



HAL
open science

Impact du sanglier sauvage (*Sus scrofa*) sur les oiseaux nicheurs de Provence.

Fabrice Roda

► **To cite this version:**

Fabrice Roda. Impact du sanglier sauvage (*Sus scrofa*) sur les oiseaux nicheurs de Provence.. 2014.
hal-01022400v1

HAL Id: hal-01022400

<https://hal.science/hal-01022400v1>

Preprint submitted on 16 Jul 2014 (v1), last revised 24 Jul 2014 (v2)

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Impact du sanglier sauvage (*Sus scrofa*) sur les oiseaux nicheurs de Provence.

Fabrice Roda ¹

Résumé

Dans les dernières décennies, de nombreuses études ont visé à évaluer l'importance du déclin des espèces d'oiseaux paléarctiques en Europe de l'Ouest. Plusieurs causes ont été mises en avant mais aucune étude n'a cherché à évaluer la possibilité que la surabondance de sangliers puisse affecter les populations d'oiseaux chanteurs. Nous avons mesuré les variations d'abondances de différentes espèces et guildes d'oiseaux chanteurs en relation avec la présence de sangliers, pendant la saison de reproduction. Nos résultats ont montré que les sangliers, lorsqu'ils sont présents en abondance, ont un fort impact sur certaines populations d'oiseaux chanteurs. Les oiseaux fortement dépendant du sol pour leurs cycles biologiques représentent une guilda aviaire négativement impactée par les sangliers. Dans le détail la forte pression exercée sur le milieu par les sangliers, mise en évidence par l'abondance des traces laissées durant leur quête de nourriture, est très fortement corrélée à une réduction de 67% de l'abondance des oiseaux très dépendants du sol, incluant des oiseaux nichant au sol ou proche du sol (Rougegorge familier, Rossignol philomèle). Une analyse des correspondances des données récoltées dans le territoire de l'étude a permis de montrer que l'abondance des sangliers avait un impact plus important sur la répartition spatiale des oiseaux que les paramètres de la végétation. Nous faisons l'hypothèse que la surabondance des sangliers induit une baisse de la qualité de l'habitat de certaines espèces d'oiseaux et provoque une augmentation de la compétition inter-spécifique pour les meilleurs sites de nidification.

Introduction

Dans les dernières décennies, de nombreuses études ont visé à évaluer l'importance du déclin des espèces d'oiseaux paléarctiques en Europe de l'Ouest et en Amérique du Nord (Robbins et al, 1989; Fuller et al, 1995; Julliard et al, 2004). Les causes mises en avant lors de ces études s'avèrent complexes. En Europe, dans la mesure où les habitats ont été largement exploités et modifiés par les activités humaines, une grande partie des données concerne le déclin des oiseaux des milieux agricoles, en relation avec le changement climatique et les pratiques de l'agriculture intensive (Chamberlain et al, 2000; Julliard et al, 2004a,b; Jiguet et al, 2007; Barbet-Massin et al, 2009; Gregory et al, 2009). La fragmentation des milieux et la perte de la qualité des habitats a également été mise en cause dans le déclin de certaines espèces d'oiseaux spécialistes des milieux forestiers (Gregory et al, 2007).

En parallèle au déclin des oiseaux chanteurs paléarctiques, les progressions des populations de grands ongulés sauvages ont été spectaculaires en Europe de l'Ouest. En France par exemple, le cerf élaphe (*Cervus elaphus*), le chevreuil (*Capreolus capreolus*) et le sanglier (*Sus scrofa*) atteignent des niveaux historiques de population ; les populations de sangliers ont été multipliées par 5,7 en trente ans (ONCFS, bilan scientifique 2010). Les causes le plus souvent évoquées pour justifier l'explosion des populations d'ongulés sauvages sont la fermeture des milieux, l'extermination des prédateurs naturels, le nourrissage des ongulés sauvage, et les changements dans les pratiques agro-sylvo-cynégétiques (Fuller and Gill, 2001; Morellet et al, 2007).

Avec une augmentation aussi spectaculaire des populations d'ongulés sauvages, il apparaît légitime

¹ Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage. Chercheur associé au laboratoire de gestion intégrée de la faune du CIRAD. Auteur correspondant: E-mail: Fabrice.Roda@oncfs.gouv.fr

de s'interroger sur les conséquences pour les écosystèmes de la surabondance de ces espèces. Ainsi, de nombreuses études ont visé à évaluer l'impact des cervidés sur l'environnement. La surabondance de cervidés a un fort impact sur la répartition des communautés de plantes, la structure de la végétation, et l'abondance de nombreux taxa d'invertébrés (Holt et al, 2011). De tels changements dans les écosystèmes forestiers affectent bien évidemment la disponibilité de la nourriture et des sites de nidifications, et sont responsables d'effets négatifs en cascades affectant l'abondance et la biodiversité des oiseaux nicheurs (Allombert et al, 2005a,b, Holt et al, 2011).

Si de nombreuses études se sont intéressées aux conséquences de la démographie des cervidés sur leur habitat et sur la sylviculture, par contraste très peu d'études ont visé à examiner l'impact des sangliers sauvages sur les écosystèmes et la biodiversité. Les quelques études visant à étudier l'impact des sangliers sur l'avifaune concernaient essentiellement des espèces chassables, dont les effectifs sont affectés par l'activité cynégétique. Il a été montré que le sanglier peut être responsable localement de 9 à 30% des pertes de nichées de Grand Tétra (*Tetrao urogallus*) et de Gelinotte des bois (*Tetrastes bonasia*) (Saniga, 2002; Saniga, 2003). L'activité de glanage dans le sol par les sangliers peut avoir de sévères conséquences sur l'environnement. La recherche de bulbes et racines par les sangliers peut ainsi conduire à la destruction de la couverture herbacée (Howe et al, 1981) et empêcher la régénération des arbres (Gomez et al, 2003). Les sangliers affectent négativement les populations de petits rongeurs par prédation directe sur les individus juvéniles (Schley and Roper, 2003) et par compétition pour les mêmes ressources alimentaires (Focardi et al, 2000). Par ailleurs, la surabondance de sangliers a également un impact négatif en Espagne sur les populations de chats forestiers (*Felis sylvestris*) par réduction de la disponibilité des rongeurs qui constituent leurs proies (Lozano et al, 2007). Si l'activité destructive des sangliers au niveau du sol semble assez bien établie, il est surprenant qu'aucune étude à ce jour n'ait cherché à évaluer l'impact de ces ongulés sur les populations d'oiseaux chanteurs (autres que les espèces chassables) nichant à proximité du sol. Cela est peut-être à mettre en parallèle avec certaines études soulignant les difficultés à évaluer l'abondance des populations de sangliers, du fait des mœurs nocturnes de cette espèce (Brandt et al, 2010).

L'objectif de cette étude a donc été d'évaluer les réponses individuelles de différentes espèces d'oiseaux chanteurs et de groupes fonctionnels d'oiseaux (guildes) à la présence et l'abondance de sangliers, pendant la saison de reproduction, et de vérifier si l'abondance des sangliers était susceptible d'affecter la répartition spatiale des oiseaux chanteurs et leur occupation de l'habitat forestier, en relation avec divers paramètres de végétation. Les résultats présentés ci-dessous représentent un travail préliminaire d'une étude plus complète à paraître.

Matériels et méthodes

Lieu de l'étude

Le massif forestier des Morières et de Siou Blanc, situé dans le département du Var, possède une faible densité d'habitations humaines. La majorité du massif forestier est interdite à la circulation automobile, et une seule route goudronnée coupe en deux le massif, permettant la pénétration du public dans la forêt. Le massif forestier est situé sur un plateau calcaire dont l'altitude moyenne varie de 500 à 650 mètres, avec des parties à faciès dolomitiques. Le massif forestier couvre une superficie de 8638 ha environ. Le massif forestier est une mosaïque d'habitats variés qui reflètent la longue période pendant laquelle le massif forestier a été exploité, essentiellement pour fournir du bois de chauffage. On trouve ainsi des profils de végétation variés, essentiellement des taillis de chênes verts (*Quercus ilex*), des chênes blancs (*Quercus pubescens*), des futaies de conifères (*Pinus* spp.) et des milieux mixtes conifères/feuillus; de nombreuses espèces xériques de buissons sont présentes dans le massif (*Rosmarinus officinalis*, etc).

L'activité de chasse est importante dans le massif forestier, l'accent étant mis sur la chasse des grands ongulés sauvages et plus particulièrement le sanglier. L'abondance du sanglier varie de manière significative à l'intérieur du massif, avec des densités parfois très importantes localement. Par contraste, les populations de chevreuils sont moins importantes, et le cerf élaphe est quasi-absent du massif (une dizaine d'individus ont été introduits par les chasseurs récemment). De petits groupes de daims (*Dama dama*), environ une cinquantaine au moment de cette étude, ont été également introduits récemment par les chasseurs.

Protocole d'échantillonnage

Des cartes IGN ont été utilisées pour sélectionner 26 stations de recueil des données. Les stations ont été pointées de façon à couvrir de manière homogène l'ensemble du massif forestier. Seuls les points ayant une absence totale de chemins permettant d'y accéder facilement ont été exclus de l'étude. Les stations ont été sélectionnées sans aucune connaissance préalable de leur végétation ou de la structure de leurs communautés d'oiseaux chanteurs. Des visites de terrain ont été organisées durant l'hiver afin de repérer les stations. Les stations sélectionnées étaient situées au cœur du massif forestier et étaient environnées de tous cotés par la forêt. A proximité de chaque station, un transect d'1 km a été réalisé afin de chercher les traces de l'activité de sangliers. Les chemins de prospections ont été réalisés le long de pistes forestières de 1-5m de large.

Chaque route de prospection a été divisée en segments de 100m de long, correspondant à 10 segments par transect de prospection. Dans chaque segment la présence de sangliers a été prospectée, ce qui a permis de mesurer simplement un indice kilométrique d'impact (Iki) de la manière suivante: nombre de segments avec traces de sangliers/10 segments. Les segments ont été considérés comme positifs si les signes d'activités des sangliers (vermillis, boutis, diverses traces de fouissage) occupaient une zone contiguë supérieure à 2m². Les stations avec un Iki compris entre 0 et 0,3 ont été considérées comme étant des stations où les sangliers exercent un impact faible sur l'écosystème, celle dont l'Iki était compris entre 0,4 et 0,6 comme des stations avec un impact modéré des sangliers sur l'écosystème, et celle dont l'Iki était supérieur à 0,6 comme présentant un fort impact des sangliers sur l'écosystème. Deux mesures d'Iki ont été réalisées pour chaque transect, chaque mesure étant séparée par une période d'au moins 4 semaines; les indices présentés dans cette étude correspondent donc à des valeurs moyennes. Pour chaque station de recueil de données ornithologiques (voir protocole ci-dessous), un indice d'Iki a pu être ainsi déterminé. Ce protocole d'échantillonnage a permis de mettre en évidence 13 stations avec un impact faible des sangliers sur l'écosystème, 16 stations avec un impact modéré et 16 stations avec un fort impact.

Pendant l'échantillonnage, des données concernant l'habitat ont été mesurées sur chaque route de prospection: densité de la végétation, constitution et âge des peuplements, hauteur des buissons.

Échantillonnage des oiseaux

Les oiseaux ont été échantillonnés en utilisant une méthodologie par points d'écoutes. Chaque station était séparée de la précédente par une distance d'au moins 500m afin d'éviter des chevauchements dans les comptages. Afin d'éviter d'éventuels effets de lisière (Ries and Sisk, 2004), le centre de chaque aire d'écoute était situé à au moins 100m des bordures d'allées forestières. Nous avons utilisé des points d'écoute de 100m de rayon et recueilli les données pendant une durée de 20 minutes afin d'estimer les abondances relatives des différentes espèces d'oiseaux, en suivant un protocole similaire à ceux abondamment utilisés par les ornithologues (Jiguet, 2012). Chaque point d'écoute a été répété deux fois entre le 1er avril et le 30 mai 2012; le délai entre chaque recueil de données sur le même site était d'au moins 4 semaines. Les comptages ont été effectués le matin par beau temps. Chaque session a eu lieu entre 1 et 4 heures après le lever du soleil. Pendant le second comptage, les abondances relatives d'oiseaux ont été recueillies en suivant

un parcours en sens inverse afin d'éviter d'introduire des biais temporels entre chaque stations. Tous les oiseaux adultes entendus ou vus dans un cercle de 100m de rayon pendant une période de 20 min d'observation ont été comptés. Le nombre total d'oiseaux enregistrés a été mesuré en prenant le plus haut score entre les deux points d'écoutes séparés dans le temps et ce, pour chaque espèce. 286 oiseaux ont été ainsi comptés, avec une moyenne de 11 oiseaux par point d'écoute.

Nous avons exclu de cette étude les oiseaux de proie présents dans la zone, i.e. l'aigle royal (*Aquila chrysaetos*), l'aigle de Bonelli (*Aquila fasciata*), le circaète Jean-le-Blanc (*Circaetus gallicus*), le faucon pèlerin (*Falco peregrinus*), le faucon crécerelle (*Falco tinnunculus*), l'épervier d'Europe (*Accipiter nisus*), la buse variable (*Buteo buteo*), ainsi que les corvidés (*Corvus corrax* et *Corvus corone*), le coucou d'Europe (*Cuculus canorus*), et la bécasse des bois (*Scolopax rusticola*), étant donné que ces espèces étaient difficilement comptées avec la méthode choisie et/ou avaient un mode de vie sans rapport avec la question soulevée par cette étude. Les oiseaux chassables (*Alectoris rufa*, *Phasianus colchicus*) n'ont pas été comptés car leur présence sur le site résulte essentiellement de lâchers effectués par les chasseurs.

Classification par guildes

Nous avons établi un système de classification afin de grouper les oiseaux enregistrés au cours de cette étude en guildes fonctionnelles, en utilisant les critères suivants: 1) le substrat utilisé pour le glanage de nourriture et 2) les sites de nidification. Nous avons utilisé les données de la littérature et nos propres observations de terrain afin d'attribuer un score de dépendance vis à vis de l'étage du sol, de l'étage de la végétation basse ou bien l'étage de la canopée/de l'écorce en ce qui concerne la nidification et le glanage de nourriture de chaque espèce d'oiseaux. Un score compris entre zéro (aucune dépendance vis à vis du sol) et deux (usage exclusif de l'étage du sol) a été attribué à la fois pour la nidification et le glanage de nourriture et ce pour chaque espèce considérée. Les oiseaux ont été ainsi divisés en trois groupes: 1) les oiseaux avec une forte dépendance vis à vis de l'étage du sol, à la fois pour la nidification et la recherche de nourriture, 2) les espèces avec une forte dépendance au sol modérée, et 3) les espèces sans aucune dépendance de l'étage du sol. La classification utilisée figure sur la table 1.

Échantillonnage des données sur l'habitat

Les données sur la végétation ont été collectées pendant le printemps 2012. Trois mesures de la végétation ont été réalisées pour chaque station d'écoute, ce qui a représenté 135 points d'échantillonnage. Pour chaque station, un point d'échantillonnage a été réalisé au point de comptage, et les deux autres à une distance aléatoire de la station (<50m). Des valeurs moyennes ont été obtenues pour chaque variable listée.

(a) La densité de l'étage buissonneux a été estimée en utilisant un bâton gradué en sections de 10cm et en utilisant un protocole adapté d'après Holt et al. (2011). Le nombre de sections obscurcies par la végétation a été mesuré à partir d'un point de vue situé à 10m. Un index de la densité su sous-bois a été attribué comme suit: nombre de segments obscurcis/10 segments. Les valeurs inférieures ou égales à 0,3 ont été considérées comme étant "faible densité" (notées "S+"), celles comprises entre 0,3 et 0,6 comme "moyennes" (notées "S++") et celles supérieures à 0,6 comme "forte densité" (notées "S+++").

(b) Estimation de la structure de la végétation: les communautés aviaires sont largement dépendantes du stade de croissance et des structures verticales et horizontales de végétation des forêts exploitées par l'homme. Trois profils de végétation (notés P1, P2 et P3) ont été utilisées au cours de cette étude, liés à l'âge du peuplement et à la complexité de sa structure (Fuller and Henderson, 1992):

(P1) une catégorie représentant un stade de croissance pré-fermeture de la canopée, caractérisée par un étage buissonnant dense.

(P2) une catégorie de végétation se caractérisant par la fermeture de la canopée et une réduction de la couverture herbacée, ainsi que de la densité de la végétation intermédiaire.

(P3) une dernière catégorie correspondant à une forêt plus âgée, avec présence d'arbres de différentes tailles, ouverture de clairières dues à la chute de vieux arbres, et différents étages de végétation intermédiaire.

Des représentations schématiques de ces différents stades sont représentées sur la figure 1.

Statistiques

Une évaluation statistique des données obtenues a été réalisée en utilisant un logiciel de traitement de données statistiques (Statistica). L'abondance de chaque espèce d'oiseau, ainsi que les abondances de chaque guildes aviaires ont été analysées afin de déterminer leur degré de dépendance vis à vis des autres variables enregistrées au cours de cette étude: densité de la végétation intermédiaire, âge du peuplement forestier et structure végétale verticale associée, indice d'impact des sangliers. Pour effectuer ces comparaisons nous avons utilisé des tests d'analyse de correspondance, ces tests étant particulièrement adaptés pour étudier les relations entre les espèces et leurs environnements (Lebreton et al., 1991; Allombert et al., 2005; Lozano et al., 2007). L'objectif était de vérifier notre assomption générale d'une interaction entre la distribution spatiale des oiseaux chanteurs, l'impact des sangliers et les différentes structures de la végétation. Afin d'explorer plus finement les interactions entre les différents groupes testés, des comparaisons deux-à-deux ont été ensuite réalisées en utilisant des test post-hoc de Fisher. Les résultats ont été exprimés comme suit: moyenne \pm erreur standard.

La richesse spécifique totale (=ensemble des espèces trouvées dans l'aire de prospection) était de $n=24$. Neuf espèces d'oiseaux ont représenté 81% de l'échantillon global ($n=286$ oiseaux). L'espèce la plus couramment enregistrée était le pinson des arbres (*Fringilla coelebs*, $n=51$), suivie de la mésange charbonnière (*Parus major*, $n=31$), du pouillot de Bonelli (*Phylloscopus bonelli*, $n=29$), de la mésange bleue (*Cyanistes caeruleus*, $n=29$), du rougegorge familier (*Erithacus rubecula*, $n=28$), du rossignol Philomèle (*Luscinia megarhynchos*, $n=24$), du merle noir ($n=15$), de la Fauvette mélanocéphale ($n=14$) et de la Fauvette à tête noire ($n=13$). Ces neuf espèces ont chacune été observées dans au moins un tiers des points de comptage et ont été incluses dans les analyses statistiques de correspondance. Quatre autres espèces, présentes dans au moins 4 points d'écoute, ont été ajoutées dans l'analyse en tant qu'espèces supplémentaires.

Résultats

Comparaison des différents facteurs affectant l'abondance des oiseaux

Vingt-six stations ont été échantillonnées. Les traces de sangliers étaient abondantes et ont été retrouvées dans chaque transect prospecté. L'indice maximal d'abondance de sangliers était égal à 1,0, avec une moyenne élevée de $0,70 \pm 0,04$, indiquant une très forte présence des sangliers dans le massif prospecté. Les stations ont été divisées en 3 groupes en relation avec les valeurs d'abondances de sangliers (voir matériels et méthodes pour le protocole): faible abondance des sangliers ($0,30 \pm 0,06$, trois stations), abondance moyenne ($0,56 \pm 0,01$, dix stations) et forte abondance ($0,91 \pm 0,03$, treize stations). Les deux premières dimensions de l'analyse représentaient 83,5% de la variance de la relation espèces-environnement avec 63,3% et 20,2% pour les

dimensions 1 et 2, respectivement. Le troisième axe représentait 9,9% de la variance. L'analyse a été restreinte aux deux premières dimensions.

L'analyse des variables environnementales (Figure 2) montre que le plan délimité par les axes 1 et 2 oppose des carrés présentant une faible abondance de traces de sangliers (scores négatifs sur l'axe 1) à des carrés présentant une forte abondance de traces de sangliers (scores positifs sur l'axe 1). En dimension 1, environ 77,9% de l'inertie est expliquée par le tandem $I_k(+)$ vs $I_k(+++)$, de signes opposés. Le facteur $I_k(+)$ représente à lui seul 64,6% de l'inertie dans la dimension 1, indiquant qu'un impact faible des sangliers est déterminant dans cette dimension pour la répartition de certaines espèces d'oiseaux. Une faible abondance de sangliers favorise les espèces appartenant à la guildes "fortement dépendantes du sol" (*Lus meg* et *Eri rub*) ainsi que *Syl mel* (intrus car n'appartenant pas à cette guildes). Par comparaison, les critères de végétation ne comptent que pour 22% de variabilité dans cette dimension. L'analyse des abondances d'oiseaux dans la dimension révèle que deux espèces (*Fauvette mélanocéphale* et *Rossignol philomèle*) représentent 57,1% de la variabilité à elles seules. Ces données sont présentées dans la Table 1.

En dimension 2, 68,9% de l'inertie est représentée par les 3 variables de profils de végétation (P1, P2, P3). Les trois variables d'abondance des sangliers, qui représentaient près de 78% de la variabilité de la dimension 1 ne représentent plus que 4,8% dans la dimension 2. Cumulées, les différentes variables liées à la végétation représentent 94,4% de la variabilité totale en dimension 2, indiquant que cette dimension mesure les différents paramètres de végétation. Les habitats caractérisés par une végétation âgée avec un sous bois moyennement dense sont caractérisés par des valeurs positives sur l'axe 1 et négatives sur l'axe 2 (carré en bas à droite). Les deux variables de végétation associées à ce carré (P3 et S+) représentent 49,9 de la variabilité dans la dimension 2, indiquant que ce type de milieu est à lui seul responsable de la moitié de la variabilité totale observée dans cette dimension. Un tel milieu correspond à un biotope possédant des structures verticales et horizontales complexes. Des valeurs positives sur l'axe 1 et l'axe 2 (carré en haut à droite) correspondent à de la végétation jeune avec la végétation intermédiaire la plus dense, caractéristiques de milieux arbustifs de régénération. Les variables de végétation associées à ce carré (P1 et S+++) représentent 28,3% de la variabilité totale observée dans la dimension 2. Enfin des valeurs positives sur l'axe 2 et négatives sur l'axe 1 (carré en haut à gauche) correspondent à des milieux avec une végétation intermédiaire peu abondante, une canopée fortement recouvrante. Seules deux espèces (*Rougegorge familier* et *fauvette Mélanocéphale*) ne sont pas associées à l'un des milieu pré-cité. L'analyse de leurs inerties (2,2% et 6,1%, respectivement) révèle que la répartition de ces deux oiseaux n'est que peu dépendante des paramètres de végétation caractéristiques de la dimension 2 dans cette étude. En revanche, ces deux espèces sont fortement associées à la variable I_k+ dans la dimension, ce qui montre que leur répartition spatiale est surtout dépendante de l'absence relative de sangliers. Il est intéressant de souligner que les répartitions de *Fauvettes à tête noire* et *Fauvettes mélanocéphale* sont diamétralement opposées, un résultat a priori surprenant qui sera abondamment discuté plus tard. En résumé, nos résultats indiquent que les paramètres environnementaux qui sont déterminant pour la répartition spatiale des oiseaux nicheurs dans cette étude sont principalement l'abondance de sangliers, et plus exactement leur absence; puis dans une moindre mesure l'âge du peuplement et la densité du sous-bois.

Impact des sangliers sur les guildes d'oiseaux

L'effet de l'indice d'abondance des sangliers a été tout d'abord considéré en englobant l'ensemble de la population d'oiseaux, sans tenir compte des guildes aviaires. Les activités de fouissage des sangliers ont eu un impact négatif et statistiquement significatif sur la richesse spécifique ($p < 0,02$, $r^2 = 0,21$), mis en évidence par une analyse par régression linéaire. Ainsi, la richesse spécifique de l'avifaune était faible lorsque les traces de sangliers étaient importantes. L'indice de Shannon était influencé de manière similaire par la densité de sangliers, i.e. cet indice était faible lorsque les

activités de fouissage des sangliers étaient importantes ($p < 0,02$, $r^2 = 0,22$). Ces effets des sangliers sur la richesse spécifique et l'indice de Shannon étaient plus importants que l'influence de la végétation sur ces mêmes paramètres (voir la partie sur l'influence de la végétation).

L'examen des changements dans la composition et la densité des guildes aviaires en relation avec les indices de présences de sangliers ont révélé un certain nombre de tendances importantes. Premièrement, des réponses fortement négatives ont été montrées par les oiseaux ayant une forte dépendance vis à vis du sol, i.e. les oiseaux nichant au sol ou bien dans la végétation basse. Dans les zones avec une présence marquée de sangliers, les abondances moyennes des oiseaux fortement dépendants du sol étaient quatre fois moins importantes que dans les zones où la présence des sangliers était faible. Ces résultats étaient très significatifs statistiquement (Table 2).

Les abondances moyennes des oiseaux modérément dépendants du sol ne montraient aucune corrélation linéaire avec les indices d'impact du sanglier. Bien que n'étant pas statistiquement significatives, les valeurs d'abondances des oiseaux appartenant à cette guilda étaient néanmoins plus faibles lorsque l'impact des sangliers sur le milieu était important comparées aux valeurs obtenues lorsque l'impact de ces ongulés était faible. Ces résultats en apparence contradictoires étaient en fait dû à l'extrême hétérogénéité des réponses des oiseaux appartenant à cette guilda (voir ci dessous les résultats des réponses individuelles par espèces).

Les abondances moyennes des oiseaux non dépendants du sol, prises dans leur ensemble, n'ont montré aucune corrélation linéaire avec les valeurs d'impact des sangliers.

Impact des sangliers sur chaque espèce prise individuellement

Au niveau des espèces considérées individuellement, aussi bien le rossignol philomèle ($r^2 = 0,19$, $p < 0,05$) que le rougegorge familier ($r^2 = 0,32$, $p < 0,01$) ont montré des réponses négatives marquées à la présence du sanglier. Les changements d'abondances de ces espèces ont évolué en parallèle aux changements observés dans leur guilda aviaire (oiseaux fortement dépendants du sol).

De manière surprenante, un patron de réponse similaire a été observé pour la fauvette mélanocéphale ($r^2 = 0,30$, $p < 0,01$), une espèce avec une dépendance modérée vis à vis du sol. Les autres espèces appartenant à cette guilda aviaire (fauvette à tête noire, fauvette passerinette, fauvette pitchou, pouillot vélocé, pouillot de Bonelli) ont été peu ou pas affectées par les activités du sanglier. Les variations des abondances de la fauvette mélanocéphale, très négativement impactées par les activités du sanglier, ont ainsi grandement contribué à l'hétérogénéité des résultats statistiques obtenus pour cette guilda aviaire.

Les abondances moyennes des oiseaux avec une dépendance faible vis à vis du sol, pris dans leur ensemble, n'étaient pas corrélées à l'impact des sangliers sur le milieu. Les abondances des oiseaux appartenant à cette guilda étaient plus ou moins les mêmes quelle que soit la densité des traces de sangliers. Au niveau des espèces individuelles, les changements d'abondances du pinson des arbres et de la mésange charbonnière étaient à l'opposé de ceux observés pour les oiseaux de la guilda "forte dépendance vis à vis du sol", mais ces résultats n'étaient pas statistiquement significatifs.

Les valeurs de l'indice de Shannon ont été comparées aux abondances moyennes de toutes les espèces et guildes aviaires. Les changements des abondances moyennes des espèces d'oiseaux avec une forte dépendance vis à vis du sol étaient fortement positivement corrélés aux variations de l'indice de Shannon ($r^2 = 0,36$, $p = 0,001$). En considérant les espèces prises individuellement, les changements dans les abondances du Rougegorge familier et du Rossignol philomèle étaient positivement corrélés aux variations de l'indice de Shannon ($r^2 = 0,23$; $p = 0,002$ et $r^2 = 0,26$; $p = 0,009$ respectivement), i.e. diminuaient lorsque les activités de fouissage des sangliers augmentaient.

Prises dans leur ensemble, les abondances des espèces appartenant à la guildes des oiseaux avec une dépendance modérée vis à vis du sol n'étaient pas corrélées à l'indice de Shannon. Cependant au niveau individuel, les variations d'abondance du pouillot de Bonelli étaient positivement corrélées aux variations de l'indice de Shannon ($r^2=0,18$; $p=0,03$). Enfin, les abondances des oiseaux non dépendants du sol n'étaient pas corrélées aux variations de l'indice de Shannon.

Influence de la végétation

Des différences dans la densité de la végétation intermédiaire ont été relevées en comparant les stations entre elles. Les plus fortes densités de couverture végétale mesurées étaient de 1,0, avec des valeurs moyennes de $0,52 \pm 0,05$. Les stations ont été classées en 3 groupes: faible densité de végétation ($0,18 \pm 0,03$ SE, 6 stations, notées "S+"), densité moyenne de végétation ($0,51 \pm 0,01$ SE, 13 stations, notées "S++"), et forte densité de végétation ($0,83 \pm 0,03$ SE, 7 stations, notées "S+++"). Les données obtenues pour ces trois groupes de stations ont été comparées avec l'indice d'impact des sangliers, la richesse spécifique, l'indice de Shannon et l'abondance des oiseaux appartenant à chaque guildes aviaire en utilisant une analyse linéaire. Les résultats obtenus sont résumés dans la Table 2.

Les valeurs d'abondance de sangliers en relation avec la densité de la végétation étaient distribuées comme suit: $0,78 \pm 0,08$, $0,70 \pm 0,07$, et $0,63 \pm 0,08$ pour des valeurs hautes, moyennes et faibles de densité de végétation basse, respectivement. Aucune relation statistique n'a été trouvée entre l'abondance des sangliers et la densité de la végétation, montrant une indépendance de ces deux facteurs ($r^2=0,05$; $p=0,27$; voir Table 2).

Une analyse par régression linéaire a montré que la richesse spécifique était affectée de façon marginale, mais non significative par la densité de la végétation intermédiaire ($p<0,1$), indiquant un faible effet de la densité de végétation sur la richesse spécifique. Ainsi, la richesse spécifique tendait à être plus élevée ($7,83 \pm 0,70$) dans les zones avec une faible densité de végétation intermédiaire que dans les zones où cette densité était moyenne ($5,92 \pm 0,63$) ou élevée ($5,43 \pm 0,87$). Cependant, cet effet n'était pas suffisamment fort pour que les résultats soient statistiquement significatifs. L'indice de Shannon ne présentait pas de variation statistique en relation avec la densité de la végétation intermédiaire (cf. Table 2).

La densité de végétation intermédiaire a exercé un effet marginal mais non statistiquement significatif ($p<0,1$) sur l'abondance cumulée des oiseaux appartenant aux trois guildes aviaires. Globalement, les oiseaux comptés étaient plus nombreux dans les zones avec une faible ou moyenne densité que dans les zones avec une forte densité de végétation. Ces tendances étaient similaires à celles observées pour la richesse spécifique et l'indice de Shannon, i.e. les oiseaux étaient plus abondants là où la végétation intermédiaire était plutôt diffuse.

Discussion

Cette étude est la première à tester les réponses des oiseaux chanteurs aux perturbations induites par les activités de fouissage des sangliers sauvages, durant la période de nidification. Cette étude est également la première à inclure dans son analyse différentes guildes aviaires, basées sur leur dépendance vis à vis du sol. Nos résultats fournissent la première évidence empirique de la relation négative existant entre l'impact des sangliers sur le milieu et la biodiversité des oiseaux nicheurs en milieu méditerranéen. De plus, nous avons montré que les oiseaux ayant une forte dépendance vis à vis du sol sont négativement impactés par la présence des sangliers.

Effets des sangliers sur l'abondance et la biodiversité des populations d'oiseaux

L'effet de la présence des sangliers sur la richesse spécifique et la biodiversité a été relativement complexe. A l'échelle de l'aire prospectée, la richesse spécifique totale observée chez les petits passereaux était similaire à celle trouvée lors d'études antérieures dans des taillis de chênes verts méditerranéens (Cheylan et Orsini, 1995). L'aire prospectée était, de ce point de vue, tout à fait "typique" et représentait donc un excellent modèle d'étude d'écosystème forestier méditerranéen. Bien que l'effet des sangliers sur la richesse spécifique ponctuelle et la biodiversité n'ait été que marginalement significatif statistiquement, une baisse importante de ces deux paramètres a pu être observée lorsque les indices de présence des sangliers étaient abondants. Ainsi, la richesse spécifique ponctuelle et la biodiversité mesurée par l'indice de Shannon ont chuté de 38% et 31%, respectivement, dans les stations où la présence des sangliers était élevée. Un échantillonnage plus important aurait sans doute permis de confirmer ces tendances.

Dans le détail la forte pression exercée sur le milieu par les sangliers, mise en évidence par l'abondance des traces laissées durant leur quête de nourriture, est très fortement corrélée à une réduction de 67% de l'abondance des oiseaux très dépendants du sol, incluant des oiseaux nichant au sol ou proche du sol (Rougegorge familier, Rossignol philomèle). Cette chute massive de l'abondance des oiseaux appartenant à cette guilda aviaire, attendue, a donc été en grande partie responsable des effets observés sur la biodiversité et la richesse spécifique de l'avifaune au cours de cette étude. Par contraste, les abondances des espèces faiblement dépendantes du sol n'ont pas été affectées par les activités des sangliers. Ces dernières espèces étaient typiquement des espèces dépendant de la canopée ou de la sous-canopée pour la quête de nourriture ou la nidification (Mésange bleue, Mésange charbonnière) ou bien des espèces glanant leur nourriture au sol mais étant en mesure de nicher relativement en hauteur dans le sous-bois ou la sous-canopée (Merle noir, Pinson des arbres). Les oiseaux appartenant à la guilda aviaire des espèces moyennement dépendantes du sol faisaient tous partie de la famille des sylviidés (Fauvette à tête noire, Fauvette mélanocéphale, Fauvette passerinette, Fauvette pitchou, Pouillot de Bonelli, et Pouillot vélocé). Les réponses des oiseaux appartenant à cette guilda aviaire, bien que présentant a priori des caractéristiques et besoins biologiques relativement proches, ont été hétérogènes et très contrastées. Ainsi, la Fauvette à tête noire ou le Pouillot de Bonelli, deux espèces très représentées dans notre étude, n'ont pas été statistiquement affectés par la présence des sangliers. Ce résultat paraît à première vue contre intuitif en ce qui concerne le Pouillot de Bonelli, dont les nids sont situés à même le sol. A l'inverse, les Fauvettes mélanocéphales ont été autant impactées par la présence des sangliers que les espèces fortement dépendantes du sol, accusant une baisse massive très significative de leur abondance de l'ordre de 88%, un résultat à priori surprenant et inattendu et contrastant avec les résultats obtenus auprès de la Fauvette à tête noire, ces deux espèces nichant théoriquement dans des buissons ou arbustes de petite taille et n'étant que moyennement dépendantes du sol dans leur quête alimentaire. Ces résultats seront également discutés ci-dessous.

Mécanismes de l'impact des sangliers

La constitution du bol alimentaire des sangliers repose bien souvent sur un seul aliment constitutif, d'au moins 60% du repas, chiffre pouvant même excéder 85% (Baubet et al., 2008). La consommation de lombriciens est très importante au printemps. Ainsi les activités de fouissage des sangliers en milieu méditerranéen sont importantes au début de la période de nidification puis diminuent du fait de la sécheresse à mesure que la saison avance (Baubet et al., 2003). L'action mécanique des sangliers sur le sol peut avoir un impact plus ou moins marqué sur les communautés d'invertébrés considérées, soit de façon directe (prédation) soit de façon indirecte (modification des propriétés du sol). Il a été ainsi montré que dans les chênaies de l'Eifel certaines communautés d'invertébrés du sol sont particulièrement affectées par les activités des sangliers (Mohr et al., 2005).

Une première hypothèse expliquant l'impact des sangliers sur certaines communautés d'oiseaux

pourrait être que ces ongulés sont susceptibles d'entrer en compétition avec les guildes aviaires qui dépendent des invertébrés du sol. Des études ont montré que le sanglier peut avoir un effet négatif indirect sur d'autres espèces par compétition alimentaire sur les mêmes ressources. Dans les chênaies de Méditerranée par exemple, le sanglier exerce un effet négatif sur les populations du genre *Apodemus* en recherchant activement les réserves de glands cachées par les mulots (Focardi et al., 2000). Des études antérieures ont déjà montré que la surabondance d'autres grands ongulés peut avoir des répercussions indirectes sur l'avifaune nicheuse en modifiant leur habitat et en affectant les ressources en invertébrés. Ainsi, la surabondance de cervidés affecte négativement les populations d'oiseaux nicheurs dans les milieux insulaires (Allombert et al., 2005) ou en Europe (Holt et al., 2011). Les modifications de l'habitat des oiseaux par les grands ongulés peuvent en outre accroître les risques de prédation (Allombert et al., 2005). Cependant dans notre étude, il est peu probable que les cervidés aient eu une quelconque influence sur l'avifaune: dans le territoire considéré les cerfs élaphe ne sont pas présents et la population de daims est extrêmement faible, bien que pas inexistante. Les chevreuils sont également peu abondants sur le massif.

L'hypothèse que les sangliers aient exercé une prédation sur les nichées de certains oiseaux dans notre territoire d'étude paraît la plus plausible. Les sangliers sauvages étant particulièrement opportunistes (Baubet et al., 2008), ces derniers n'hésitent pas à améliorer leur ordinaire en exerçant une prédation directe sur les nichées d'oiseaux ou sur de jeunes mammifères. En Espagne, le sanglier est responsable d'une diminution des effectifs de chats forestiers *Felis sylvestris* par prédation sur les populations proies (des levreaux) de ce dernier (Lozano et al., 2007). En Slovaquie, le sanglier peut être responsable localement de 9% des pertes dans les nichées de Grands tétras et Gelinotte des bois, un chiffre loin d'être négligeable si l'on compare aux 22% de pertes induites par la fouine, la martre et le renard cumulés (Saniga, 2002). Par ailleurs, des études par vidéo-surveillance ont identifié le sanglier au nombre des prédateurs de nichées de Fauvettes à tête noire en Allemagne (Shaeffer, 2004). On peut donc supposer que l'ensemble des couvées d'oiseaux nichant au sol ou à proximité du sol ont représenté des proies potentielles pour le sanglier, et que cette prédation a été susceptible d'affecter la répartition spatiale des oiseaux nicheurs dans notre étude. Dans le détail cependant, il convient de noter que certaines espèces nichant au sol (Pouillot de Bonelli) n'ont pas été impactées. Un tel résultat ne peut s'expliquer que si l'on prend en compte d'autres facteurs tels que la végétation ou le type de nid (fermé ou ouvert).

Influence de la végétation (et des sangliers à l'échelle du massif forestier)

L'indépendance entre le facteur d'impact des sangliers et les différents paramètres de végétation suggère que les sangliers ont prospecté les différentes zones du massif sans être influencés par la répartition de la végétation. En effet en milieu méditerranéen le printemps et l'été représentent des périodes de relative disette pour les sangliers qui orientent leur alimentation vers la consommation de végétaux verts riches en protéines, ainsi que vers les végétaux souterrains (racines et bulbes), cette quête s'effectuant sur l'ensemble de leur domaine vital. L'apport alimentaire de protéines d'origine animales, provenant essentiellement de lombriciens et de petits invertébrés en mars-avril dans les chênaies méditerranéennes, et plus ponctuellement de la consommation d'autres animaux, est essentiellement opportuniste et sans doute sous-évaluée (Baubet et al, 2008).

De nombreuses études ont souligné l'importance de l'habitat comme facteur influençant la répartition des oiseaux (pour revue, voir Fuller 2012). Ces études ont montré que la structure et la composition de la végétation jouent un rôle important dans la répartition spatiale des oiseaux nicheurs (Adamik et al. 2003). Dans notre étude, la biodiversité et la richesse spécifique de l'avifaune tendaient à être plus importantes dans les stations où le sois-bois était peu dense et la végétation relativement âgée avec plusieurs strates distinctes (correspondant à un milieu varié avec plusieurs micro-habitats, définis par une structure verticale et horizontales complexes, profil P3). Ce résultat, bien que non statistiquement significatif, est en accord avec des études antérieures qui ont montré que la diversité de l'avifaune nicheuse croît avec la complexité de la structure de la

végétation (Hewson et al., 2011). Le choix de micro-habitats par les oiseaux dépend étroitement des différentes ressources que peuvent fournir ces micro-habitats, qu'il s'agisse de l'abondance des ressources alimentaires, de sites de glanage ou de sites de nidifications appropriés (Fuller, 2012; Quine et al., 2007). Keller et al. (2003) ont montré dans le détail que la richesse spécifique et le nombre d'oiseaux présents dans un échantillon dépendent de l'importance de la couverture foliaire. Dans des forêts de régénération consécutives à une coupe de bois, la richesse spécifique est la plus importante dans les peuplements jeunes. Par la suite, le pourcentage de couverture foliaire ne change pas mais les structures verticales et horizontales deviennent moins complexes à mesure que la canopée s'élève dans les forêts adultes, ce qui induit une raréfaction et une homogénéisation des couches végétales herbacées et intermédiaires. Dans les peuplements les plus âgés, on retrouve une complexité horizontales et verticales importantes compatibles avec des valeurs hautes d'abondances et de diversité spécifique d'oiseaux à mesure que des clairières s'ouvrent avec la chute de vieux arbres et que la structure horizontale et verticale de la végétation se complexifie de nouveau. Des résultats similaires ont été mis en évidence par d'autres équipes (Schiek et al., 1995), soulignant également que la densité de sites potentiels de nidification ainsi que les taux de prédation dépendent étroitement de la complexité de la structure de la végétation (Martin, 1988; Chalfoun et al, 2009), et que l'importance du feuillage à proximité du nid réduit l'impact de la prédation. D'une manière générale, la végétation joue un rôle déterminant dans le succès de la reproduction des espèces d'oiseaux, succès étroitement dépendant des taux de prédation (Martin, 1993). Dans notre étude, les deux espèces d'oiseaux nichant à proximité du sol qui n'ont pas été affectées par l'abondance des sangliers (Fauvette à tête noire, Pouillot de Bonelli) étaient préférentiellement localisées dans les peuplements relativement jeunes avec une végétation intermédiaire importante, c'est à dire des milieux où la structure horizontales et verticales de la végétation sont complexes (profil de végétation P1). De tels milieux possèdent sans doute les sites de nidifications pour ces espèces les plus nombreux et les mieux dissimulés. Ce résultat intéressant semble souligner que ces espèces n'ont que peu ou pas été impactées par les sangliers en raison des sites de nidification qu'elles occupent. Le Pouillot de Bonelli, bien que nicheur au sol, dépend essentiellement de la canopée dans sa quête de nourriture. Les nids de pouillot de Bonelli, recouverts et en forme de dômes, sont astucieusement dissimulés dans la litière de feuilles mortes, et situés sous de petits arbustes (Olioso, 1984). Leurs nichées sont sans doute mieux protégées des prédateurs que celles d'autres espèces nichant au sol et dont les nids sont ouverts et plus vulnérables. En effet, parmi les espèces nichant au sol, celles dont les nids sont recouverts ont de meilleures chances d'éviter la prédation (Newton, 2013). La présence de prédateurs affecte par ailleurs le choix par les oiseaux d'un micro-habitat (Cresswell, 2008). Cette contrainte sur le choix de l'habitat peut survenir malgré l'absence d'une mortalité directe due à la prédation; la seule existence d'un risque de prédation suffisant à induire les mêmes effets qu'une prédation directe. Les réponses des oiseaux-proies à la menace par les prédateurs peuvent varier. Les oiseaux tendent à modifier leurs habitudes comportementales dans le glanage de la nourriture, où chercher à éviter les zones "à risque". Il peut en résulter une compétition accrue des populations proies entre elles. Il apparaît ainsi qu'avec la disponibilité de ressources, le risque de prédation par les corvidés et les petits carnivores est le principal facteur déterminant la répartition spatiale des animaux (Suhonen, 1993). Il est ainsi intéressant de noter dans notre étude que d'un point de vue statistique, la présence et les activités des sangliers avaient une plus grande influence sur la biodiversité, la richesse spécifique et l'abondance de l'avifaune que la structure de la végétation, ce qui est en accord avec les études précitées. Cette étude est donc la première à montrer que les sangliers, lorsqu'ils sont présents en surabondance, peuvent devenir un facteur limitant déterminant dans la biodiversité de l'avifaune, au même titre que d'autres paramètres physiques ou biologiques.

Compétition inter-spécifique et influence sur la répartition spatiale des oiseaux

La présence du sanglier dans le massif prospecté a eu un impact très marqué sur les Fauvettes mélanocéphales, mais pas sur les Fauvettes à tête noire. La Fauvette à tête noire et la Fauvette

mélanocéphale sont deux espèces de sylviidés très communes dans le midi de la France (Flitti et al., 2009). Ces deux espèces sont très proches, tant du point de vue des préférences alimentaires (Jordano et Herrera, 1981) que de celui des adaptations éco-morphologiques. Il a été suggéré que plusieurs espèces peuvent coexister grâce à une répartition fine en micro-habitat, basée sur des besoins différents en terme de structure et de qualité de l'habitat. Par exemple, une étude conduite sur 4 espèces du genre *Sylvia* en milieu méditerranéen a montré que les fauvettes peuvent coexister en exploitant différents micro-habitats et micro-niches: ces espèces exploitent individuellement différentes plantes, et différentes hauteurs de ces plantes (Martin and Thibault, 1996). Ainsi les oiseaux minimisent la compétition inter-spécifique en choisissant des habitats distincts ou en adoptant des méthodes de glanage différentes (Guterrez, 1988). Il existe également chez les oiseaux une forte compétition inter-spécifique pour les meilleurs sites de nidifications, ceux-ci permettant de réduire au maximum le risque de prédation. Cette compétition est de nature à induire une pression de sélection favorisant la spécialisation dans les sites de nidification (Martin, 1996). Nos résultats sont donc en accord avec les études antérieures qui ont montré que la Fauvette mélanocéphale change son comportement alimentaire lorsqu'elle est confrontée à une intense compétition avec la Fauvette à tête noire: au lieu de chercher son alimentation de manière équiprobable dans la canopée et dans la végétation basse, elle restreint sa quête alimentaire à la végétation basse, tandis que la Fauvette à tête noire occupe les hautes strates de la végétation (Guterrez, 1987). D'autres investigations ont permis de déterminer que cette compétition induit également une ségrégation verticale dans les sites de nidifications dans les régions où ces deux espèces cohabitent. Les fauvettes mélanocéphales sont ainsi cantonnées aux strates les plus basses de la végétation, et les fauvettes à tête noire occupent des sites de nidification plus élevés (Schaefer & Barkow, 2004). En Grande-Bretagne, il a été montré que la Fauvette à tête noire s'approprie les sites de nidification les plus élevés lorsqu'elle est en compétition avec la Fauvette des jardins; lorsque les Fauvettes à tête noire sont enlevées par capture dans les zones testées, la Fauvette des jardins occupe l'ensemble des strates arbustives (Garcia, 1983). Cette dernière étude confirme ainsi qu'il existe une forte compétition entre les différentes espèces de sylviidés pour l'occupation des sites de nidifications, et que ce n'est que par défaut que certaines espèces de fauvettes se cantonnent à certaines strates de la végétation. En outre, nos résultats sont en accord avec ces études antérieures et montrent que les Fauvettes à tête noire semblent prendre le dessus lorsque elles sont confrontées à une compétition avec d'autres sylviidés. Il est donc probable dans notre étude que la Fauvette mélanocéphale ait été cantonnée dans la végétation basse en raison d'une compétition inter-spécifique accrue pour les sites de nidification avec la Fauvette à tête noire, à cause de la surabondance de sangliers.

Un autre sylviidé très représenté dans le territoire prospecté, le Pouillot de Bonelli, n'a pas été affecté par la forte présence de sangliers dans le massif. Bien que nichant au sol, cette espèce dépend presque exclusivement de la canopée et de la sous-canopée dans sa quête alimentaire. Dans le détail, notre étude a montré que le patron de présence du Pouillot de Bonelli en relation avec la végétation était inverse de celui de la Fauvette mélanocéphale: ainsi le Pouillot de Bonelli était majoritairement présent dans les zones de végétations présentant une structure verticale complexe (habitat qui théoriquement est le plus adapté aussi bien à la Fauvette mélanocéphale que le pouillot de Bonelli), tandis que la Fauvette mélanocéphale était majoritairement présente dans les zones de végétations les moins favorables à la nidification pour cette espèce de la strate arbustive, c'est à dire là où la végétation est la plus clairsemée et les sites de nidification les plus exposés. En région méditerranéenne, les Pouillots de Bonelli affectionnent particulièrement les coteaux relativement clairsemés et ensoleillés et les chênaies fraîches présentant un sous-bois clair avec une structure verticale complexe, les nids étant astucieusement dissimulés (Oliosio, 1984). Les Pouillots de Bonelli recensés au cours de notre étude ont montré une préférence pour les sous-bois denses. Ce décalage vers un habitat *a priori* non préférentiel, mais présentant les sites de nidification les plus dissimulés, pourrait donc résulter de la pression de prédation exercée par les sangliers, ainsi que la compétition avec les autres sylviidés. Il est probable que le Pouillot de Bonelli ait également joué

un rôle important dans la compétition inter-spécifique entre sylviidés, en occupant les sites de nidifications les mieux cachés (là où la végétation basse est la plus dense) et donc les moins exposés à la prédation par les sangliers. Ce résultat est en accord avec de nombreux travaux antérieurs qui ont montré que la structure verticale ainsi que la composition de la végétation jouent un rôle essentiel dans le succès de reproduction de diverses espèces d'oiseaux et génère une intense compétition pour l'obtention des sites les plus favorables et les moins exposés aux prédateurs. Il a été ainsi montré que la pression de prédation sur les nids est susceptible d'affecter l'organisation des communautés d'oiseaux (Martin, 1988; Santos et Telleria, 1991). D'une manière générale, les espèces capables de se choisir un site de nidification dans un habitat où la végétation est dense diminuent le risque de prédation sur leurs couvées; il existe une intense compétition inter-spécifique entre oiseaux appartenant aux mêmes guildes (i.e., oiseaux nichant à même le sol, oiseaux nichant dans la végétation basse) pour obtenir les meilleurs sites de nidification, c'est à dire ceux qui seront le moins susceptibles d'être prédatés (Martin, 1993). Ainsi, et bien qu'il puisse exister certains chevauchements, il résulte de cette compétition inter-spécifique que les oiseaux nichant dans une même strate de végétation ne placent pas leurs nids dans des sites exactement identiques, aboutissant à la création de niches spécifiques. Nos résultats sont donc en accord avec ces travaux antérieurs, et expliquent sans doute les patrons d'abondances différents observés entre les espèces de sylviidés recensées dans cette étude. Il convient de noter cependant que les données obtenues dans le vieux et le nouveau monde ne sont pas forcément transposables; en effet les forêts d'Europe sont depuis si longtemps anthropisées qu'il est difficile de déterminer quel serait l'habitat préférentiel de telle ou telle espèce en l'absence de toute perturbation (Fuller, 2012). Des études complémentaires de capture pourraient sans doute préciser si les Fauvettes mélanocéphales choisissent les sites les plus exposés pour leurs nids ou bien si elles y sont contraintes du fait de la compétition avec les autres espèces de sylviidés, comme c'est le cas pour la Fauvette des jardins lorsque elle est en compétition avec la Fauvette à tête noire (Garcia, 1983).

Les activités humaines et la gestion forestière ont pour conséquence de profonds changements dans les habitats forestiers. Ainsi, les oiseaux nichant en Europe occidentale peuvent avoir des habitats différant fortement avec ceux qui sont les leurs dans les forêts primaires d'Europe orientale. Dans la forêt primaire de Bielowiza, le Rouge-gorge familier niche préférentiellement dans des cavités formées par les racines de gros arbres, ou bien dans des cavités situées plus en hauteur. Il occupe des sites à même le sol dans les régions d'Europe occidentale sans doute parce qu'il ne peut pas occuper des cavités, celles-ci (typiques des forêts vieilles) étant trop rares. Il semble donc que le Rouge-gorge familier occupe certains sites par défaut (Fuller, 2012). Il est donc vraisemblable que la compétition inter-spécifique avec d'autres oiseaux occupant des cavités pour leurs sites de nidification a eu un impact au cours de l'anthropisation des forêts occidentales en contraignant ces oiseaux à nicher au sol, et donc à être plus vulnérables à la prédation. De même, il est probable que les résultats observés dans notre étude pour le Rouge-gorge soient dus en partie à une compétition importante avec les autres oiseaux nichant au sol, ce qui semble être confirmé par le fait que la distribution des Rouge-gorge familiers dans notre étude n'était pas associée à un habitat particulier, mais était surtout dépendante de l'absence de traces de sangliers.

Nos résultats pris dans leur ensemble suggèrent que les sangliers, lorsqu'ils sont présents en surabondance, exerce une pression importante sur le milieu et l'avifaune pendant la saison de reproduction. Cet impact sur l'écosystème implique une modification de l'habitat affectant probablement les invertébrés (activité mécanique au niveau du sol, prédation directe des invertébrés) ainsi qu'une prédation directe sur les nichées d'oiseaux. Notre hypothèse est que l'ensemble de ces facteurs conjugués, en accroissant la pression sur certaines guildes aviaires, est susceptible d'induire une compétition accrue entre certains représentants de l'avifaune nicheuse. Il est probable que cette pression agisse comme un facteur de perturbation de l'écosystème et qu'à ce titre, elle accroisse la compétition inter-spécifique en fragilisant les espèces les moins opportunistes ou les moins agressives. Des études complémentaires de captures permettraient sans doute

également de préciser si cette compétition s'exerce entre oiseaux sédentaires et non sédentaires, et si les oiseaux résidents à l'année s'approprient les meilleurs sites de nidification .

Implications pour la biologie de la conservation

Notre étude montre que la surabondance de sangliers peut avoir localement des implications dans la conservation de certaines espèces d'oiseaux nicheurs. Les effets négatifs de la surabondance de sangliers sur l'environnement ont déjà fait l'objet de nombreuses études, mais celles-ci ne se sont jamais intéressées à l'impact des sangliers sur la répartition des oiseaux chanteurs. Jusqu'à présent, les études se sont surtout focalisées sur l'impact des sangliers sur les mammifères, les plantes et les invertébrés forestiers (pour une revue, voir Massei et Genov, 2004).

De nombreuses études soulignent le déclin des oiseaux en Europe occidentale. La saison de nidification est critique dans le renouvellement des populations d'oiseaux. Dans une optique de conservation, il est important de connaître les différents facteurs qui peuvent influencer le succès de reproduction des espèces étudiées. Il est communément admis que la compétition, la limitation des ressources trophiques et les variations climatiques sont les principaux facteurs influençant la sélection de l'habitat, la coexistence inter-spécifique et l'histoire des traits de vie des oiseaux (Fuller, 2012). Parmi les causes le plus souvent évoquées, on compte la fragmentation des milieux, le réchauffement climatique et la destruction ou la perte de qualité des habitats. Dans une étude récente, Gregory et al. (2007) soulignent que ce déclin touche plus particulièrement les oiseaux nichant près du sol. Ainsi, les tendances d'évolutions des oiseaux à l'échelle européenne sont plus fortement corrélées au type de nidification (nid au sol ou près du sol, vs. nid en position plus élevée) qu'aux autres indicateurs étudiés (la région, l'habitat, la spécialisation vis à vis de l'habitat, la stratégie migratoire, l'alimentation, la nourriture, la taille et la rigueur des hivers). Les auteurs suggèrent que ces oiseaux pourraient particulièrement être affectés par les prédateurs. En particulier, les oiseaux forestiers nichant au sol ou près du sol sont ceux qui ont accusé le plus fort déclin entre 1980 et 2003, un résultat confirmé si l'on considère l'ensemble des espèces (oiseaux de plaines et oiseaux forestiers). Notre étude suggère que cette observation concernant les oiseaux particulièrement dépendants du sol est à mettre en parallèle avec l'augmentation spectaculaire des populations d'ongulés, et en particulier le sanglier, en Europe occidentale. D'une manière générale, les études qui s'intéressent à la prédation des nichées d'oiseaux identifient parmi les prédateurs potentiels essentiellement les corvidés, les canidés et les mustélidés. Notre étude est donc la première à suggérer que l'abondance des ongulés sauvages, et en particulier les sangliers, peut avoir un effet marqué sur la répartition spatiale des oiseaux.

La prédation sur les nids est considérée comme étant la principale cause de mortalité sur les nichées d'une majorité d'espèces appartenant à des habitats variés et représentant 80 % des pertes en moyenne, et est susceptible de représenter une forte pression de sélection (Martin, 1993; 1995). Notre étude a montré que la surabondance d'ongulés tels que le sanglier peut accroître la compétition inter-spécifique pour les meilleurs sites de nidification. La prédation des nids est accrue par la fragmentation des milieux qui provoque des pertes directes de sites potentiels de nidification, et modifie également le type de prédateurs présents (Donovan et al, 1995; 1997; Chalfoun et al., 2002). Ces facteurs, combinés aux autres perturbations de nature anthropogénique et au changement climatique sont de nature à perturber la reproduction des espèces les plus vulnérables ou les moins opportunistes. Dans ce contexte, une bonne gestion des populations de grands ongulés forestiers paraît indispensable à une gestion équilibrée de la biodiversité. Les populations de grands prédateurs tels que le loup, qui peut exercer sa prédation préférentiellement sur les jeunes sangliers lorsque ces proies sont en quantité importantes aussi bien que sur les populations de cervidés (Massei et Genov, 2004), peuvent également participer à trouver un équilibre entre les populations de grands ongulés forestiers en pleine explosion, et des écosystèmes souvent déséquilibrés par une anthropisation et une fragmentation excessive.

Conclusions

Nos résultats indiquent que les sangliers, lorsqu'ils sont présents en abondance, ont un fort impact sur certaines populations d'oiseaux chanteurs. Les oiseaux fortement dépendant du sol pour leurs cycles biologiques représentent une guilda aviaire négativement impactée par les sangliers. La relation étroite qui existe entre les indices de présence du sanglier et les abondances des espèces d'oiseaux dépendant du sol pour leurs cycles biologiques corrobore l'idée que l'estimation de l'indice d'impact des sangliers est un bon outil prédictif permettant d'évaluer l'impact réel des sangliers sur les écosystèmes, et en particulier sur l'avifaune nicheuse. De plus, notre indice de dépendance des oiseaux vis à vis du sol, basé sur une analyse fine des données présentes dans la littérature scientifique, nous a permis de prédire quels seraient les groupes d'oiseaux préférentiellement impactés par les sangliers. Grâce à cette étude, il est désormais possible de prédire quels sont les groupes d'oiseaux qui sont le plus affectés par l'impact des sangliers sur les écosystèmes. Du point de vue de la gestion des écosystèmes, nous avons montré qu'une surveillance sur le terrain de l'indice d'impact des sangliers, couplée à une analyse minutieuse de la bibliographie concernant les besoins biologiques des espèces considérées, pourrait permettre de prédire un seuil à partir duquel il peut être nécessaire de réguler les populations de sangliers dans une optique de préservation et de conservation de l'avifaune nicheuse.

L'accroissement des populations d'ongulés sauvages en Europe, et en particulier du sanglier, a été spectaculaire ces dernières décennies. Localement, ces espèces peuvent être la source de certains problèmes. En France, seuls les aspects purement économiques et cynégétiques de la surabondance des sangliers ont jusque ici été considérés, notamment en ce qui concerne les dégâts provoqués par cette espèce sur les cultures. Ces tendances démographiques, additionnées aux résultats de cette étude et d'autres, permettent de souligner le rôle négatif et potentiel de la surabondance de sangliers comme facteur permettant d'expliquer en partie la diminution de certaines populations d'oiseaux chanteurs forestiers. Cette étude suggère en effet que les sangliers, lorsqu'ils sont présents en surabondance, jouent un rôle de perturbateur écologique en fragilisant certaines populations d'oiseaux. Cette fragilisation résulte sans doute d'une combinaison de facteurs, incluant la prédation directe sur les nichées, la compétition pour les mêmes ressources alimentaires, mais aussi en accroissant la compétition inter-spécifique entre passereaux. Ce rôle des sangliers a sans doute été largement sous-estimé jusqu'à présent. Cette étude vient s'ajouter à d'autres qui montrent que la surabondance des grands ongulés sauvages exerce une pression significative sur les habitats forestiers et la faune sauvage, aussi bien en Europe qu'en Amérique du Nord.

N= 24 espèces

Table 1

Classification des espèces en fonction de leur habitudes de glanage et de nidification

Nom	Score de dépendance			Dépendance vis à vis du sol
	Nidification	Glanage	Total	
Rossignol philomèle (<i>Luscinia megarhynchos</i>)	2	1	3	Forte (score de dépendance de 3)
Rougegorge familier (<i>Erithacus rubecula</i>)	2	1	3	
Troglodyte mignon (<i>Troglodytes troglodytes</i>)	1	1	2	Modérée (Score de dépendance de 2)
Pouillot véloce (<i>Phylloscopus collybita</i>)	2	0	2	
Pouillot de Bonelli Warbler (<i>Phylloscopus bonelli</i>)	2	0	2	
Fauvette à tête noire (<i>Sylvia atricapilla</i>)	1	1	2	
Fauvette pitchou (<i>Sylvia undata</i>)	1	1	2	
Fauvette mélanocéphale (<i>Sylvia melanocephala</i>)	1	1	2	
Fauvette passerinette (<i>Sylvia cantillans</i>)	1	1	2	
Mésange à longue queue (<i>Aegithalos caudatus</i>)	1	0	1	Faible ou nulle (1 ou moins)
Merle noir (<i>Turdus merula</i>)	0	1	1	
Pinson des arbres (<i>Fringilla coelebs</i>)	0	1	1	
Pigeon ramier (<i>Columba palumbus</i>)	0	1	1	
Huppe fasciée (<i>Upupa epops</i>)	0	1	1	
Serin cini (<i>Serinus serinus</i>)	0	1	1	
Tourterelle turque (<i>Streptotelia turtur</i>)	0	1	1	
Pic vert (<i>Picus viridis</i>)	0	1	1	
Rougequeue noir (<i>Phoenicurus ochruros</i>)	0	0	0	
Mésange bleue (<i>Cyanistes caeruleus</i>)	0	0	0	
Geai des chênes (<i>Garrulus</i>)	0	0	0	

glandarius)

Mésange charbonière (*Parus* 0 0 0
major)

Mésange huppée (*Lophophanes* 0 0 0
cristatus)

Pic épeiche (*Dendrocopos* 0 0 0
major)

Grimpereau des jardins 0 0 0
(*Certhia brachydactyla*)

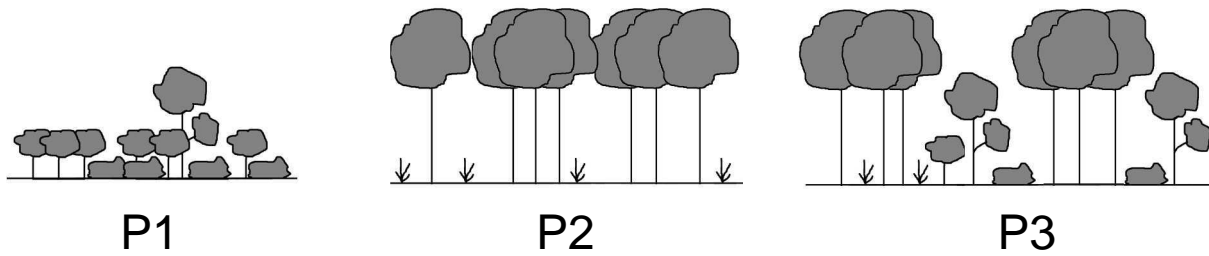


Figure 1: classification des profils de végétation utilisés dans cette étude.

P1: sous-bois et arbustes abondants, végétation jeune

P2: sous-bois quasi inexistant, canopée importante et ne laissant que peu passer la lumière, végétation mûre

P3: milieu mixte, canopée dense avec des espaces découverts par la chute de vieux arbres, structure verticale et horizontales complexes.

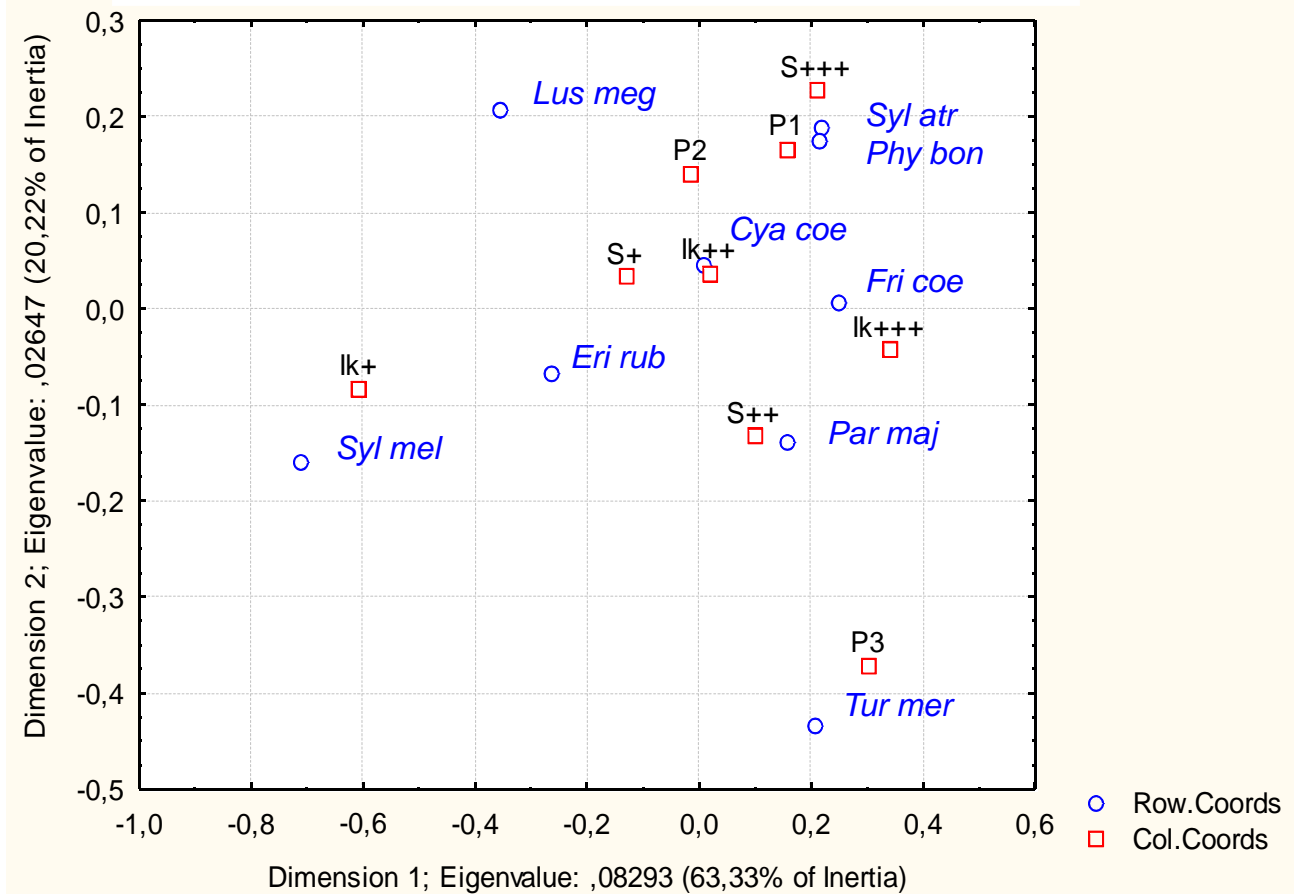


Figure 2: Analyse des variables environnementales

Les scores moyens des différentes espèces d'oiseaux sont représentés en fonction des facteurs d'impact du sanglier (Ik), de l'importance de la densité du sous-bois (S) et des profils de végétation (P). Les espèces d'oiseaux sont abrégées comme suit: *Cya coe*: Mésange bleue; *Eri rub*: Rouge-gorge familier; *Fri coe*: Pinson des arbres; *Lus meg*: Rossignol philomèle; *Par maj*: Mésange charbonnière; *Phy bon*: Pouillot de Bonelli; *Tur mer*: Merle noir; *Syl atr*: Fauvette à tête noire; *Syl mel*: Fauvette mélanocéphale.

Table 2

	Végétation			ANOVA (<i>F</i> , <i>p</i>)	Iki			ANOVA (<i>F</i> , <i>p</i>)
	(+)	(++)	(+++)		(+)	(++)	(+++)	
<i>(a) Richesse spécifique et biodiversité</i>								
Richesse spécifique	7,83 ±0,7 0	5,92 ±0,63	5,43 ±0,87	(<i>F</i> =2,22; <i>p</i> =0,13)	8,67 ±0,88	6,60 ±0,64	5,38 ±0,63	(<i>F</i> =3,20; <i>p</i> =0,06)
Indice de Shannon	1,70 ±0,0 8	1,36 ±0,13	1,38 ±0,16	(<i>F</i> =1,49; <i>p</i> =0,24)	1,78 ±0,04	1,59 ±0,08	1,23 ±0,14	(<i>F</i> =3,36; <i>p</i> =0,052)
<i>(b) Abondances des guildes aviaires</i>								
Toutes les espèces (n=286)	13,1 7 ±1,7 8	10,69 ±1,03	9,28 ±1,71	(<i>F</i> =1,49; <i>p</i> =0,24)	15 ±0,58	11 ±1,34	9,34 ±1,14	(<i>F</i> =2,03; <i>p</i> =0,15)
Forte dépendance vis à vis du sol (n=52)	3,0 ±0,6 8	1,61 ±0,55	1,86 ±0,59	(<i>F</i> =1,22; <i>p</i> =0,31)	4,67 ±0,88	2,40 ±0,48*	1,07 ±0,40***	(<i>F</i> =7,82; <i>p</i> =0,002)
Dépendance modérée vis à vis du sol (n=62)	2,66 ±0,9 1	2,38 ±0,37	2,14 ±0,50	(<i>F</i> =0,17; <i>p</i> =0,83)	3,33 ±0,33	2,40 ±0,58	2,15 ±0,39	(<i>F</i> =0,71; <i>p</i> =0,50)
Faible dépendance vis à vis du sol (n=172)	7,33 ±1,0 2	7,0 ±0,70	5,28 ±1,06	(<i>F</i> =0,28; <i>p</i> =0,30)	7,0 ±1,15	6,60 ±0,87	6,54 ±0,79	(<i>F</i> =0,03; <i>p</i> =0,96)
<i>(c) Abondances par espèces</i>								
Rougegorge familier (n=28)	1,67 ±0,2 1	0,92 ±0,33	0,86 ±0,40	(<i>F</i> =1,25; <i>p</i> =0,30)	2,33 ±0,33	1,40 ±0,30*	0,53 ±0,24***	(<i>F</i> =6,00; <i>p</i> =0,008)
Rossignol philomèle (n=24)	1,33 ±0,3 3	0,69 ±0,29	1,00 ±0,44	(<i>F</i> =0,62; <i>p</i> =0,54)	2,33 ±0,88	1,00 ±0,39	0,54 ±0,21*	(<i>F</i> =3,53; <i>p</i> =0,04)
Pouillot de Bonelli (n=29)	1,17 ±0,6 0	0,92 ±0,21	1,43 ±0,43	(<i>F</i> =0,53; <i>p</i> =0,59)	0,67 ±0,33	1,40 ±0,34	1,00 ±0,30	(<i>F</i> =0,73; <i>p</i> =0,49)
Fauvette à tête noire (n=13)	0,50 ±0,3 4	0,46 ±0,18	0,57 ±0,20	(<i>F</i> =0,06; <i>p</i> =0,94)	0,33 ±0,33	0,50 ±0,22	0,54 ±0,18	(<i>F</i> =0,11; <i>p</i> =0,89)
Fauvette mélanocephale (n=14)	0,83 ±0,3 0	0,61 ±0,30	0,14 ±0,14	(<i>F</i> =1,16; <i>p</i> =0,33)	2,00 ±0,58	0,50 ±0,22	0,23 ±0,17***	(<i>F</i> =8,14; <i>p</i> =0,002)
Merle noir(n=15)	0,33 ±0,2 1	0,77 ±0,30	0,50 ±0,34	(<i>F</i> =0,49; <i>p</i> =0,61)	0,67 ±0,33	0,50 ±0,22	0,67 ±0,33	(<i>F</i> =0,09; <i>p</i> =0,91)

Pinson des arbres (n=51)	0,83 ±0,3 0	0,61 ±0,28	1,86 ±0,14	(<i>F</i> =0,22; <i>p</i> =0,80)	1,33 ±0,89	1,70 ±0,33	2,30 ±0,50	(<i>F</i> =0,73; <i>p</i> =0,49)
Mésange bleue (n=29)	1,50 ±0,9 6	1,08 ±0,29	0,86 ±0,45	(<i>F</i> =0,32; <i>p</i> =0,72)	1,33 ±0,89	1,10 ±0,60	1,08 ±0,29	(<i>F</i> =0,04; <i>p</i> =0,96)
Mésange charbonnière (n=31)	1,66 ±0,3 3	1,07 ±0,40	1,00 ±0,31	(<i>F</i> =0,63; <i>p</i> =0,53)	1,00 ±0,58	1,20 ±0,29	1,23 ±0,40	(<i>F</i> =0,04; <i>p</i> =0,96)

Seules les espèces dont les effectifs étaient suffisamment importants pour effectuer des statistiques sont représentées dans ce tableau.

Les oiseaux dont le nombre par espèce était de $n < 10$ ne sont pas représentés sur la Table

* $P < 0,05$

** $P < 0,005$

*** $P < 0,001$

Bibliographie:

Adamík, P., Kornan, M., & Vojtek, J (2003). The effect of habitat structure on guild patterns and the foraging strategies of insectivorous birds in forests. BIOLOGIA-BRATISLAVA-

ALLOMBERT, S., GASTON, A., & MARTIN, J (2005). A natural experiment on the impact of overabundant deer on songbird populations. Biological Conservation, 126(1), 1-13. doi:10.1016/j.biocon.2005.04.001

Allombert, S., Stockton, S., & MARTIN, J (2005). A natural experiment on the impact of overabundant deer on forest invertebrates. Conservation Biology, 19(6), 1917-1929.

Baubet, E., Ropert-Coudert, Y., & Brandt, S (2003). Seasonal and annual variations in earthworm consumption by wild boar (*Sus scrofa scrofa* L.). Wildlife Research, 30(2), 179-186.

Baubet, E., Vassant, J., Brandt, S., & Maillard, D (2008). Connaissances sur la biologie du sanglier: utilisation de l'espace et régime alimentaire. In Colloque Sanglier de Rennes (p. 59-69).

Brandt, S., Nivois, E., & Baubet, E (2010). dénombrement sangliers. Faune Sauvage, 288, 31-36.

Chalfoun, A. D., Thompson, F. R., & Ratnaswamy, M. J (2002). Nest Predators and Fragmentation: a Review and Meta-Analysis. Conservation Biology, 16(2), 306-318.

Chamberlain, Fuller, R., & Bunce, R (2000). Changes in the abundance of farmland birds in relation to the timing of agricultural intensification in England and Wales. Journal Of Applied, 37, 771-788.

CRESSWELL, W (2008). Non-lethal effects of predation in birds. Ibis, 150(1), 3-17.

Donovan, T., Thompson, F., Faaborg, J., & Probst, J (1995). Reproductive Success of Migratory Birds in Habitat Sources and Sinks. Conservation Biology, 9(6), 1380-1395. doi:10.1046/j.1523-1739.1995.09061380.x

Donovan, T. M., Jones, P. W., Annand, E. M., & Thompson, F. R., III. (1997). Variation in local-scale edge effects: mechanisms and landscape context. Ecology, 78(7), 2064-2075.

Flitti, A., Kayser, Y., Kabouche, B., & Oliosio, G (2009). Atlas des oiseaux nicheurs de Provence-Alpes-Côte d'Azur.

Focardi, S., Capizzi, D., & Monetti, D (2000). Competition for acorns among wild boar (*Sus scrofa*) and small mammals in a Mediterranean woodland. Journal Of Zoology, 250(03), 329-334.

Fuller, R., & Henderson, A. C. B (1992). Distribution of breeding songbirds in Bradfield Woods, Suffolk, in relation to vegetation and coppice management. Bird Study, 39(2), 73-88.

+

Fuller, R., Gregory, R., Gibbons, D., Marchant, J., Wilson, J., Baillie, S., & Carter, N (1995). Population Declines and Range Contractions among Lowland Farmland Birds in Britain. Conservation Biology, 9(6), 1425-1441. doi:10.1046/j.1523-1739.1995.09061425.x

Fuller, R., & Gill, R (2001). Ecological impacts of increasing numbers of deer in British woodland. Forestry, 74(3), 193-199.

Fuller, R. J (2012). Birds and habitat: relationships in changing landscapes. Cambridge University Press.

Garcia, E. F (1983). An experimental test of competition for space between blackcaps *Sylvia atricapilla* and garden warblers *Sylvia borin* in the breeding season. The Journal Of Animal Ecology, 52, 795-805.

Gómez, J. M., Garcia, D., & Zamora, R (2003). Impact of vertebrate acorn-and seedling-predators on a Mediterranean *Quercus pyrenaica* forest. Forest Ecology And Management, 180(1), 125-134.

GREGORY, R. D., VORISEK, P., van STRIEN, A., MEYLING, A. W. G., JIGUET, F., FORNASARI, L., et al (2007). Population trends of widespread woodland birds in Europe. Ibis, 149, 78-97.

Guterrez, M (1988). Winter foraging behaviour of blackcap and sardinian warbler in a mediterranean scrubland. Ardea, 76, 107-110.

Holt, C. A., Fuller, R. J., & Dolman, P. M (2011). Breeding and post-breeding responses of woodland birds to modification of habitat structure by deer. Biological Conservation, 144(9), 2151-2162. doi:10.1016/j.biocon.2011.05.004

Hewson, C. M., Austin, G. E., Gough, S. J., & Fuller, R. J (2011). Species-specific responses of woodland birds to stand-level habitat characteristics: The dual importance of forest structure and floristics. Forest Ecology And Management, 261(7), 1224-1240. doi:10.1016/j.foreco.2011.01.001

Howe, T. D., Singer, F. J., & Ackerman, B. B (1981). Forage relationships of European wild boar invading northern hardwood forest. The Journal Of Wildlife Management, 748-754.

Jiguet, F., GADOT, A., Julliard, R., Newson, S. E., & Couvet, D (2007). Climate envelope, life history traits and the resilience of birds facing global change. Global Change Biology, 13(8), 1672-1684.

Jiguet, F., Devictor, V., Julliard, R., & Couvet, D (2012). French citizens monitoring ordinary birds provide tools for conservation and ecological sciences. *Acta Oecologica*, 44, 58-66. doi:10.1016/j.actao.2011.05.003

Jordano, P., & Herrera, C. M (1981). THE FRUGIVOROUS DET OF BLACKCAP POPULATIONS SYLVIA ATRICAPILLA WINTERING IN SOUTHERN SPAIN. *Ibis*, 123(4), 502-507.

Julliard, R., Jiguet, F., & Couvet, D (2004). Common birds facing global changes: what makes a species at risk *Global Change Biology*, 10(1), 148-154. doi:10.1111/j.1365-2486.2003.00723.x

Julliard, R., Jiguet, F., & Couvet, D (2004). Evidence for the impact of global warming on the long-term population dynamics of common birds. *Proceedings Of The Royal Society Of London. Series B: Biological Sciences*, 271(Suppl 6), S490-S492.

Keller, J., Richmond, M., & Smith, C (2003). An explanation of patterns of breeding bird species richness and density following clearcutting in northeastern USA forests. *Forest Ecology And Management*.

Lozano, J., Virgós, E., Cabezas-Díaz, S., & Mangas, J. G (2007). Increase of large game species in Mediterranean areas: Is the European wildcat (*Felis silvestris*) facing a new threat *Biological Conservation*, 138(3-4), 321-329. doi:10.1016/j.biocon.2007.04.027

Massei, G., & Genov, P (2004). The environmental impact of wild boar. *Galemys*, 16, 135-145.

Martin, T. E (1988). Habitat and Area Effects on Forest Bird Assemblages: Is Nest Predation an Influence *Ecology*, 69(1), 74. doi:10.2307/1943162

Martin, T (1993). Nest predation and nest sites *Bioscience*.

Martin, T. E (1993). Nest predation among vegetation layers and habitat types: revising the dogmas. *American Naturalist*, 897-913.

Martin, T (1995). Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. *Ecological Monographs*.

Martin, T (1996). Fitness costs of resource overlap among coexisting bird species. *Nature*, 380, 338-340.

Martin, J., & Thibault, J (1996). Coexistence in Mediterranean warblers: ecological differences or interspecific territoriality *Journal Of Biogeography*, 23(2), 169-178.

MOHR, D., COHNSTAEDT, L., & TOPP, W (2005). Wild boar and red deer affect soil nutrients and soil biota in steep oak stands of the Eifel. *Soil Biology And Biochemistry*, 37(4), 693-700. doi:10.1016/j.soilbio.2004.10.002

Morellet, N., GAILLARD, J., Hewison, A., Ballon, P., Boscardin, Y., Duncan, P., et al (2007). Indicators of ecological change: new tools for managing populations of large herbivores. *Journal Of Applied Ecology*, 44(3), 634-643.

Newton, I (2013). *Bird populations*. William Collins.

OLIOSO, G (1984). Quelques observations sur la nidification du pouillot de Bonelli *Phylloscopus bonelli* en Vaucluse. *Alauda*, 52(3), 226-231.

ORSINI, P., & CHEYLAN, G (1996). La faune sauvage des chênaies (les Vertébrés terrestres) Forêt Méditerranéenne, XVII(3), 145-150.

Quine, C., Fuller, R., Smith, K., & Grice, P (2007). Stand management: a threat or opportunity for birds in British woodland Ibis.

Ries, L., & Sisk, T (2004). A predictive model of edge effects. *Ecology*, 85(11), 2917-2926.

Robbins, C., Sauer, J., Greenberg, R., & Droege, S (1989). Population declines in North American birds that migrate to the neotropics. *Proceedings Of The National Academy Of Sciences*, 86(19), 7658-7662.

Saniga, M (2002). Nest loss and chick mortality in capercaillie (*Tetrao urogallus*) and hazel grouse (*Bonasa bonasia*) in West Carpathians. *FOLIA ZOOLOGICA*, 51(3), 205-214.

Saniga, M (2003). Ecology of the capercaillie (*Tetrao urogallus*) and forest management in relation to its protection in the West Carpathians. *Journal Of Forest Science*.

Santos, T., & Telleria, J (1991). Effects of leafing and position on nest predation in a Mediterranean fragmented forest. *The Wilson Bulletin*, 676-682.

Schaefer, T (2004). Video monitoring of shrub-nests reveals nest predators: Jays are the most common predators, but carnivorous mammals and some other species also predate nests *Bird Study*, 51(2), 170-177. doi:10.1080/00063650409461349

Schaefer, T., & Barkow, A (2004). Habitat and nest site preferences of *Sylvia atricapilla* and *S. melanocephala* in Majorca. *Ardeola*, 51(2), 445-450.

Schieck, J., Nietfeld, M., & Stelfox, J. B (1995). Differences in bird species richness and abundance among three successional stages of aspen-dominated boreal forests. *Revue Canadienne De Zoologie*, 73(8), 1417-1431. doi:10.1139/z95-167

Schley, L., & Roper, T. J (2003). Diet of wild boar *Sus scrofa* in Western Europe, with particular reference to consumption of agricultural crops. *Mammal Review*, 33(1), 43-56.

Suhonen, J (1993). Predation Risk Influences the Use of Foraging Sites by Tits. *Ecology*, 74(4), 1197-1203. doi:doi: 10.2307/1940490