aargauer Tageblatt AG Aarau.
  - JÄRVINEN (O.) & VAISANEN (R.A.) 1977.– Line transect method: a standard for field work. *Pol. Ecol. Stud.*, 3: 11-15.
  - KARR (J.R.) 1968.– Habitat and avian diversity on strip-mixed land in east-central Illinois. *Condor*, 70: 348-357. • KEMPENAERS (B.) 1993.– Relations extra-conjugales et paternités illégitimes chez les Mésanges bleues *Parus caeruleus*. *Aves*, 30: 167-172. • KLEIN (J.P.), CARBIENER (R.), STEIMER (F.) & TRENDEL (J.M.) 1992.– Les réserves naturelles des forêts alluviales rhénanes d'Erstein et d'Offendorf: un patrimoine biologique européen. *Bulletin de la Société Industrielle de Mulhouse*, 824: 21-58.
  - LEBRETON (P.), BROYER (J.) & PONT (B.) 1987.– Avifaune et altérations forestières. II. L'avifaune de boisements résineux du Haut-Beaujolais. Relations structurales végétation-avifaune. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, année 1987, supplément 4: 71-81. • LEMÉE (G.) 1978.– La hêtraie naturelle de Fontainebleau. In LAMOTTE (M.) & BOURLIÈRE (F.) *Problèmes d'Ecologie: écosystèmes terrestres*: 106-110. Masson, Paris.
  - MAC ARTHUR (R.H.) & MAC ARTHUR (J.) 1961.– On bird species diversity. *Ecology*, 42: 594-598. • MÖNKKÖNEN (M.) & HELLE (P.) 1989.– Migratory habits of birds breeding in different stages of forest succession: a comparison between the Palearctic and the Nearctic. *Ann. Zool. Fenn.*, 26: 323-330. • MOSIMANN (P.), NAEF-DAENZER (B.) & BLATTNER (M.) 1987.– Die Zusammensetzung der Avifauna in typischen Waldgesellschaften der Schweiz. *Der Ornith. Beob.*, 84: 275-299. • MULLER (Y.) 1985.– *L'avifaune forestière nicheuse des Vosges du Nord: sa place dans le contexte médio-européen*. Thèse de doctorat, Université de Dijon, Dijon. 318 p.
  - PIÉGAY (H.), PAUTOU (G.) & RUFFINONI (C.) 2003.– *Les forêts riveraines des cours d'eau. Ecologie, fonctions et gestion*. Institut pour le développement forestier, Paris.
  - OSTERMANN (R.) 2004.– Vegetationsdynamik in Bannwäldern des Taubergiessengebietes (Überflutungsau der Staubereiche). *Waldschutzgebiete in Baden-Württemberg*, Band 4, Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg.
  - POUGH (R.H.) 1957.– Comment faire un recensement d'oiseaux nicheurs ? *La Terre et la Vie*, 97: 203-217.
  - RIEDINGER (H.J.) 1995.– Untersuchungen zur Bestandsentwicklung, Habitat- und Revierwahl beim Waldlaubsänger *Phylloscopus sibilatrix* im Raum Reutlingen von 1978-1984. *Ornith. Jahreshefte für Baden-Württemberg*, 11: 75-91. • ROTENBERRY (J.T.) 1985.– The role of habitat in avian community composition: physionomy or floristics? *Oecologia*, 67: 213-217. • ROTH (R.R.) 1976.– Spatial heterogeneity and bird species diversity. *Ecology*, 57: 773-782. • ROUGHGARDEN (J.) & FELDMAN (M.) 1975.– Species packing and predation pressure. *Ecology*, 56: 489-492.
  - SCHEPPS (J.), LOHR (S.) & MARTIN (T.E.) 1999.– Does tree hardness influence nest-tree selection primary cavity nesters? *Auk*, 116: 658-665. • SCHNITZLER (A.) 1988.– *Typologie phytosociologique, écologie et dynamique des forêts alluviales du complexe géomorphologique illo-rhénan (Plaine rhénane centrale d'Alsace)*. Thèse de doctorat, Université Louis Pasteur, Strasbourg. • SCHNITZLER (A.) 1993.– Ecologie des grandes lianes dans les forêts galeries du Rhin et de l'III. *Bulletin de l'Association Philomatique d'Alsace et de Lorraine*, 29: 15-38. • SCHNITZLER (A.) 1994.– European alluvial hardwood forests of large floodplains. *Journal of Biogeography*, 21: 605-623. • SCHNITZLER (A.) 1995 a.– Successional status of trees in gallery forest along the river Rhine. *Journal of Vegetation Science*, 6: 479-486. • SCHNITZLER (A.) 1995 b.– Community ecology of arboreal lianas in gallery forests of the Rhine valley, France. *Acta Oecologica*, 16: 219-236. • SCHNITZLER-LENOBLE (A.) 2002.– *Ecologie des forêts naturelles d'Europe. Biodiversité, sylvi-génèse, valeur patrimoniale des forêts primaires*. Editions Tek & Doc, Londres, Paris, New-York.



- SCHNITZLER-LENOBLE (A.) & CARBIENER (R.) 1993.– Les forêts galeries d'Europe. *La Recherche*, 255: 694-701. • SOLONEN (T.) 1996.– Patterns and variations in the structure of forest bird communities in southern Finland. *Ornis Fennica*, 73: 12-26. • SPÄTH (V.) 1985.– Vogelwelt und Waldstruktur: die Vogelgemeinschaften badischer Rheinauenwälder und ihre Beeinflussung durch die Forstwirtschaft. *Ornit. Jahreshefte für Baden-Württemberg*, 1: 7-56. • STOCKLAND (J.) 1997.– Representativeness and Efficiency of Bird and Insect Conservation in Norwegian Boreal Forest Reserves. *Conservation Biology*, 11: 101-111. • SZEKELY (T.) & MOSKAT (C.) 1997.– Guild structure and seasonal changes in foraging behaviour of birds in a Central-European oak forest. *Ornis Hungarica*, 1: 10-28.
- THIOLLAY (J.M.) 1990.– Comparative diversity of temperate and tropical forest bird communities: the influence of habitat heterogeneity. *Acta Oecologica*, 11: 887-911. • THOMSON (R.L.), FORSMAN (J.T.) & MÖNKKÖNEN (M.) 2003.– Positive interactions between migrant and resident birds: testing the heterospecific attraction hypothesis. *Oecologia*, 134: 431-438.
- TOMIALOJC (L.) & PROFUS (P.) 1977.– Comparative analysis of breeding bird communities in two parks of Wrocław and in an adjacent *Quercus-Carpinetum* forest. *Acta ornithologica*, 16: 117-177. • TOMIALOJC (L.), WESOŁOWSKI (T.) & WALANKIEWICZ (W.) 1984.– Breeding birds community of a primaeval temperate forest (Białowieża National Park, Poland). *Acta ornithologica*, 20: 241-310.
- ULLRICH (T.) 2002.– Avifaunistische Untersuchungen im Bannwald Weisweiler Rheinwald. Ein Beitrag zur Benennung von Leitarten für naturnahe Wälder in den Oberrheinauen. *Ornithologische Jahreshefte für Baden-Württemberg*, 18: 305-302.
- WALICZKY (Z.) 1991.– Bird community changes in different-aged oak forest stands in the Buda-hills (Hungary). *Ornis Hungarica*, 1: 1-9. • WALTER (J.M.) 1972-1974.– Arbres et forêts alluviales du Rhin. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Colmar*, 55: 37-88. • WALTER (J.M.) 1974.– Les dernières forêts alluviales rhénanes en Alsace-Bade. *Bulletin de l'association philomatique d'Alsace et de Lorraine*, 15: 101-112. • WALTER (J.M.) 1979.– Etude des structures spatiales en forêt alluviale rhénane. Problèmes structuraux et données expérimentales. L'architecture observée. *Oecol. Plant.*, 14: 345-359, 401-410. • WARD (J.V.), TOCKNER (K.) & SCHIEMER (F.) 1999.– Biodiversity of floodplain river ecosystems: ecotones and connectivity. *Regulated Rivers: Research & Management*, 15: 125-139. • WILSON (M.F.) 1974.– Avian community organisation and habitat structure. *Ecology*, 55: 1017-1029.
- YON (D.) & TENDRON (G.) 1981.– *Les forêts alluviales en Europe. Elément du patrimoine naturel international*. Collection "Sauvegarde de la nature" du Conseil de l'Europe, 22: 76 p.
- ZENKER (W.) 1980.– Untersuchungen zur Siedlungsdichte der Vögel in einem naturnahen Eichen-Ulmen-Auenwald im Erfftal (Naturschutzgebiet Kerpener Bruch). *Beitr. Avifauna Rheinland*, 13: 00-00.