L'évolution saisonnière de l'avifaune dans une futaie de chênes en bourgogne

B. Frochot

▶ **To cite this version:**

B. Frochot. L'évolution saisonnière de l'avifaune dans une futaie de chênes en bourgogne. Revue d'Écologie, 1971, 2, pp.145-182. hal-03531470

HAL Id: hal-03531470
https://hal.science/hal-03531470

Submitted on 18 Jan 2022

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.

L'EVOLUTION SAISONNIERE DE L'AVIFAUNE DANS UNE FUTAIE DE CHENES EN BOURGOGNE

par B. FROCHOT

Centre d'Etudes Ornithologiques de Bourgogne, Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences, 21 - Dijon

Cette étude (1) a pour cadre la forêt domaniale de Cîteaux, en Côte-d'Or, dont un travail antérieur a donné une description détaillée (Ferry et Frochot, 1970). Ce massif de 3 650 hectares fait partie de l'association végétale du *Querceto-Carpinetum primuletosum*, qui occupe une partie importante des sols limoneux humides de la plaine de la Saône.

L'évolution saisonnière des effectifs d'oiseaux fut suivie dans deux stades de développement de la futaie régulière dont les peuplements végétaux sont de types très différents :

— *la jeune futaie* (JF) d'une dizaine d'années (l'échantillon étudié comprend des parcelles dont l'âge varie de 4 à 17 ans). Ce milieu se présente comme une nappe buissonnante de 2 à 4 mètres de haut, dont la continuité n'est altérée que dans les parcelles les plus jeunes par des clairières d'herbe haute. Les brins serrés des arbustes et les ronces abondantes y rendent la pénétration difficile. La végétation ligneuse comprend surtout les jeunes Chênes et Charmes qui constitueront la futaie mûre, mais aussi des « bois blancs » que les forestiers ne parviennent pas à éliminer complètement : ce sont surtout de jeunes Bouleaux et les buissons de Saules, de Viorne obier et de Bourdaine ;

— *la vieille futaie* (VF) de 150 à 200 ans. Cette forêt mûre se caractérise par des peuplements élevés (25 à 30 mètres de haut) et denses qui abritent un sous-bois très sombre où la végétation herbacée et buissonnante est extrêmement réduite. La flore est très peu variée : au niveau de la strate arborescente, elle se limite pratiquement à deux essences bien représentées, le Chêne pédon-

(1) Cet article fait partie d'une Thèse de doctorat d'Etat soutenue devant la Faculté des Sciences de la Vie et de l'Environnement de l'Université de Dijon le 17 mars 1971 (enregistrement CNRS n° A 0.5264).

culé *(Quercus pedunculata)* et le Charme *(Carpinus betulus)*, avec îlots de Hêtre *(Fagus sylvatica)* dispersés. Les vieux arbres portent beaucoup de branches mortes et sont creusés de nombreuses cavités. Diverses observations permettent de supposer que ces peuplements ne se modifieraient plus beaucoup s'ils poursuivaient leur évolution au-delà des 200 années écoulées depuis la dernière coupe, (Ferry et Frochot, 1970) et l'on peut pour le moins les qualifier de « subclimaciques ».

Les deux milieux étudiés présentent en commun un caractère qui mérite d'être souligné : *l'homogénéité* de leurs peuplements végétaux respectifs, qui affecte tant la composition floristique (surtout en VF) que la physionomie du boisement. Ils n'en diffèrent pas moins profondément en ce qui concerne les conditions d'habitat qu'ils offrent aux oiseaux, puisque l'un réalise un milieu purement buissonnant et l'autre un milieu arborescent âgé.

Les dénombrements furent effectués parallèlement à ceux de J. Blondel qui étudiait les milieux méditerranéens : la méthode de comptage est décrite en détail dans ses travaux (1969 a et b). C'est une méthode relative du type linéaire dont l'emploi est simple : l'observateur parcourt le milieu en ligne droite et à vitesse réduite, en notant systématiquement toutes les observations faites de part et d'autre du chemin. Comme J. Blondel, il m'a semblé préférable de ramener les résultats à une unité de référence exprimant le *temps* d'observation : les données sont donc exprimées, pour chaque espèce, en *nombre de contacts obtenus en 15 minutes.*

Telle que nous l'avons appliquée, cette méthode des Itinéraires - Echantillons (I.E.) diffère donc de celle des I.K.A. (destinée exclusivement au dénombrement des oiseaux nicheurs) par les points suivants :

1) l'itinéraire n'est parcouru qu'une fois par séance de comptage, car l'observateur ne peut pas espérer contrôler au retour des oiseaux qui ne sont pas cantonnés ;

2) les oiseaux sont notés de part et d'autre du trajet (et non pas d'un seul côté comme dans l'IKA) ;

3) les observations sont comptabilisées en nombres d'*individus* (et non de couples).

4) l'unité de référence est le 1/4 d'heure (et non le km).

De ce fait, les résultats fournis par ces deux méthodes ne sont pas directement comparables, et j'ai dû effectuer des IE dans des milieux dont l'avifaune était pourtant connue par des comptages réalisés en IKA et même sur plans quadrillés.

Au total, 221 dénombrements-unités furent effectués dans les deux milieux, selon la répartition mensuelle indiquée au tableau I. Ces IE-unités furent répartis aussi également que possible entre les

TABLEAU I

Nombres mensuels d'Itinéraires-échantillons effectués dans les deux stades de développement de la futaie : JF = jeune futaie de 4-17 ans, VF = vieille futaie de 150-200 ans.

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
JF	15	12	10	12	14	9	7	8	9	12	11	10
VF	7	7	9	9	8	6	6	8	6	10	10	6

années 1965, 1966, 1967 et 1968, dont les résultats moyens (IE moyens), seront seuls retenus ici.

Bien qu'obtenus sous des conditions météorologiques et techniques aussi constantes que possible, les indices d'abondance restent évidemment difficiles à comparer d'un mois à l'autre, puisque les espèces présentent des modifications saisonnières de leur comportement qui retentissent sur les possibilités de détection. Les modifications les plus évidentes sont celles concernant les émissions sonores à signification territoriale et celles liées à la période de mue (certains petits Passereaux deviennent, en août, quasi invisibles et inaudibles), mais interviennent aussi celles qui accompagnent le nourrissage des jeunes, l'agitation migratoire, etc. Il serait illusoire de chercher à apporter un correctif saisonnier aux indices obtenus au long de l'année, et l'observateur ne peut que les enregistrer tels qu'ils sont, en les interprétant avec la plus grande prudence. Les indices vont donc indiquer pour chaque espèce des variations « d'abondance » qui traduiront à la fois les modifications réelles de ses effectifs et celles, saisonnières, de son comportement. Dans ces conditions, il est impossible de vérifier statistiquement la signification des variations que subit l'abondance d'une saison à l'autre, et, dans les pages qui suivent, je n'ai retenu que les plus marquantes. Ainsi, il serait imprudent d'attribuer une signification aux variations observées pour la Mésange boréale dans la jeune futaie (Tableau II) ou le Grimpereau dans la vieille futaie (Tableau IV) : elles résultent à la fois des aléas de la méthode, du comportement vocal des oiseaux ou de déplacements plus ou moins fortuits. Au contraire, les fluctuations de l'abondance du Merle sont plus marquées et s'ordonnent logiquement au fil des saisons : étant donné la facilité avec laquelle l'observateur repère cette espèce, ces variations d'abondance seront, dans leurs grandes lignes, jugées révélatrices de mouvements effectifs de populations (Fig. 5). Il n'en reste pas moins qu'en l'absence de test statistique l'appréciation du degré de signification des données reste, en dernier ressort, soumis au jugement de l'observateur.

Tableau II

Variation annuelle de l'abondance des espèces observées dans la jeune futaie (en contacts obtenus en 15 minutes).

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Streptopelia turtur ..						0,2						
Cuculus canorus				0,1	0,5	0,4						
Picus	0,1		0,1						0,1	0,1		
Corvus corone			0,1	0,1					0,1	0,1		
Garrulus glandarius .	0,4	0,5	0,9	0,4	0,2	0,2	0,1	0,7	2,5	2,0	1,0	0,6
Parus major	1,4	1,9	0,6	0,6	0,5	0,9	0,6	1,2	3,1	2,9	1,4	1,5
Parus caeruleus	1,3	1,0	0,4	0,2	0,2	1,5	0,7	1,7	2,3	1,5	0,8	1,0
Parus palustris	0,2	0,2	0,2	0,2		0,2	0,1	0,2	0,5	0,6	0,2	0,5
Parus montanus	0,6	1,1	0,5	0,1	0,2	0,6	0,5	1,1	0,5	0,7	0,8	1,1
Aegithalos caudatus .		1,2	1,6	1,1	1,1		0,5	1,9	0,2	1,1	0,9	0,5
Troglodytes troglodytes	0,4		0,6	0,4	0,4		0,2	0,2	0,7	0,6	0,6	0,3
Turdus pilaris	0,1	0,1										0,1
Turdus philomelos ..		0,8	0,9	0,6	0,1	0,2	0,2	0,2	0,1	0,2		
Turdus merula	0,3	1,6	1,7	1,4	0,9	0,7	1,1	2,5	1,1	2,0	0,7	0,4
Œnanthe œnanthe ..					0,2							
Saxicola torquata ...					0,1	0,3	0,6					
Saxicola rubetra					0,2							
Phœnicurus phœnicurus					0,1				0,1			
Luscinia megarhynchos				0,3	1,9	0,9	0,7		0,1			
Erithacus rubecula ..		0,3	0,6	1,0	0,1	0,5	0,6	0,6	0,7	0,9	0,2	
Locustella naevia ...				1,0	1,0	0,7	0,5					
Sylvia borin				1,1	5,1	3,2	1,2	0,7				
Sylvia atricapilla				1,0	1,0	0,5	1,3	0,2				
Sylvia communis				0,9	3,9	3,6	1,2	0,2		0,1		
Phylloscopus collybita		0,9	7,3	8,9	5,0	3,4	1,2		1,5	0,5		
Phylloscopus trochilus			0,1	6,3	5,6	2,0	3,2					
Regulus regulus	0,3	0,1								0,1	1,3	
Regulus ignicapillus .			0,1						0,2	0,1		
Prunella modularis ..	0,1	0,5	3,4	2,7	1,8	0,7		0,4	1,3	1,4	1,0	1,1
Anthus trivialis				0,3	0,4	0,3	0,2	0,6	0,7	0,3		
Anthus pratensis										0,1		
Anthus spinoletta ...												0,1
Motacilla alba		0,1										
Lanius collurio						0,3						
Coccothraustes cocc. .		0,2		0,1	0,1							
Carduelis chloris						0,2		0,1	0,1			0,1
Carduelis carduelis ..	0,1	0,1		0,1	0,1	0,2	0,5	0,1		0,5	0,1	0,1
Carduelis spinus ...	1,2	0,5								0,4	0,2	0,5
Carduelis cannabina .	0,4	0,2	0,6	2,6	1,7	2,2	3,0	0,6	0,2	0,6	1,0	0,1
Pyrrhula pyrrhula ..	0,2	0,5	0,3	0,7	0,6	0,7	0,6	0,6		0,5	0,1	
Fringilla cœlebs	0,2	0,1							0,2	5,6	0,3	0,3
Fringilla montifringilla	0,1	0,1								0,3	0,2	0,3
Emberiza citrinella ..	0,1	1,3	1,5	2,4	1,3	1,6	1,5	0,1	0,1	1,2	1,0	0,2
Emberiza schœniclus .	0,5	0,4	0,2					0,1		2,8	4,2	2,1

C'est pourquoi les résultats seront présentés sous deux formes distinctes : 1) les tableaux II et IV exposent l'ensemble des données chiffrées recueillies pour toutes les espèces, telles qu'elles se présentent à l'état brut ; 2) les commentaires du texte ne retiennent au contraire que les données qui, d'après l'expérience acquise sur le terrain au cours de l'étude, ont semblé rendre compte de l'évolution réelle des populations au long de l'année.

1°) *LA JEUNE FUTAIE*

A) Les espèces.

Les 129 dénombrements effectués dans ce milieu permettent de suivre les variations de l'indice d'abondance des 44 espèces contactées (pour des raisons de méthodologie, les contacts fournis par les Rapaces et par les Hirondelles survolant la forêt n'ont pas été retenus). Un commentaire détaillé de cet ensemble de données ne s'impose pas, et l'on peut se contenter de dresser un classement des espèces selon leur catégorie phénologique :

— 27 *espèces nicheuses,* se répartissant comme suit :

13 espèces *sédentaires* dans le milieu. Mis à part la Mésange boréale, dont l'effectif semble rester constant toute l'année, les autres montrent des fluctuations d'abondance indiquant que tous les individus ne sont pas, en fait, sédentaires : a) apport hivernal d'individus : Mésanges bleue et charbonnière, Troglodyte... b) déficit hivernal : Linotte, Bruant jaune... c) augmentation d'abondance aux époques des migrations : c'est surtout le cas du Geai.

14 espèces *estivantes,* qui désertent la jeune futaie à la mauvaise saison : Rouge-gorge, Grive musicienne, Sylviidés...

— 17 *espèces non nicheuses :*

6 sont des *hivernantes,* qui s'installent dans le milieu en automne et le quittent en février ou mars : Grive litorne, Tarin des aulnes, Pinsons...

Les 11 autres sont soit les espèces qui fréquentent la jeune futaie aux passages (Roitelet triple-bandeau), ou accidentellement, soit celles dont la présence résulte d'une sorte d'effet de lisière : ainsi les deux *Picus* viennent régulièrement, depuis les peuplements voisins où ils hivernent, manger des Fourmis au sol dans la jeune futaie pendant toute la période internuptiale.

B) Abondance totale de l'avifaune.

Le tableau III donne l'évolution au long de l'année du nombre total de contacts obtenus avec les oiseaux de toutes espèces, et la figure 1 leur répartition selon les principales unités systématiques. Pour les raisons exposées ci-dessus, cette courbe ne suit pas exactement celle qui représenterait l'abondance réelle des

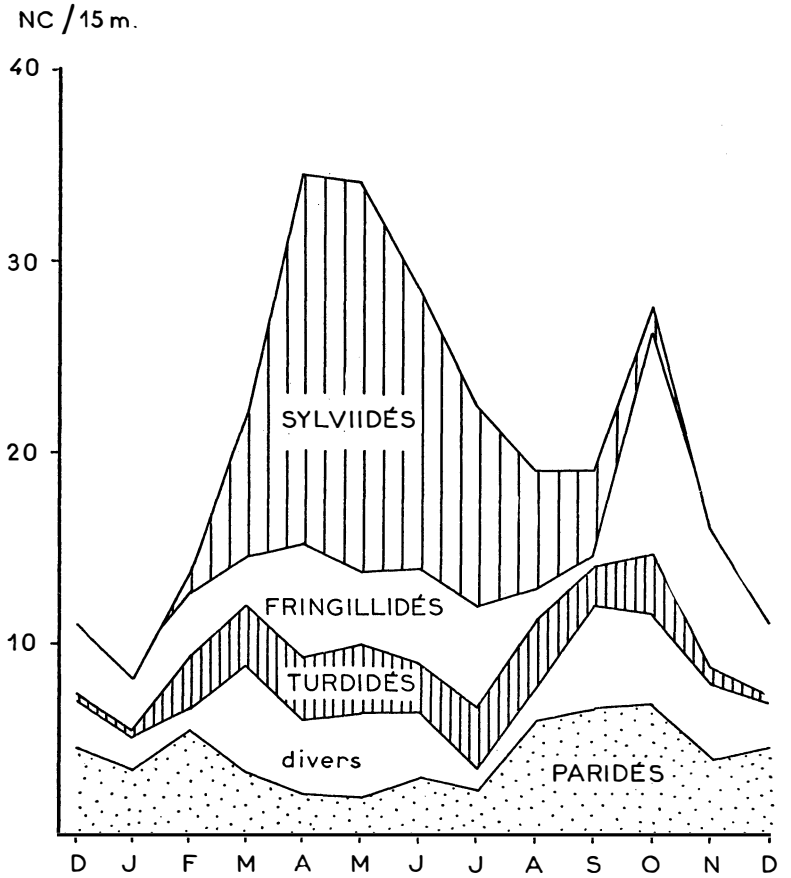

Fig. 1. — Variation annuelle de l'abondance totale dans la jeune Futaie.

Tableau III

*Variation annuelle de l'*abondance totale, *exprimée en nombre total d'individus contactés en 15 minutes (NC), et de la* diversité, *exprimée en nombre total d'espèces contactées mensuellement (D_t) et d'autre part en excluant les espèces accidentelles (D III + II).*

Jeune Futaie	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
NC total	8,2	13,5	22,0	34,5	34,1	27,7	22,5	19,0	19,1	27,6	15,9	11,1
D_t	19	23	20	26	28	26	23	22	23	27	19	19
D (III + II)	10	12	14	18	17	17	20	16	11	20	13	10

oiseaux. Son principal défaut est certainement de sous-évaluer l'abondance estivale de certaines espèces ; de ce fait, la faible abondance des Sylviidés et des Fringilles de juillet à septembre ne doit pas être retenue, et, globalement, le creux de la courbe d'abondance totale à cette saison est probablement surtout la conséquence de la mue. Inversement, l'abondance automnale et hivernale des Paridés est certainement beaucoup plus forte, par rapport à leur abondance printanière, que celle indiquée sur la figure, si l'on admet que ces oiseaux se détectent beaucoup plus facilement à l'époque du chant. Par contre, cette courbe donne une information sûre en ce qui concerne les principaux points suivants :

— l'abondance totale augmente considérablement de la mi-février à mai, avec l'arrivée progressive des différentes espèces qui ont passé l'hiver ailleurs. Cette augmentation est particulièrement spectaculaire dans la jeune futaie, dont l'avifaune comprend une forte proportion d'individus migrateurs (Ferry et Frochot, 1970) ;

— l'augmentation d'abondance en octobre est parfaitement significative ; elle correspond à la migration d'automne, qui se traduit surtout dans ce milieu par le stationnement temporaire de bandes de Fringilles, et aussi de Geais, Rouges-gorges, Mésanges, etc. Ce maximum d'octobre est renforcé par l'arrivée des espèces venant hiverner (Roitelet huppé, etc.) ;

— l'avifaune s'appauvrit régulièrement d'octobre à janvier ; cette baisse d'abondance est due à une diminution progressive des effectifs de la plupart des espèces hivernant dans la jeune futaie, sans rapport apparent avec le mouvement migratoire d'automne, terminé depuis novembre.

C) Diversité totale de l'avifaune.

Le tableau III montre que le nombre total d'espèces contactées suit, d'un mois à l'autre, une évolution sensiblement identique à celle du nombre des seules espèces constantes et accessoires (1). Cette évolution passe par deux maximum annuels (Fig. 4) :

— le premier correspond à la période de reproduction : les espèces nichant dans la jeune futaie sont en majorité migratrices ;

— le second maximum correspond surtout au chevauchement, en octobre, de l'avifaune nicheuse, dont beaucoup d'espèces ne sont pas encore parties (Rouge-gorge, Pouillot véloce...) et de l'avifaune hivernante non nicheuse, dont beaucoup d'espèces sont déjà arrivées (Roitelet huppé, Tarin, Pinsons...). S'y ajoutent quelques espèces en transit migratoire (Pipit des prés, Roitelet triple-bandeau).

(1) Rappelons qu'une espèce est dite *constante* lorsqu'elle est trouvée dans 50 % au moins des dénombrements, *accessoire* dans 25 à 50 % et *accidentelle* si l'observateur la rencontre dans moins de 25 % des dénombrements.

Cette évolution annuelle de la Diversité rappelle celle de l'Abondance totale des individus (qui passe, notamment, par les deux maximums de printemps et d'octobre) mais s'en distingue par son caractère beaucoup moins accusé : même en janvier, quand la jeune futaie est à son minimum d'Abondance, elle conserve encore une Diversité notable (19 espèces).

2°) *LA VIEILLE FUTAIE*

A) Les espèces.

Les 92 dénombrements effectués dans ce milieu permirent d'y contacter 38 espèces différentes (Rapaces exclus). L'examen de leur variation annuelle d'abondance (Tableau IV) autorise le classement suivant :

— *28 espèces nicheuses.* Il est impossible de se prononcer sur la signification de l'absence du Pic épeichette constatée en hiver, tant cette espèce est rare et discrète. Les 27 autres espèces se classent par contre assez facilement en deux groupes :

15 espèces sont *sédentaires,* car elles fréquentent encore la vieille futaie en plein hiver. Toutefois plusieurs d'entre elles montrent une baisse d'abondance en automne (Merle noir, Gros-bec) ou en hiver (Troglodyte, Pinson des arbres) qui indique le départ probable d'une bonne partie de leurs effectifs vers d'autres milieux.

12 espèces *estivantes* désertent complètement la vieille futaie en hiver : Pouillot véloce, Pouillot siffleur, Rouge-gorge, Pigeons (*Columba œnas* et *palumbus*), et aussi les Pics vert et cendré (*Picus viridis* et *canus*), qui n'ont été contactés à aucun des 22 dénombrements effectués du 28 novembre au 28 février dans ce milieu (ces deux Pics hivernent pourtant dans d'autres stades de la futaie).

— *10 espèces non nicheuses :*

3 seulement peuvent être considérées comme des *hivernantes* régulières : Pinson du Nord, Tarin et Roitelet huppé.

Les 7 autres ne s'introduisent dans la vieille futaie qu'accidentellement, en abondance très faible : Pouillot fitis, Grive litorne...

B) Abondance totale de l'avifaune.

Le nombre total d'individus contactés subit une évolution annuelle qui rappelle celle observée en jeune futaie par plusieurs de ses caractères : on y retrouve (Tabl. V et Fig. 2) un maximum de printemps, imputable à la fois à la reprise du chant et à l'installation des estivants nicheurs, et un maximum d'octobre, dû au pas-

Tableau IV

Variation annuelle des abondances dans la vieille futaie.

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Columba œnas						0,1	0,2					
Columba palumbus ..			0,1	0,1		0,1	0,6			11,5		
Cuculus canorus				0,1	0,3	0,5						
Picus viridis			0,1	0,2	0,1			0,3			0,1	
Picus canus			0,2	0,1	0,1				0,2			
Dendrocopos major .	0,4	0,5	0,8	1,1	0,8	0,5	0,5	0,4	0,4	0,6	0,5	0,1
Dendrocopos minor .		0,1	0,1	0,1			0,2	0,1				
Dendrocopos medius .	0,4	1,1	1,6	1,4	0,5	0,2	0,5		0,2		0,2	0,1
Oriolus oriolus							0,2					
Corvus corone				0,1								
Coleus monedula												0,1
Garrulus glandarius .	0,5	0,9	1,5	2,3	0,8	1,1	2,1	2,0	1,2	3,9	0,9	0,6
Parus major	0,9	3,4	3,2	3,8	1,3	1,0	1,1	0,9	4,1	4,9	2,5	2,8
Parus caeruleus	2,5	4,4	5,4	4,9	2,0	1,6	3,0	3,2	3,0	3,0	2,8	2,3
Parus palustris	1,5	1,6	1,4	1,4	0,3	0,1	0,8	1,4	1,8	2,8	2,0	2,3
Aegithalos caudatus .		0,8	0,3	0,3						0,6	0,7	2,3
Sitta europaea	2,5	3,7	2,8	3,3	1,1	1,9	4,1	3,8	4,6	4,9	5,7	4,4
Certhia brachydactyla	2,0	2,9	3,1	1,8	2,0	1,5	2,8	3,1	3,0	2,7	2,9	2,5
Troglodytes troglodytes	0,1	0,2	0,5	1,3	1,1	2,5	4,6	0,6	0,2	0,4	0,2	
Turdus pilaris			0,1									
Turdus viscivorus ...	0,1	0,6	0,7	0,3	0,1	0,4	0,8	0,2	0,5			0,1
Turdus philomelos ..		0,1	0,2	0,5	0,9	0,8	1,6	0,4				
Turdus merula	0,1		0,4	0,6	1,2	0,6	0,6	0,2				0,1
Phœnicurus phœnicurus				0,2	0,2	0,7						
Erithacus rubecula ..			0,1	0,7	1,3	2,1	2,1	0,8				
Sylvia atricapilla				0,1	0,3	0,5	0,2					
Phylloscopus collybita				0,3	0,1	0,2	0,5					
Phylloscopus trochilus				0,1								
Phylloscopus sibilatrix				0,1	2,6	2,7	0,2					
Regulus regulus	0,7	0,1								0,2	0,5	0,3
Muscicapa striata ...					0,1							
Sturnus vulgaris	0,3	2,9	2,9	3,2	2,2	2,3			1,4	1,9		1,7
Coccothraustes cocc. .	0,1	0,1	0,8	0,8	0,3	0,1	0,3	0,1				
Carduelis carduelis ..								0,3			0,1	
Carduelis spinus	0,1									0,1	0,7	0,2
Pyrrhula pyrrhula ..												0,1
Fringilla cœlebs	0,4	0,9	3,2	2,3	3,1	5,4	5,7	0,1	0,4	1,6	0,9	0,3
Fringilla montifringilla	0,7										0,1	

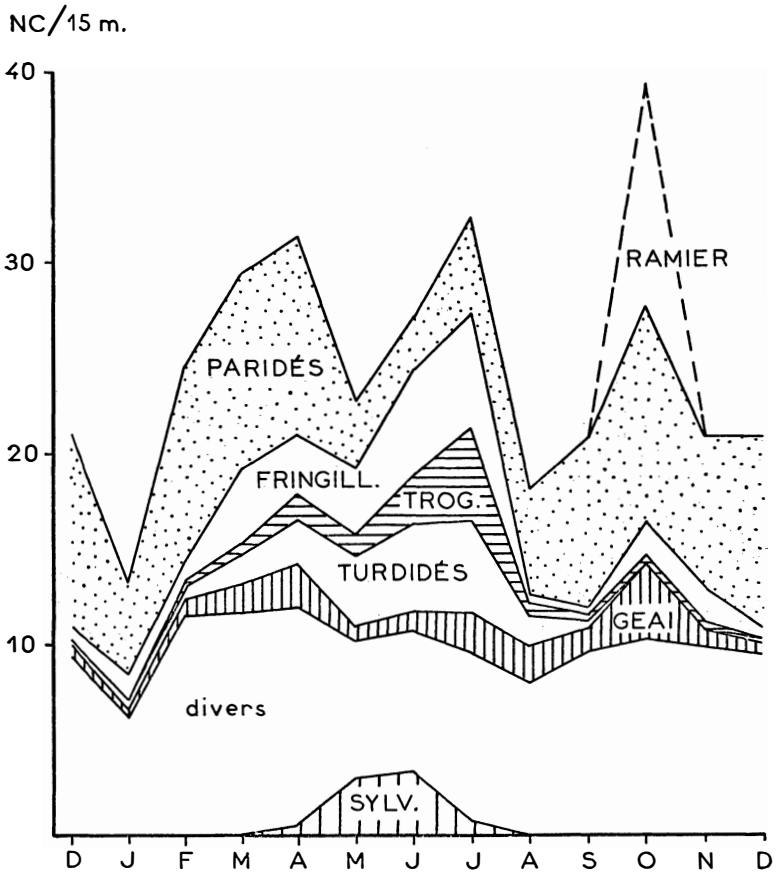

Fig. 2. — Variation annuelle de l'abondance totale dans la vieille Futaie.

TABLEAU V

*Variation annuelle de l'*abondance totale *et de la* diversité. *(Cf. tableau III.)*

Vieille Futaie	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
NC total	13,3	24,5	29,5	31,4	22,8	27,1	32,3	18,1	20,8	39,2	20,9	20,9
D_t	17	17	22	28	24	23	22	17	13	14	16	17
D (III + II)	11	12	14	19	21	19	16	14	9	10	10	9

sage d'automne (l'importance des Ramiers est ici considérable), et aussi un minimum d'abondance en janvier, toutefois moins bas que dans la jeune futaie. Il est singulier de constater, dans la vieille futaie, un troisième maximum d'abondance en juillet : l'analyse espèce par espèce montre qu'il est dû à la fois à l'émancipation des jeunes qui viennent de quitter le nid (c'est particulièrement net pour la Sitelle, *Sitta europaea,* par exemple) et à une « reprise » des chants qui intervient à la fin du printemps. Pour certaines espèces, elle pourrait correspondre à la seconde ponte (Grimpereau ?) mais pour d'autres elle est difficilement explicable : pourquoi le Pinson des arbres et le Troglodyte augmentent-ils au long du printemps pour culminer en août ? Cette question ne peut être résolue sur la seule base des dénombrements effectués ici.

C) Diversité totale de l'avifaune.

La Diversité (exprimée avec ou sans les espèces accidentelles) subit dans la vieille futaie une évolution annuelle accusée et très schématique : elle augmente de janvier à avril-mai puis décroît régulièrement jusqu'en décembre. Le fait que l'avifaune de la vieille futaie ne montre en automne aucune augmentation du nombre d'espèces s'explique comme suit : 1°) ce milieu n'attire que trois espèces hivernantes ; 2°) quand elles arrivent, les estivantes nicheuses semblent avoir déjà totalement déserté le milieu, pour la plupart (la Fauvette à tête noire et les Pouillots véloce et siffleur ne s'y contactent plus après le mois de juillet, le Rougegorge et la Grive musicienne après le mois d'août : Tabl. IV) ; 3°) le Merle, le Gros-bec et les deux *Picus* désertent presque complètement ce stade en automne ; 4°) le passage d'automne ne se marque, dans la vieille futaie, par l'addition d'aucune espèce particulière.

L'évolution automnale de la Diversité contraste donc avec celle de l'abondance, qui montre bien, elle, un apport d'individus en octobre.

3°) *COMPARAISON DES DEUX STADES DE LA FUTAIE AU LONG DE L'ANNEE*

Les résultats exposés ci-dessus permettent de comparer le déroulement du cycle annuel dans la jeune futaie d'une part et dans la vieille futaie d'autre part.

a) *Au niveau des caractères généraux des avifaunes,* le cycle annuel se déroule *de façons identiques* dans les deux stades en ce qui concerne :

— le calendrier de l'abondance globale des oiseaux, avec notamment dans les deux milieux un creux en janvier et une aug-

mentation d'abondance en octobre (le creux d'août étant, dans les deux cas, imputable aux conséquences de la mue) ;

— l'abondance absolue, qui, dans la mesure où le nombre de contacts obtenus la traduit, est identique de mars à octobre dans les deux milieux ;

— le nombre d'espèces présentes au printemps.

Par contre, la jeune et la vieille futaie *présentent des différences* en ce qui concerne :

— l'augmentation d'abondance printanière, qui débute dans la vieille futaie un mois plus tôt que dans la jeune ;

— le creux hivernal de l'abondance, plus marqué en JF (8,2 contacts/15 minutes en janvier) qu'en VF (13,3 c/15 mn en janvier) ;

— le nombre d'espèces, qui est plus élevé en JF qu'en VF pendant toute la période internuptiale ; cette différence devient maximale en octobre (*cf. supra* et Fig. 4).

En outre, il faut remarquer que le renouvellement saisonnier des espèces est plus important dans la jeune futaie que dans l'autre milieu. Nous avons vu d'autre part que le passage d'octobre ne se marque, dans la vieille futaie subclimacique, que par un afflux temporaire d'individus, sans qu'il y ait augmentation du nombre des espèces : la migration d'automne est donc dans ce milieu un phénomène « *interne* », qui n'intéresse que des espèces autochtones à ce typle de peuplement. Il n'en est pas de même dans la jeune futaie buissonnante, où le mouvement migratoire d'automne amène des espèces allochtones. Bref, *la vieille futaie constitue un milieu dont l'avifaune reste remarquablement stable au long de l'année.*

La jeune futaie au contraire est le théâtre d'importants brassages de populations au cours de l'année. D'une façon générale, ce milieu purement buissonnant se rapproche des milieux hétérogènes de type écotone, qui sont connus pour être largement fréquentés, aux passages et en hiver, par des espèces ne s'y reproduisant pas (cf. notamment Blondel, 1969 a). Toutefois, ce brassage semble rester plus faible dans la jeune futaie étudiée que dans les lisières, les boqueteaux isolés, les bords de rivières, etc., de la même région : les étendues buissonnantes des chênaies de plaine semblent constituer, à cet égard, un milieu *intermédiaire* entre les formations boisées fermées de la vieille forêt et les milieux très ouverts.

b) *Au niveau des espèces,* il est intéressant de comparer dans la jeune et la vieille futaie la variation annuelle d'abondance des espèces qui fréquentent ces deux milieux. Certaines (Geai, Fauvette à tête noire, *Sylvia atricapilla*...) y montrent

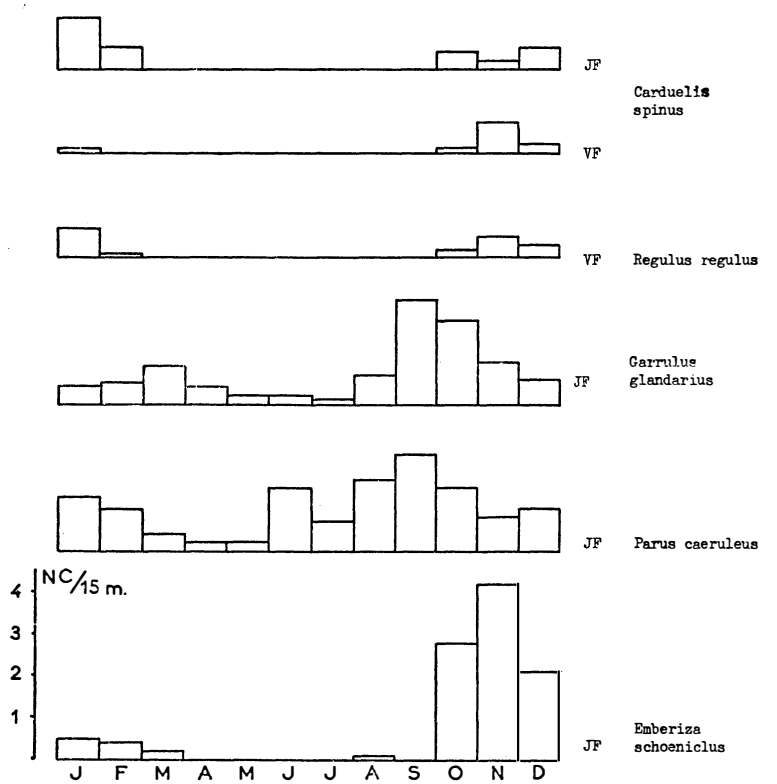

Fig. 3. — Phénologie de quelques espèces dans la jeune Futaie (JF) ou la vieille Futaie subclimacique (VF). L'abondance est exprimée en nombre d'individus contactés en 15 minutes.

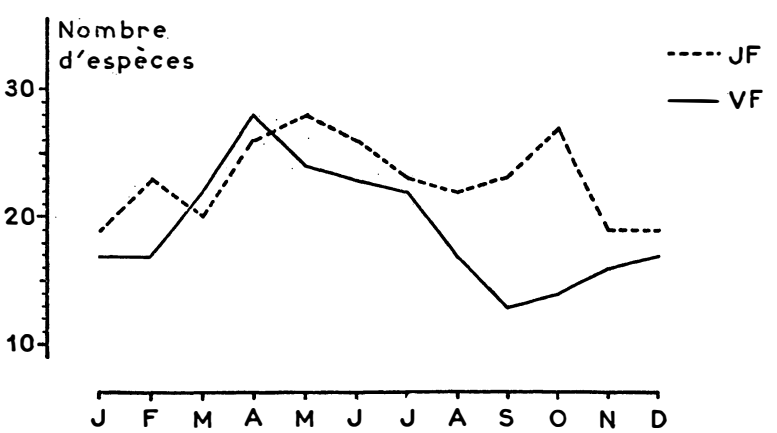

Fig. 4. — Variation de la Diversité totale au long de l'année dans la jeune Futaie (JF) et la vieille Futaie (VF).

des phénologies sensiblement identiques. D'autres au contraire y suivent des cycles différents :

— ainsi, les Mésanges bleue et charbonnière montrent, en JF, une baisse d'abondance très sensible de mars à juin qu'elles ne présentent pas dans la vieille futaie: ces deux espèces ne trouvent pratiquement pas de sites de reproduction dans les buissons des jeunes stades, mais cela ne les empêche pas de les fréquenter pendant toute la période internuptiale. Ce milieu leur offre donc une nourriture convenable, et il faut admettre que c'est seulement l'absence de sites de nidification qui les en éloigne pendant les trois mois de la période de reproduction : une première expérience de pose de nichoirs artificiels le prouve bien, au moins dans le cas de la Mésange charbonnière, puisque les 5 nichoirs posés en 1966 dans une parcelle de futaie de 14 ans furent immédiatement adoptés par 5 couples de cette espèce, et repris l'année suivante ;

— le Merle noir (Fig. 5), le Rouge-gorge (Fig. 6) et dans une moindre mesure la Grive musicienne, nichent en abondance dans la vieille futaie subclimacique, mais y sont peu abondants en dehors de la saison nuptiale. Au contraire, ces espèces sont très abondantes dans la jeune futaie au printemps et en automne (et même en hiver pour le Merle). Pour ces oiseaux, les deux stades de la futaie représentent donc des *habitats complémentaires*, puisque leurs effectifs glissent de l'un à l'autre au fil des saisons. Il est difficile d'expliquer cette constatation par les exigences nidificatrices de ces Turdidés, mais nous les expliquerons, en partie au moins, par leurs exigences d'ordre alimentaire.

Ces exemples montrent bien qu'une même espèce peut présenter, dans deux milieux contigus mais dissemblables, deux types de phénologie différents : certaines espèces (peut-être plus particulièrement celles dont le rayon migratoire reste faible ?) sont capables d'accommoder dans une mesure notable leur statut migratoire à des situations écologiques locales. Ces déplacements saisonniers limités peuvent donc avoir, comme l'a souligné Bourlière (1961), une incidence écologique considérable.

D'autre part, on retrouve au niveau de certaines espèces ce qui avait été constaté au niveau de l'avifaune totale : la jeune futaie est un milieu intermédiaire entre la vieille futaie et les milieux ouverts hétérogènes. Ceci est particulièrement net pour le Rouge-gorge, qui n'habite que de mars à août les boisements subclimaciques étudiés, tandis qu'il fréquente les stades buissonnants de février à novembre (Fig. 6), et *toute l'année* certains milieux situés dans la même région naturelle mais *extérieurs aux grands massifs forestiers.*

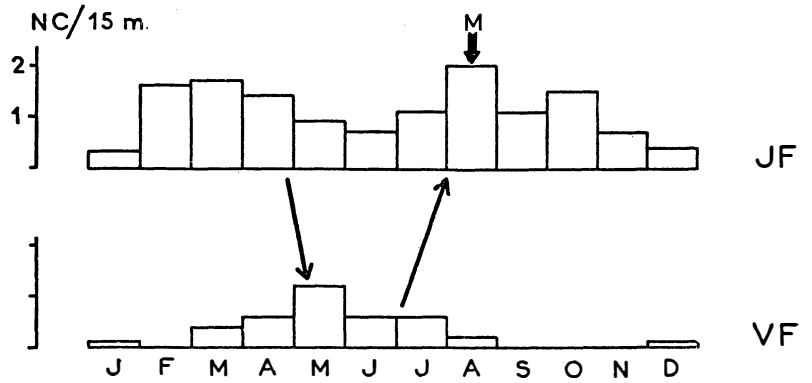

Fig. 5. — Variation saisonnière de l'abondance du Merle noir *(Turdus merula)* :
— dans la vieille Futaie le Merle n'est abondant qu'en période nuptiale ;
— dans la jeune Futaie son abondance est importante toute l'année, mais maximale au printemps et en automne (M = rassemblements de Merles dans les ronciers au moment de la maturation des mures).

Ces variations d'abondance peuvent en partie s'expliquer (flèches) par le passage des Merles d'un stade de la forêt à l'autre au début et à la fin du printemps.

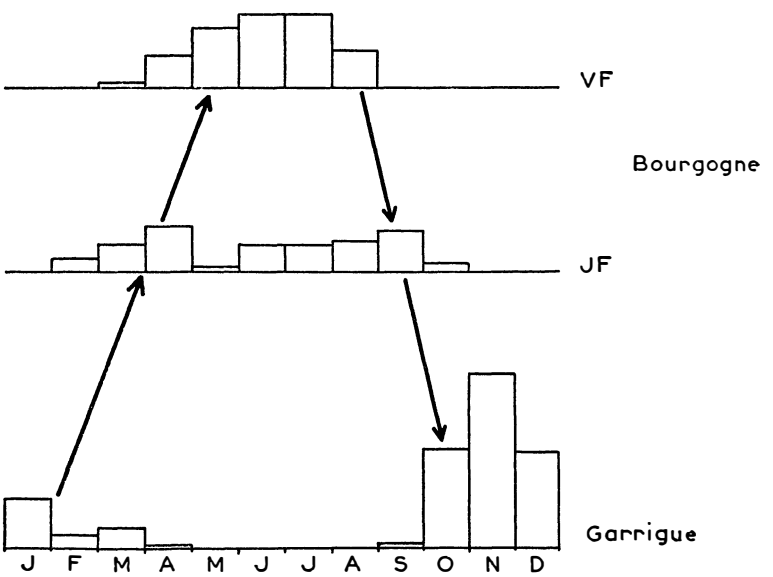

Fig. 6. — Déplacements saisonniers du Rouge-gorge *(Erithacus rubecula)* d'un milieu à l'autre, d'après les Itinéraires-échantillons effectués dans les jeunes (JF) et vieux (VF) peuplements des chênaies de Bourgogne, et par Blondel (1969 a) dans une garrigue provençale. Le Rouge-gorge n'habite que de mars à août la vieille Futaie mais reste de février à novembre dans les jeunes stades, tandis que sa subsistance hivernale nécessite un troisième type de milieu : ici la garrigue. Les flèches suggèrent les déplacements des effectifs.

4°) *ESSAI D'INTERPRETATION : LA NOURRITURE DISPONIBLE*

Si, au printemps, les caractères physionomiques de la végétation sont susceptibles d'expliquer bien des aspects de la distribution des effectifs d'oiseaux forestiers, il est loin d'en être de même pendant le reste de l'année, alors que les oiseaux, libérés des charges familiales et, pour la plupart, des limites des territoires, sont beaucoup moins exigeants envers les *sites* que le milieu doit leur procurer. Schématiquement, on peut avancer que leurs exigences vis-à-vis de la physionomie de la végétation se limitent, pendant la période internuptiale, à celles concernant les sites dortoirs et les sites d'alimentation. En forêt, il est probable que de tels sites sont disponibles en quantité suffisante partout, et qu'ils ne sont guère capables de manquer aux espèces étudiées ici.

C'est donc dans les variations concomitantes des conditions climatiques et de la nourriture disponible qu'il faut chercher l'explication de la variation saisonnière de l'abondance des oiseaux. S'il est aisé d'obtenir sur le premier de ces facteurs des informations suffisamment précises, il n'en est pas de même du deuxième, dont la connaissance parfaite exigerait des années d'études quantitatives menées par des écologistes de spécialités diverses. C'est pourquoi je n'ai pu aborder cette question que très partiellement : les commentaires ci-dessous proviennent d'une part des observations réalisées plus ou moins fortuitement au cours des comptages d'oiseaux et d'autre part de l'étude quantitative d'un problème limité, celui du cycle annuel de l'entomofaune mobile de la jeune futaie.

A) Climat.

Les relevés météorologiques de la station de Cîteaux montrent bien que dans les forêts étudiées, comme dans toute la Bourgogne, la variation annuelle des chutes de pluie reste incapable d'expliquer les grandes lignes du cycle annuel des plantes ou des animaux : la pluviométrie reste abondante toute l'année, oscillant entre les valeurs extrêmes de 40 mm en février et 80,6 mm en juin (ces chiffres représentent les moyennes des valeurs enregistrées à la station de Cîteaux de 1951 à 1965 ; les données de Sanson (1945) indiquent un minimum presque identique de 41 mm en février, mais un maximum de 78 en octobre).

La température au contraire subit une évolution annuelle très accusée qui joue à coup sûr un rôle considérable dans le cycle des biocénoses. La température moyenne oscille de 1,3° C en janvier à 19,6 en juillet (Fig. 7), mais, plus que ces moyennes, les valeurs extrêmes sont importantes à considérer. Ainsi, la figure 7 indique les nombres mensuels de jours d'enneigement et de gel : on retiendra que le mois le plus froid est indiscutablement janvier, avec

plus d'un jour de gel sur deux, 8,1 jours d'enneigement et une température extrême de — 12,2° C (moyenne des minimums absolus mensuels de 1951 à 1965). Il y a donc une bonne coïncidence entre l'hiver météorologique et l'hiver ornithologique, puisque nous avons vu que l'abondance minimale des oiseaux s'observe de fin novembre à fin février, avec un minimum en janvier, tant dans la jeune futaie (Fig. 1) que dans la vieille futaie subclimacique (Fig. 2).

B) Nourriture végétale.

D'une façon générale, les chênaies de la plaine de Saône sont pauvres en fruits et en baies consommables par les oiseaux, plus pauvres en tout cas que les forêts du Jura et des plateaux de Côte-d'Or, et que les paysages bocagers ouverts, les lisières, les boqueteaux de la région d'étude. Il n'est donc pas surprenant de constater que les oiseaux hivernants et de passage y sont relativement peu nombreux et de régime insectivore ou polyphage. Toutefois, pour une analyse plus approfondie, il faut considérer séparément la jeune et la vieille futaie, car ces stades offrent aux oiseaux des ressources alimentaires qualitativement *très différentes* :

1) *La vieille futaie* de 150 à 200 ans réalise un milieu extrêmement homogène, pratiquement dépourvu de strates herbacée et buissonnante, et dont la strate arborescente se réduit pratiquement à trois essences : Chêne, Charme et Hêtre, cette dernière étant beaucoup moins abondante que les deux premières. Ce peuplement ne produit donc pratiquement ni baies ni fruits à noyaux et c'est certainement ce qui explique que les Turdidés le désertent presque complètement dès la fin de la saison de reproduction (Fig. 2, 3 et 5) et le Gros-bec (Tabl. IV) de fin août à début janvier.

La production de la vieille futaie se limite donc aux glands et aux graines de Charme et par endroits aux faines ; tous ces fruits contribuent au maintien hivernal d'espèces polyphages : Mésanges, Pics mar et épeiche, Sittelle, Geai... (d'après les observations personnelles et les données classiques de Geroudet (1961 et 1963) et Turcek, 1961) et contribuent aussi à expliquer l'augmentation d'abondance du Geai et du Ramier en octobre (Fig. 2). Ils ne suffisent toutefois pas à maintenir un effectif hivernal important de Pinsons des arbres (il en est de même dans les chênaies de Grande-Bretagne : Yapp, 1962, p. 4), ni à attirer en nombre le Pinson du Nord, alors que ces deux espèces peuvent hiverner en grand nombre dans les hêtraies (observations personnelles en forêt de Châtillon-sur-Seine et Yapp, 1962). On peut encore souligner la faible représentation des *Carduelis,* qui recherchent des graines plus petites que celles que leur offre cette futaie.

En bref, les fruits produits par la vieille futaie peuvent être

abondants mais ils sont très peu variés et appartiennent à des types (glands et graines de Charme) peu prisés par les oiseaux, à l'exception du Geai et du Ramier. Ce facteur alimentaire semble suffire à expliquer que les Fringillidés soient très rares dans ce milieu pendant toute la saison internuptiale.

2) *La jeune futaie* représente un milieu relativement homogène quant à la physionomie de la végétation mais beaucoup plus varié que la vieille futaie en ce qui concerne la composition floristique du peuplement :

a) *La strate herbacée* comprend plusieurs espèces dont les graines sont prisées par les oiseaux et contribuent au maintien hivernal d'espèces sédentaires (Linotte, Chardonneret, Mésange boréale, Heim de Balsac, 1929), ou seulement hivernantes (Verdier, Tarin...). Son importance est particulièrement spectaculaire dans le cas de l'hivernage du Bruant des roseaux : cet oiseau ne se reproduit que très localement dans les parties les plus humides de la jeune futaie, mais il y apparaît massivement au milieu d'octobre. Son abondance culmine en novembre, où elle atteint des valeurs très importantes : le dénombrement à vue des bandes stationnant dans trois parcelles de jeune futaie permit d'y compter, le 25 novembre 1965, un total de 230 individus sur 43 hectares ! L'abondance baisse en décembre, pour devenir très faible dès janvier (Fig. 3). Pendant toute cette période, les Bruants des roseaux sont strictement localisés aux touffes de Molinie *(Molinia caerulea)* qui couvrent la plupart des talus et des clairières, et l'observation permet facilement d'affirmer que les graines de cette grande Graminée constituent alors la quasi-totalité de leur régime. L'examen des épis montre qu'en décembre les graines s'en détachent très facilement et qu'en janvier elles ont disparu, soit tombées à terre soit mangées par les Bruants. L'hivernage du Bruant des roseaux dans les chênaies à Molinie est signalé par Géroudet (1957) ; le cas décrit ci-dessus montre bien à quel point l'exploitation d'une ressource déterminée et temporaire peut donner lieu à un transfert massif de population s'effectuant à des dates correspondant exactement à celles de la disponibilité de la nourriture. On peut remarquer que le Bruant jaune qui habite la jeune futaie y suit un cycle inverse de celui du Bruant des roseaux, de sorte que les deux espèces se remplacent mutuellement pour exploiter ce milieu au long de l'année.

b) *La strate buissonnante* est, par comparaison à la vieille futaie, relativement variée : aux Chênes et aux Charmes qui constitueront la futaie mûre s'ajoutent ici, malgré les élagages, des essences « de lisière » dont les principales sont les Saules, les Bouleaux et plusieurs arbustes producteurs de baies : Viorne obier *(Viburnum opulus)*, Bourdaine *(Rhamnus frangula)*, Chèvrefeuille des bois *(Lonicera periclymenum)*... Toutefois, la production de baies de ces arbustes reste faible tandis que celle des Ronces

(Rubus fruticosus) représente, en août et septembre, une ressource alimentaire considérable. Les observations faites au cours des comptages permettent d'affirmer que l'augmentation d'abondance du Merle en août correspond à l'exploitation de cette nourriture temporairement surabondante (Fig. 5). Encore que l'observation directe n'ait pas permis de le prouver, on peut penser que ces baies contribuent également à assurer, avec celle des arbustes cités ci-dessus, la survie automnale des Sylviidés et du Rouge-gorge dans ce milieu, car toutes ces essences sont bien connues pour être particulièrement prisées de ces espèces (Turcek, 1961). De même, l'abondance des Bouleaux, qui fructifient très jeunes, contribue à fixer, en hiver, les bandes de Tarins.

D'une façon générale, la jeune futaie offre donc aux oiseaux baccivores et granivores une nourriture à la fois plus variée et plus appréciée des espèces de petite taille que celle des vieux peuplements, ce qui explique que les Fringillidés y soient toute l'année représentés par de nombreuses espèces et des effectifs importants.

C) Nourriture animale.

En raison des difficultés pratiques de son étude, la nourriture animale n'a fait l'objet d'investigations quantitatives *que dans la jeune futaie de 5 à 6 ans,* milieu bas donc relativement accessible, où les pièges peuvent être placés effectivement là où chassent la plupart des oiseaux présents.

1) *Méthode d'étude.*

Une seule technique de dénombrement des Arthropodes fut utilisée : *le piégeage par plateaux colorés,* mis au point par Roth (Chauvin et Roth, 1966 ; Le Berre et Roth, 1969 ; Roth, 1963 et 1966 ; Roth et Couturier, 1966) et employé depuis par divers auteurs, et notamment dans une chênaie de Belgique par l'équipe des entomologistes de Gembloux (Gaspar *et al.,* 1968) et en France par les chercheurs de l'I.N.R.A. Pour pouvoir comparer les résultats obtenus dans la chênaie étudiée à ceux donnés par Blondel (1969 a) pour la garrigue provençale, la technique de piégeage fut employée de façon parfaitement synchronisée dans ces deux milieux. Rappelons simplement qu'elle consiste à disposer, sur des supports fixes, des plateaux colorés (ici, des assiettes en plastique jaune) emplis d'eau additionnée d'un mouillant du type « teepol » : les insectes et les Araignées, attirés par la couleur, se posent sur l'eau et s'y noient.

15 plateaux colorés, répartis, sur les conseils de Roth, en trois lots de 5 représentant chacun une unité de capture, étaient placés sur les supports disposés au sein même de la végétation en trois endroits différents : 1) dans un bouquet de Bouleaux ; 2) dans un bouquet de Charmes et Chênes ; 3) dans une clairière herbeuse.

Placés par conditions météorologiques favorables (c'est-à-dire en excluant les jours de vent, de pluie, et, en hiver, de gelée) les pièges étaient relevés le lendemain à la même heure. Chaque séance de piégeage procure ainsi trois unités de capture représentant chacune le total des Arthropodes capturés par 5 assiettes en 24 heures. Seules les unités 1) et 2), placées au milieu des massifs buissonnants, seront considérées ici, car elles semblent plus représentatives du milieu où évoluent les oiseaux que le lot 3), qui sera étudié ultérieurement.

36 séances de piégeages furent effectuées en tout, réparties aussi régulièrement que possible du 28 février 1966 au 12 février 1968, de façon à couvrir deux cycles annuels successifs. Bien que les conditions météorologiques aient considérablement gêné les piégeages hivernaux et ralenti leur rythme, tous les mois de l'année donnèrent lieu au moins à une séance de capture.

Etant donné que pour cette étude de l'avifaune, seuls sont à retenir les grands traits du cycle des insectes, le résultat total des 36 séances de captures ne sera pas analysé en détail ici mais au contraire présenté de façon aussi schématique que possible, notamment en regroupant les piégeages effectués à des dates voisines pour n'en retenir qu'une valeur moyenne. Ce découpage du cycle annuel ne fut pas effectué de façon arbitraire, mais au contraire de manière à rendre compte aussi fidèlement que possible des « saisons entomologiques ». Ainsi, les 6 piégeages effectués du 16 novembre au 15 février sont regroupés car leurs résultats sont remarquablement voisins et contrastent, par leur faible abondance, avec ceux obtenus début novembre ou fin février : notre découpage donne donc une idée approximative des limites de l'hiver entomologique. De même, les piégeages furent effectués à une cadence accélérée de février à juin, pour mieux suivre le rythme de l'évolution de l'abondance des insectes, qui est très rapide à cette saison et plus lente pendant le reste de l'année. Le découpage finalement adopté comprend 9 périodes dont les limites figurent au tableau VI.

Les 6 000 Arthropodes capturés au cours des 36 séances (par les 10 assiettes des lots 1 et 2) furent déterminés au niveau de la famille, parfois de la super-famille et plus rarement jusqu'au genre ou à l'espèce. Le tableau VI ne reproduit pas ce détail de la distribution systématique des captures, mais s'arrête aux principaux ordres.

Les deux années successives de piégeages, donnant des résultats voisins, ne seront pas analysées isolément ici. Il reste toutefois certain que les insectes forestiers peuvent subir d'une année à l'autre des variations d'abondance importantes (pour les chênaies, cf. Carlise *et al.*, 1966 ; Gaspar *et al.*, 1968 ; Lotz et Moeller, 1967), dont il serait intéressant d'étudier les répercussions éventuelles sur l'avifaune entomophage.

2) *Limites de la méthode.*

La technique de piégeage des assiettes jaunes fut choisie parce qu'elle présente deux avantages importants : 1°) une grande simplicité d'emploi ; 2°) une attractivité s'exerçant sur une vaste gamme d'espèces d'Arthropodes (« La méthode convient très bien pour apprécier de manière suffisamment suggestive l'intensité et la diversité des faunes d'un site particulier », Krizelj, 1969).

Elle n'en présente pas moins des inconvénients, dont le principal est son caractère sélectif. La quantité d'insectes ainsi mesurée ne représente qu'une « population relative » (Bovey et Baltensweiler, 1963) : l'abondance des captures s'exprime par rapport à la technique de piégeage employée. D'une façon générale, ces pièges sont incapables de rendre compte de l'abondance de certaines catégories d'Arthropodes dont les principales sont : 1°) la faune du sol ; 2°) les chenilles, fausses chenilles (larves de Tenthrèdes) et autres larves incapables de quitter leur support végétal ; 3°) parmi les insectes « mobiles », tous ceux qui restent insensibles au pouvoir attractif des pièges.

Il est toutefois possible de réduire partiellement l'effet de ces inconvénients : 1°) en déterminant, par une méthode indirecte *(cf. infra),* la variation annuelle de l'abondance des chenilles et 2°) en tenant compte, au niveau de l'interprétation, des caractéristiques du régime des oiseaux. Il est ainsi possible de distinguer, parmi les Passereaux insectivores, les espèces qui mangent au sol de celles qui se nourrissent dans la végétation : les premières ne représentent d'ailleurs qu'une minorité des oiseaux habitant la jeune futaie étudiée.

Par contre, il est impossible de savoir quelle part de la nourriture *effectivement* disponible pour les oiseaux représente la quantité d'Arthropodes capturée par les pièges. En effet, d'une part l'importance relative des insectes non attirés par les assiettes reste inconnue, et d'autre part leur degré d'attractivité diffère d'une espèce à l'autre, en fonction des caractéristiques du comportement. De ce fait, la représentation quantitative des divers ordres par rapport au total des captures ne correspond pas au rapport numérique réel des effectifs présents dans le milieu : par exemple, les Hémiptères et les Coléoptères sont probablement sous-représentés dans le résultat global des piégeages. Le tableau VI doit donc surtout se lire horizontalement, et il importe d'apporter plus d'attention à la variation annuelle d'abondance de chaque groupe systématique qu'à celle du nombre total d'Arthropodes.

3) *Résultats.*

a) *Nombre d'Arthropodes capturés.* Le tableau VI et la figure 7 montrent que l'*abondance totale des captures* varie considéra-

blement au long de l'année. Les caractères majeurs de son évolution sont :

— absence presque totale de captures en hiver. Cette absence est d'autant plus significative que les piégeages hivernaux n'ont pu être effectués que les jours sans gel, donc en choisissant les périodes les moins rigoureuses (malgré cette précaution, il fut impossible d'éviter totalement le gel nocturne, qui sévit de façon habituelle jusqu'en mars : Fig. 7) ;

— augmentation continue de fin février à fin juin, où le maximum absolu est atteint ;

— effondrement brutal des effectifs en juillet ;

— relative stabilité de juillet à novembre, puis chute brutale au cours de ce mois.

Le tableau VI montre que les divers groupes systématiques subissent des variations d'abondance marquées, qui restent, dans

TABLEAU VI

Variation annuelle du nombre d'Arthropodes capturés dans la jeune futaie. N désigne le nombre total de séances de piégeage effectuées à chaque période de l'année. L'abondance de chaque groupe est exprimée en nombres moyens d'individus capturés par 5 plateaux en 24 heures.

	16 XI à 15 II	16 II à 15 III	16 III à 15 IV	16 IV à 15 V	16 V à 15 VI	16 VI à 15 VII	16 VII à 15 VIII	16 VIII à 30 IX	1 X à 15 XI
N	6	4	5	5	5	4	2	2	3
Diptères	2,3	20,7	70,5	56,5	105,1	141,9	49,7	35,7	26,2
Hyménoptères .		0,8	1,1	21,5	10,7	8,2	9,5	4,5	10,8
Hémiptères ...	0,4	1,5	1,2	2,9	5,0	9,0	2,5	3,2	4,5
Coléoptères ...	0,2	0,1	0,6	6,8	11,5	4,5	0,7	1,3	0,8
Lépidoptères ..				6,9	2,0	7,1	0,7	1,0	
Araignées	0,3	0,7	0,3	3,7	4,2	3,2	2,5	2,8	1,3
Divers : Panorpes, Psoques, Collemboles .	2,0	2,5	2,9	6,7	9,5	6,9	5,8	5,0	8,8
TOTAL	5,1	26,3	76,6	105,0	147,0	180,8	71,5	53,5	52,5

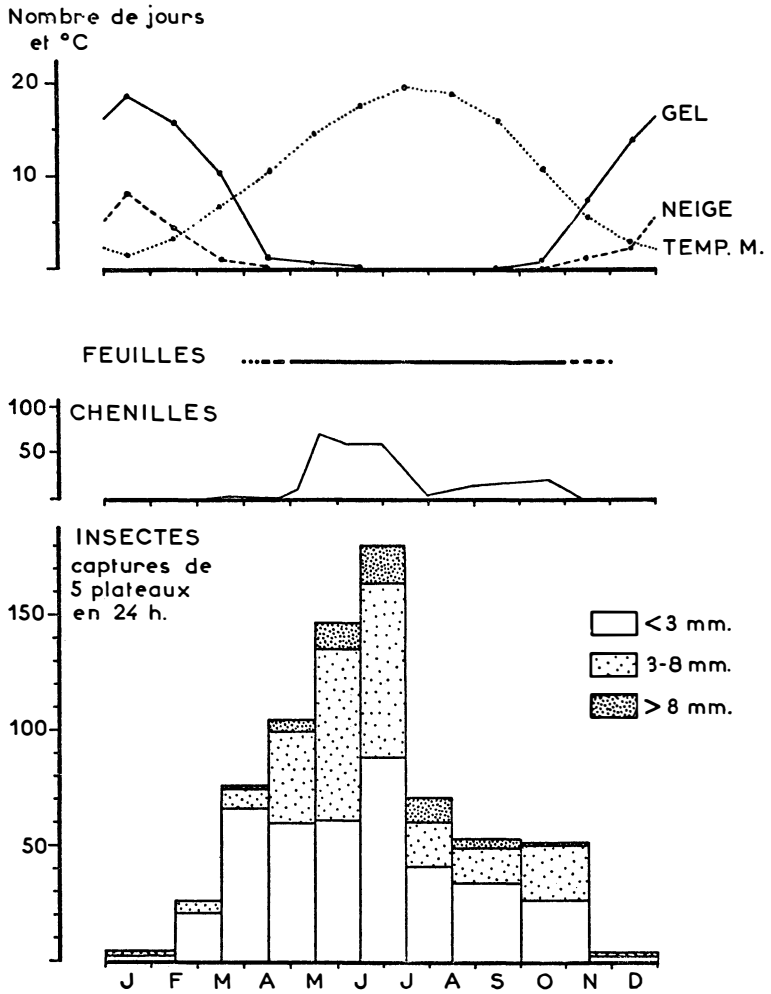

Fig. 7.

1) Conditions météorologiques de la région étudiée : température moyenne mensuelle et nombres mensuels de jours de gelée et d'enneigement du sol.
2) Apparition et chute des feuilles dans la jeune Futaie.
3) Abondance des chenilles dans la jeune Futaie, en nombre de crottes récoltées par 15 plateaux en 24 heures.
4) Abondance des Arthropodes : nombres moyens saisonniers d'insectes et d'Araignées capturés par 5 plateaux en 24 heures pendant deux cycles annuels (1966 et 1967).

l'ensemble *parallèles à celle de l'abondance totale des captures.* La forme de la courbe globale obtenue (Fig. 7) n'est donc pas due seulement à l'influence prépondérante d'un groupe quelconque,

mais représente une tendance générale de la plupart des Arthropodes concernés.

b) *Taille des Arthropodes capturés.* La taille des individus capturés, évaluée sommairement en 3 catégories de taille (Fig. 7), évolue au cours de l'année :

— les petits insectes (longueur du corps inférieure à 3 mm) constituent la quasi-totalité des captures du début du printemps ;

— les insectes de taille moyenne ne sont abondants qu'à partir du milieu d'avril, mais le restent jusqu'à l'hiver ;

— les gros insectes (supérieurs à 8 mm) sont rares, et capturés sortout de mai à août.

Les Diptères sont en partie responsables de cette évolution de la taille : en début de saison ils sont surtout représentés par de très petits Nématocères (Chironomides surtout), tandis qu'en mai apparaissent des Nématocères un peu plus gros (Sciarides, Mycétophilides) et en juin des effectifs considérables de Brachycères qui se rangent pour beaucoup dans la seconde classe de taille (Anthomyides, Empidides, Dolichopodides).

c) *Abondance des chenilles.* Etant donné la grande importance des chenilles pour beaucoup de Passereaux, j'ai essayé de connaître approximativement les variations annuelles de leur abondance par la méthode classique de la récolte des crottes. A chaque séance de piégeage, j'ai donc compté de nombre total de crottes tombées du feuillage dans les 15 assiettes. Les renseignements ainsi obtenus restent imprécis, en raison notamment de la faible surface de récolte utilisée (les auteurs ayant employé cette technique emploient des récipients plus grands : cf. Southwood, 1966 ; Tinbergen, 1960 ; l'emploi de 15 assiettes présente par contre l'avantage de disposer d'une surface de récolte bien disséminée dans le milieu). Toutefois, la variation annuelle du nombre de crottes récoltées fut si forte qu'elle mérite d'être prise en considération (Fig. 7), en soulignant que les chiffres obtenus ne représentent rien de plus que des ordres de grandeur. On peut en retenir que les chenilles apparaissent dans le feuillage au début de mai, dès que les feuilles sont poussées, et que leur abondance diminue considérablement en juillet : leurs effectifs subissent donc une évolution annuelle voisine de celle des captures d'insectes mobiles par les mêmes plateaux colorés. Ces résultats sont d'autant plus crédibles qu'ils confirment ce que des recherches plus précises ont mis en évidence dans les milieux de type voisin : « en Belgique, dans le Nord de la France, en Allemagne, Hollande, Angleterre, les invasions de chenilles dans les forêts feuillues mélangées se situent surtout au printemps du 10 mai au 15 juin » (Verstraeten, *in litt.* ; *cf,* aussi *Varley,* 1967 et *infra*). Notons que dans la garrigue étudiée par Blondel (1969 a) l'abondance maximale des chenilles se situe également au printemps, mais débute

plus tôt, vers le 15 avril — en accord avec la phénologie générale de ce milieu plus précoce.

4) *Interprétation.*

Pour obtenir quelques précisions sur le régime des oiseaux dans la futaie étudiée, j'ai effectué quelques dizaines d'analyses stomacales chez les espèces franchement insectivores : elles confir-

TABLEAU VII

Analyses stomacales de six oiseaux capturés dans la jeune futaie.

	Pouillot véloce ad. 15 mars	Pouillot véloce ad. 26 juin	Pouillot fitis ad. 9 avril	Pouillot fitis pull. de 2 jours, 24 mai	Locustelle tachetée, pull. 3 jours, 4 juin	Fauvette grisette pull. 9 jours, 24 mai
Araignées	1			9	12	1
Thrips						2
Hémiptères :						
— Homoptères (Cicadelles surtout)			4		7	1
— Pentatomide						1
Coléoptères (adultes)		2				3
Lépidoptères :						
— chrysalide				1		
— chenilles				5		1
Diptères :						
— Brachycères	5	2		3		2
— Nématocères			2			
Hyménoptères :						
— larve de Tenthrède ...		1				
— ad. Proctotrypides, Ichneumonides Chalcidiens	18	4				2
— Fourmi					1	
Insectes non déterminés :						
— adultes			1	1		
— nymphe			1			

ment qu'en fait le régime des espèces est extrêmement varié, et que tous les groupes d'insectes (à l'exception des Collemboles : mais peut-on espérer les discerner dans le contenu de l'estomac ?), ainsi que les araignées (prises en grande quantité) sont pour les oiseaux des proies potentielles. Ces analyses, dont le tableau VII reproduit les plus significatives, ne permettent pas de différencier les régimes des différentes espèces : ce point exigera des études ultérieures, à conduire par un ensemble de techniques complémentaires.

Ces considérations montrent combien il est difficile de mettre en évidence les rapports existant entre l'entomofaune capturée par les pièges et celle capturée par les oiseaux. Encore que la courbe d'abondance obtenue par piégeage (Fig. 7) soit voisine de celle trouvée pour les oiseaux (Fig. 1), la comparaison immédiate de ces deux courbes globales n'a guère de signification car : 1°) la courbe d'abondance des oiseaux fournie par les itinéraires-échantillons ne tient pas compte des poussins au nid, et guère plus des jeunes venant de s'émanciper ; elle est de plus biaisée par la variation saisonnière du comportement des oiseaux ; 2°) les insectes capturés ne représentent qu'une part du régime des oiseaux : certaines espèces consomment des baies et des graines, d'autres mangent des Arthropodes que les pièges ne capturent pas (faune du sol...). Dans ces conditions, nous nous limiterons ci-dessous à souligner les rapports qu'il y a entre le cycle de l'entomofaune et celui des *espèces typiquement insectivores* nichant dans le milieu étudié et prenant leur nourriture dans les herbes et les buissons : Sylviidés, petits Turdidés, Pie-grièche écorcheur, *Lanius collurio*. Encore faut-il ajouter que la plupart de ces espèces passent, dès le mois d'août, à un régime plus ou moins complètement baccivore. Dans ces conditions, les conclusions de ce chapitre ne seront pas fondées sur les variations de l'abondance observée de ces espèces, mais sur des critères plus sûrs : les dates auxquelles elles s'établissent dans la jeune futaie étudiée et celles auxquelles elles y élèvent leurs jeunes.

D'autre part, les données fournies par les assiettes jaunes doivent, elles aussi, s'interpréter de façon prudente et nuancée *(cf. supra)*. Compte tenu des observations annexes effectuées sur le terrain, cette interprétation est la suivante :

1°) *En hiver,* le creux très marqué de la courbe des captures doit effectivement s'interpréter comme une disparition quasi totale des insectes accessibles aux oiseaux. En effet, l'observation permet aisément de confirmer à cette saison les données du piégeage : les insectes mobiles sont réduits à quelques espèces très pauvres en individus (surtout Collemboles, Nématocères et Homoptères, qui se prennent d'ailleurs dans les pièges). D'autre part, les autres sources de nourriture animale sont à cette époque très peu nombreuses dans cette jeune futaie : *cf. infra.*

2°) *Du printemps à l'automne,* aucun critère ne permet de contrôler la signification des piégeages. Les conclusions exposées ci-dessous pour cette période de l'année (paragraphes b) et c)) ne sont donc valables que si l'évolution saisonnière des captures est identique à celle du total des insectes effectivement *disponibles pour les oiseaux* : cette hypothèse est appuyée par le fait que les pièges utilisés capturent une très vaste gamme d'espèces d'Arthropodes, mais seules des études beaucoup plus complètes permettraient d'en vérifier l'exactitude.

a) *Présence hivernale des oiseaux Insectivores.* La quasi-totalité des Insectivores (Sylviidés, petits Turdidés...) nichant dans la jeune futaie désertent complètement ce milieu pendant une période hivernale qui s'étend au moins de la mi-novembre à la mi-février. Leur absence coïncide par contre avec la présence de quelques espèces, partiellement (Mésanges bleue et charbonnière) ou totalement (Roitelet huppé), insectivores qui viennent hiverner dans ces peuplements buissonnants. Globalement, l'abondance des oiseaux insectivores reste très faible en hiver dans ce milieu (Fig. 1) : cette situation coïncide étroitement avec celle de la nourriture animale disponible. En effet, pendant la période hivernale :

1°) les insectes mobiles sont quasiment absents et le sol est le plus souvent gelé et sa faune inaccessible aux oiseaux. Ces deux facteurs expliquent parfaitement le départ des insectivores autochtones, qui se nourrissent justement de ces Arthropodes mobiles pris dans la végétation (Sylviidés) ou sur le sol (petits Turdidés) ;

2°) les seuls Arthropodes encore accessibles sont les Araignées qui subsistent plus ou moins cachées dans la végétation et les formes d'hivernage des insectes : œufs, nymphes, larves ou adultes en hibernation. Cette ressource n'est accessible qu'à un nombre réduit d'espèces : celles qui, comme les Mésanges et le Roitelet huppé, sont capables de l'atteindre dans les bourgeons, sur l'écorce et les branches. Il n'est donc pas surprenant de constater que ces espèces sont les seuls insectivores hivernant dans ce milieu. Mais d'autre part, *l'abondance de ces oiseaux reste faible* : cette pauvreté des insectivores doit s'interpréter comme la conséquence de celle de leur nourriture. La futaie de 5 à 6 ans n'offre en effet que bien peu de sites d'hibernation aux Arthropodes : les écorces y sont lisses, le bois mort presque absent, les Chênes n'y fructifient pas encore. La microfaune accessible aux oiseaux hivernant dans ces peuplements buissonnants se limite donc surtout aux formes immobiles situées sur les branchettes et dans les bourgeons, auxquelles s'ajoutent celles contenues dans les galles (Cécidomies, d'accès souvent difficile, et *Cynips* peu abondants) et quelques rares Araignées et insectes mobiles : cette ressource est nécessairement réduite dans des peuplements aussi jeunes. Il n'en

est pas de même dans les peuplements plus âgés de la même futaie, dont le matériel ligneux abondant, les écorces et les fruits (glands surtout) offrent beaucoup plus d'abris pour l'hibernation des insectes et où les oiseaux insectivores hivernent beaucoup plus nombreux.

b) *Dates d'arrivée des oiseaux migrateurs insectivores.* L'exil hivernal des insectivores nichant dans la jeune futaie a une durée variable selon les espèces. En ce qui concerne les dates d'arrivée, plus faciles à déterminer que les dates de départ, on constate que :

— les espèces qui s'installent dans le milieu aux dates les plus précoces (fin février lorsque la température est clémente, un peu plus tard quand l'hiver est plus froid que la moyenne) sont des espèces de petite taille : Traquet pâtre et Pouillot véloce. Leur arrivée coïncide avec l'éclosion brusque des petits Diptères (Chironomides surtout) dont les larves ont probablement poursuivi leur développement surtout dans le sol et les collections d'eau (particulièrement nombreuses dans ce milieu). La preuve formelle que ces oiseaux se nourrissent effectivement de ces Diptères n'a pu être apportée, mais les caractères de leur vol de chasse indiquent qu'ils sont parfaitement capables de capturer ces insectes qui évoluent le plus souvent dans les endroits dégagés ;

— les autres espèces d'insectivores s'installent dans la forêt plus tard, leurs arrivées se situant en année moyenne :
— aux alentours du 1er avril : Pouillot fitis, Fauvette à tête noire ;
— dans les premiers jours d'avril : Locustelle tachetée ;
— au milieu d'avril : Fauvette grisette, Rossignol ;
— fin avril : Fauvette des jardins ;
— début mai : Pie-grièche écorcheur.

Ces dates correspondent aux observations effectuées au cœur même de la forêt étudiée et ne diffèrent d'ailleurs guère de celles données par Géroudet (1957 et 1963) pour nos pays et par Bournaud et Ariagno (1969) pour la Dombes. L'arrivée de la plupart des espèces s'effectue donc en avril, au moment où la faune des Arthropodes devient très variée (Tabl. VI) et où apparaissent en nombre les insectes de taille importante (Fig. 7). La figure 8 montre qu'il existe une certaine corrélation entre la taille des espèces et leur date d'arrivée, les plus grandes tendant à arriver plus tard que les plus petites : s'il était confirmé que la taille des proies varie dans le même sens que celle des espèces qui les consomment, la corrélation constatée pourrait s'interpréter comme la conséquence de l'apparition des insectes, qui se fait d'autant plus tard qu'ils sont plus gros. Encore que cette interprétation soit simplifiée, et que bien d'autres facteurs agissent sur les époques de migrations (cf. notamment Lebreton, 1968), il semble qu'elle puisse être valable au moins pour plusieurs des espèces concernées : cela expliquerait que les Pouillots arrivent plus tôt que les

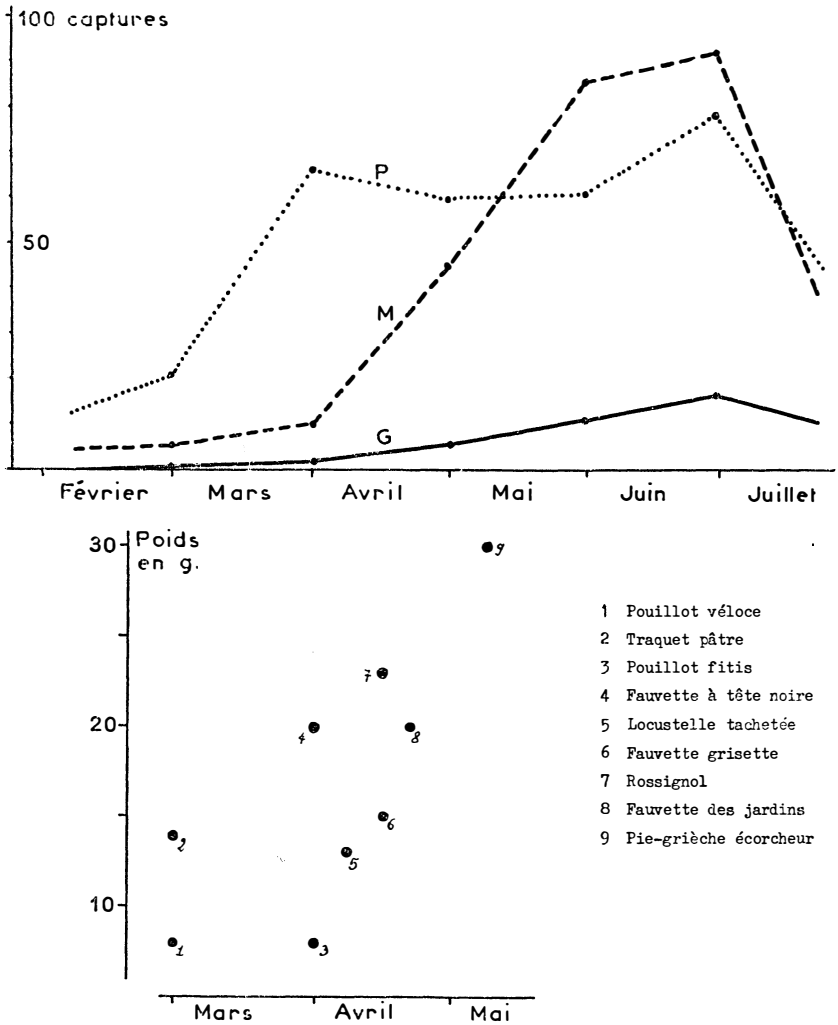

Fig. 8. — Relation entre la taille et la phénologie dans la Futaie de 5 à 6 ans.
En haut : les *insectes* de petite taille (P, < 3 mm) apparaissent les premiers, dès février, ceux de taille moyenne (M, 3 à 8 mm) plus tard, et les plus gros (G, > 8 mm) ne sont abondants qu'à la fin du printemps. Les effectifs sont évalués d'après le nombre de captures de 5 plateaux en 24 h (cf. fig. 7).
En bas : dates d'installation des *Passereaux* insectivores migrateurs qui habitent le même milieu. Les espèces arrivent d'autant plus tard dans la saison qu'elles sont plus grosses.

Fauvettes avec lesquelles ils cohabitent, ou que la Pie-grièche écorcheur arrive très tard, exactement à l'époque ou les plus grands insectes (supérieurs à 8 mm : Fig. 7) font leur apparition dans ce milieu. Cette action de la nourriture sur les dates d'arrivée

aurait donc ici des effets contraires à ceux de la température, puisque Lebreton (1968) a mis en évidence dans de nombreux groupes d'oiseaux une tendance générale des espèces apparentées à arriver par ordre de tailles décroissantes, lors du retour printanier : ces conclusions ne sont contradictoires qu'en apparence, car il est certain que, chez les oiseaux, les effets de l'abondance de la nourriture sont parfaitement capables de compenser ceux du froid.

c) *Reproduction des oiseaux dans la jeune futaie.* La reproduction des espèces insectivores s'effectue à des dates telles que les jeunes de la première ponte éclosent du début de mai, pour les plus précoces (Pouillot véloce), à la mi-juin, pour les plus tardives (Pie-grièche écorcheur). Compte tenu des pontes de remplacement et des secondes pontes, il y a donc des jeunes aux nids surtout en mai et juin et, en nombre probablement bien plus faible, en juillet. Il y a donc une exacte coïncidence entre l'époque du nourrissage des jeunes et la présence des insectes les plus nombreux et les plus gros, tant en ce qui concerne les insectes mobiles que les Chenilles.

Il faut souligner que la fin de la saison de reproduction de toutes les espèces correspond à la chute brutale des effectifs d'Arthropodes, courant juillet. Si cette baisse d'abondance se retrouvait à la même époque dans d'autres milieux, on pourrait supposer qu'elle est le facteur déterminant (à long terme, probablement) l'*arrêt du cycle reproducteur* des petits Passereaux insectivores. Peu d'études quantitatives décrivent le cycle d'abondance des insectes dans d'autres milieux, mais il est intéressant de souligner que Trehen (1970) et Krizelj (1968) ont constaté aussi une chute d'effectifs très marquée en juillet dans les populations de Diptères qu'ils ont étudiées. Il faudrait rechercher les causes de cette « chute de juillet » : dans le cas étudié ici elle ne semble pas découler directement du rythme de la pousse des feuilles, car le Chêne et le Charme, et aussi le Hêtre et la Bourdaine, sont connus (Bugnon et Bessis, 1968 ; Lavarenne-Allary, 1965) pour effectuer leur croissance jusqu'à la fin de l'été (avec, il est vrai, des périodes d'accélération plus ou moins marquées selon les essences). J'ai constaté que les Bouleaux de la jeune futaie font de même, mais je n'ai pas de renseignements sur les autres essences, et notamment sur la strate herbacée.

En fait, la qualité du feuillage intervient certainement aussi dans le choix des consommateurs : des travaux récents ont ainsi montré que les feuilles du Chêne ne sont consommées par les Chenilles qu'en mai et juin, avant qu'elles ne se chargent en tanins (Feeny, 1968 ; Varley, 1967 et 1970). De plus, tous les Arthropodes capturés sont loin de dépendre, comme les Chenilles et les Homoptères, du feuillage des plantes : les Araignées, la plupart des Hyménoptères capturés, sont des consommateurs secondaires (les seconds

étant très inféodés aux Chenilles ; cf. Wolf, Gaspar et Verstraeten, 1968), tandis que les Diptères ont des régimes variés et dépendent beaucoup du sol pour leur développement. L'humidité du sol, qui est grande dans les forêts étudiées, retentit certainement beaucoup sur la composition et l'abondance des effectifs des Diptères : on pourrait lui attribuer la responsabilité de la grande abondance des Dolichopodides (Trehen, comm. or.), des Chironomides (cf. *supra*), de beaucoup d'Empides... La connaissance des variations de l'état hydrique du sol pourrait vraisemblablement apporter beaucoup à celle des variations d'effectif de ces insectes au long de l'année (cf. Trehen, 1970).

Cette question mériterait donc d'être reprise plus à fond, notamment pour essayer de savoir si les oiseaux sont sensibles à une diminution de l'ensemble de la population d'Arthropodes, ou bien plus particulièrement à celle de certaines catégories (Chenilles, Diptères...).

5°) *CONCLUSIONS*

Cette étude phénologique montre que l'abondance des oiseaux décrit, dans les deux paysages végétaux étudiés, une évolution de même type, caractérisée par un minimum hivernal et deux maximums correspondant l'un à la saison de reproduction et l'autre au mouvement migratoire d'octobre. Mis à part ce passage d'automne, qui correspond à un mouvement très général de populations, cette évolution de l'avifaune suit celle de la rigueur du climat. En particulier, l'hiver ornithologique correspond à la période des gelées. Le fait que Blondel trouve, dans la garrigue méditerranéenne à la même saison mais en l'absence de gel, une abondance maximale de Passereaux (appartenant en partie aux espèces qui sont ici des estivantes nicheuses), lui a permis de conclure (1969, a, p. 179) que le gel est pour beaucoup de ces oiseaux un facteur limitant de première importance (cf. aussi Yeatman, 1969).

L'étude de la nourriture disponible dans les peuplements purement buissonnants de la jeune futaie montre que l'exil hivernal de la quasi-totalité des insectivores nichant dans ce milieu correspond à la disparition de leur nourriture ; pendant les trois mois de « l'hiver » les Arthropodes accessibles aux oiseaux sont extrêmement peu nombreux car :

1) les insectes mobiles sont presque absents ;

2) la faune du sol est essentiellement inaccessible aux oiseaux, en raison surtout du gel ;

3) les formes d'hivernage des insectes (œufs, larves, nymphes et adultes en hibernation) sont très peu nombreuses dans ce type de peuplement, dont les rameaux sont trop jeunes pour fournir des cachettes propices à cette partie de l'entomofaune.

Pendant la même période les oiseaux conservent dans ce milieu une abondance faible mais non négligeable, due essentiellement à un apport d'espèces qui ne s'y reproduisent pas :

1) des Granivores, tels le Bruant des roseaux, particulièrement abondant dans les zones à Molinie, le Tarin et, en faible abondance, les deux Pinsons ;

2) des Polyphages (Mésanges bleue et charbonnière) et quelques purs insectivores (surtout Roitelet huppé). La présence de ceux-ci s'explique en considérant que leur mode de déplacement et d'exploration des branches leur permet de subsister en exploitant les Araignées (il en reste tout l'hiver) et les *formes d'hivernage des insectes* cités ci-dessus. Si ces espèces quittent ce milieu au printemps, c'est surtout parce que la végétation ne leur offre pas de sites de nid, comme l'expérience de pose de nichoirs l'a montré pour la Mésange charbonnière et comme Palmgren (1932) l'a établi pour le Roitelet huppé.

Le fait que toutes ces espèces trouvent dans la jeune futaie leur abondance maximale en hiver bien qu'elles soient de petite taille — donc plus sensibles au froid que bien des estivantes nicheuses — semble bien indiquer que la température n'agit guère directement sur les oiseaux, mais plutôt par l'intermédiaire de la nourriture : le froid ne chasse pas les espèces capables d'exploiter les formes d'hivernage des Arthropodes et/ou la nourriture végétale, mais seulement celles qui consomment essentiellement les formes agiles des insectes. Ces espèces sont incapables de supporter les conditions hivernales de nos régions car c'est au moment où leurs besoins énergétiques sont accrus par le froid que leur nourriture se raréfie et que la longueur des jours atteint son minimum, réduisant d'autant le temps dont elles disposent pour rechercher leurs proies (cf. Gibb, 1960).

D'autre part, il apparaît que les dates de la période de reproduction sont telles que les jeunes soient élevés à la période où la nourriture animale est la plus abondante, compte tenu non seulement du *nombre* mais aussi de la *taille* des Arthropodes proies. Les piégeages d'insectes effectués semblent indiquer que cette « règle », mise en évidence chez bien d'autres espèces d'oiseaux (cf. Blondel, 1969 a, p. 176 ; Lack, 1954 et 1966), serait valable pour expliquer non seulement le démarrage mais encore l'arrêt en juillet du cycle reproducteur. La chute brutale des effectifs d'Arthropodes constatée dans ces chênaies en juillet mérite d'être soulignée, car elle semble infirmer l'opinion parfois émise selon laquelle la faune arthropodienne conserverait la même abondance pendant toute la belle saison. Cette chute (trouvée récemment dans d'autres milieux tempérés : Krizelj, 1968, Trehen, 1970) coïncidant avec la fin de la période de reproduction de la plupart des insectivores, on peut supposer qu'elle en serait, à plus ou moins long terme, la cause.

D'une façon générale, les données fragmentaires obtenues sur la nourriture des oiseaux insectivores laissent penser qu'une connaissance plus complète de leurs régimes permettrait de préciser bien des aspects de leur phénologie, à condition d'étudier les Arthropodes sur le canton même de l'oiseau, comme le proposait Palmgren en 1932 pour d'autres espèces. Il faudrait d'une part considérer le régime des jeunes séparément de celui des adultes et d'autre part intégrer dans la quantité de nourriture non seulement le nombre d'insectes disponibles mais encore leur taille. Il est par exemple possible que les insectes qui abondent dans les forêts feuillues tempérées dès le début du printemps soient suffisamment nombreux pour assurer le maintien des insectivores migrateurs précoces, mais trop petits pour leur permettre de pondre (Perrins, 1970) ou d'élever une nichée, eu égard à la dépense de temps et d'énergie que représente leur capture.

Ces constatations tirées de l'étude d'un milieu purement buissonnant ne s'appliquent que très partiellement au milieu arborescent de la vieille futaie. Dans ces peuplements âgés, il persiste en effet en plein hiver certaines ressources alimentaires. Ce sont d'une part les fruits secs du Chêne, du Charme et, en moindre abondance, du Hêtre, et d'autre part les formes d'hivernage des insectes, qui semblent trouver dans l'écorce et le bois mort des vieux arbres beaucoup plus de sites propices que dans les trop jeunes peuplements. Beaucoup des espèces qui habitent cette forêt subclimacique sont suffisamment polyphages pour supporter l'hiver en exploitant ces deux types de ressources : les Mésanges du genre *Parus* montrent à cet égard d'importants changements de régime au fil des saisons, et les fruits secs des arbres constituent pour ces oiseaux (et pour d'autres comme la Sitelle, le Pic épeiche...) un élément de la survie hivernale. Ces adaptations semblent suffire à expliquer que l'avifaune de la vieille futaie soit essentiellement *sédentaire,* ce qui peut être considéré comme la conséquence d'une longue évolution commune de la forêt et de ses oiseaux.

Si l'on considère enfin le massif forestier dans son ensemble, il apparaît que les stades d'exploitation étudiés ici ne constituent pas des milieux indépendants. Plusieurs espèces se déplacent en effet de la jeune à la vieille futaie au fil des saisons : Merle (Fig. 5), Rouge-gorge (Fig. 6), Mésanges bleue et charbonnière... Ces glissements d'effectifs ne se font pas au hasard mais au contraire selon une détermination saisonnière qui semble, dans tous les cas, permettre l'exploitation des surplus alimentaires là où ils sont disponibles (cf. Bourlière, 1961). La diversité du peuplement végétal, qui provient des cycles d'exploitation forestière, doit donc être considérée comme un facteur permettant à une partie de l'avifaune de rester dans la forêt pendant la totalité ou une grande partie de l'année. Ces déplacements saisonniers limités

sont donc une des formes de l'exploitation par les oiseaux de l'*hétérogénéité* du milieu, de même que les véritables migrations leur permettent d'exploiter l'*hétérogénéité* que présente le milieu à l'échelle des continents. Il faut d'ailleurs souligner que ce n'est que gr à cet ensemble de petites et grandes migrations que les milieux purement buissonnants du type de la jeune futaie étudiés ici abritent des avifaunes abondantes : les espèces sédentaires ne représentent, dans de telles formations végétales artificielles, qu'une part infime de l'avifaune. Cette situation contraste avec celle qui règne dans les vieilles futaies subclimaciques, où l'avifaune est beaucoup plus stable.

RESUME

La phénologie des oiseaux fut étudiée dans deux types de peuplements végétaux distincts, qui représentent les stades extrêmes d'une succession forestière se développant dans les forêts du *Querceto-Carpinetum primuletosum* de Bourgogne exploitées en futaie régulière. Les oiseaux y furent dénombrés en toutes saisons par la méthode des itinéraires-échantillons.

1) L'avifaune de la vieille futaie subclimacique reste remarquablement *stable* au long de l'année :

— environ la moitié des oiseaux nicheurs sont sédentaires ;
— très peu d'oiseaux s'y arrêtent aux deux passages ;
— très peu viennent y hiverner.

2) L'avifaune de la jeune futaie buissonnante subit au contraire d'importantes permutations saisonnières :

— les espèces sédentaires sont extrêmement peu nombreuses ;
— beaucoup d'oiseaux (notamment des Turdidés et Fringillidés) fréquentent ce milieu aux deux passages, comme, d'une façon plus générale, les autres milieux ouverts ;
— l'hivernage d'espèces allochtones est relativement important : Bruant des roseaux, Tarin, Mésanges bleue et charbonnière...

3) Dans les deux milieux le minimum d'abondance est hivernal, janvier étant le mois le moins riche en oiseaux. Cette situation correspond à celle de la nourriture disponible : d'une part les piégeages montrent une absence quasi totale d'insectes mobiles (c'est-à-dire restant accessibles aux oiseaux) de fin novembre à début février, et d'autre part les baies, abondantes dans le milieu buissonnant en automne, disparaissent en hiver.

4) A la saison de reproduction, les deux milieux ont des avifaunes d'abondances sensiblement égales, mais en hiver celle de

la futaie âgée est notablement plus abondante que celle du milieu buissonnant jeune. Les oiseaux venant hiverner en jeune futaie sont en effet trop peu nombreux pour compenser le déficit provenant du départ des Sylviidés et autres insectivores qui constituent l'avifaune estivale de ce milieu. Cette différence peut s'expliquer par celle des ressources alimentaires, qui restent plus abondantes dans les peuplements âgés (formes d'hibernation de l'entomofaune et fruits secs) que dans les formations purement buissonnantes. Beaucoup d'espèces de la futaie subclimacique peuvent ainsi passer l'hiver sur place, faisant preuve d'une *polyphagie* accentuée qui peut être considérée comme la conséquence de leur évolution dans ce milieu.

5) La coexistence dans la même forêt de peuplements à des stades de croissance différents est un facteur favorable au maintien de plusieurs espèces, qui profitent de cette *hétérogénéité* en changeant de milieu au fil des saisons.

SUMMARY

A study was made of the phenology of the bird populations of two different and distinct vegetation types, which represent two extreme succession stages resulting from the shelterwood system of management of *Quercus pedunculata* forests in Burgundy. Bird populations were counted throughout the year along line transects.

The avifauna of old, sub-climax, shelterwood remains remarkably stable throughout the year. About half of the nesting birds are sedentary species, and there are few winter migrants or transients which pass through during the course of spring and autumn migrations.

On the other hand, the bird fauna of young, bush shelterwood is characterised by marked seasonal variations. There are very few sedentary, breeding forms and many species (particularly Thrushes and Finches) are recorded during the course of spring and autumn migrations, as they are generally in other open habitats. The young shelterwood also provides an important area for several winter visitors, such as Reed buntings, Siskins, Blue tits and Great tits.

In both habitats, birds numbers reach their lowest levels in winter, with January the month when the smallest populations are recorded. This corresponds with the availability of food. Traps show an almost total absence of flying insects (that is to say, insects available to birds) from the end of November to the beginning of February, whilst in winter there are none of the berries so abundant in the bushy habitats in autumn.

The two habitats support comparable numbers of birds during the breeding season, though in winter many more birds are found in the old shelterwood than in the younger succession stage. The winter visitors to the young shelterwood are too few to make up the numbers lost by the departure of the warblers and other insectivores, which constitute the summer populations. This difference is attributable to the availability of food, which remains higher in the older shelterwoods (hibernating insects, dry fruits) than in the younger succession stages. Many species remain in the older shelterwoods throughout the winter, showing a polyphagous feeding behaviour which can be considered to reflect their evolution in this type of habitat.

The existence of different plant communities, with different phenologies, in the same forest area helps many species which benefit from the different kinds of food resources provided by such an heterogenous habitat during the course of the year.

REMERCIEMENTS

Cette étude fut réalisée dans le cadre de travaux d'écologie des migrations entrepris sous la direction du Professeur F. Bourlière et du Docteur Ferry : je suis heureux de les remercier d'avoir guidé mon travail. Je remercie également Monsieur M. Roth, qui m'accueillit à Bondy pour m'initier aux techniques de piégeage des insectes, ainsi que Mademoiselle le Professeur Leroy et Messieurs les Professeurs Labeyrie et Noirot qui ont bien voulu critiquer mes manuscrits.

BIBLIOGRAPHIE

BLONDEL, J. (1969 a). — *Synécologie des Passereaux résidents et migrateurs dans le Midi méditerranéen français.* Centre régional de Documentation Pédagogique, Marseille.

BLONDEL, J. (1969 b). — Méthodes de dénombrement des populations d'oiseaux. In : Lamotte, M. et Bourlière, F. *Problèmes d'écologie : L'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres :* 97-151, Masson, Paris.

BOURLIÈRE, F. (1961). — Symposium sur les déplacements saisonniers des animaux (Introduction). *Revue Suisse de Zoologie,* 68 : 139-143.

BOURNAUD, M. et ARIAGNO, D. (1969). — Relevés quantitatifs de Passereaux dans la réserve de Villars-lès-Dombes (Ain). *La Terre et la Vie,* 1969 : 315-335.

BOVEY, P. et BALTENSWEILER, W. (1963). — Techniques d'échantillonnage dans l'étude de la dynamique des populations d'insectes forestiers phyllophages. *La Terre et la Vie,* 1963 : 357-366.

BUGNON, F. et BESSIS, R. (1968). — *Biologie de la vigne. Acquisitions récentes et problèmes actuels.* Masson, Paris.

CARLISE, A., BROWN, A.H.F. et WHITE, J. (1966). — Litter fall, leaf production and the effects of defoliation by *Tortrix viridana* in a sessile oak *(Quercus petraea)* woodland. *J. Ecol.,* 54 : 65-85.

CHAUVIN, R. et ROTH, M. (1966). — Les récipients de couleur, technique nouvelle d'échantillonnage entomologique. *Rev. Zool. Agr. et appliquée,* 1966 : 76-81.

FEENY, P.P. (1968). — Effect of oak leaf tannins on larval growth of the winter moth *Operophtera brumata. J. Insect Physiol.,* 1968 (14) : 805-817.

FERRY, C. et FROCHOT, B. (1970). — L'avifaune nidificatrice d'une forêt de chênes pédonculés en Bourgogne : étude de deux successions écologiques. *La Terre et la Vie,* 1970 : 153-250.

FROCHOT, B. (1971). — *Ecologie des oiseaux forestiers de Bourgogne et du Jura.* Thèse, Fac. Sciences Dijon.

GASPAR, Ch., KRIZELJ, S., VERSTRAETEN, Ch. et WOLF, F. (1968). — Recherches sur l'écosystème forêt : Insectes récoltés dans des bacs d'eau. *Bull. Rech. Agronomiques de Gembloux,* 3 : 83-100.

GEROUDET, P. (1957). — *Les Passereaux III : Des Pouillots aux Moineaux.* Delachaux et Niestlé, Neuchâtel.

GEROUDET, P. (1961). — *Les Passereaux et ordres apparentés. I : Du Coucou aux Corvidés.* Delachaux et Niestlé, Neuchâtel.

GEROUDET, P. (1963). — *Les Passereaux. II : Des Mésanges aux Fauvettes.* Delachaux et Niestlé, Neuchâtel.

GIBB, J.A. (1960). — Populations of tits and goldcrests and their food supply in pine plantations. *Ibis,* 102 : 163-208.

HEIM DE BALSAC, H. (1929). — Remarques sur l'Ostéologie, l'Ethologie et la Reproduction de *Parus atricapillus subrhenanus* Kl. et Jord. *Alauda,* 1 : 305-335.

KRIZELJ, S. (1968). — Diptères récoltés dans des bacs d'eau. *Bull. des Recherches agronomiques de Gembloux,* 3 : 503-515.

KRIZELJ, S. (1969). — Etude de la faune entomologique de trois biotopes du site de Peyresq (Basses-Alpes) à l'aide de bacs d'eau. *Bull. des Recherches agronomiques de Gembloux,* 4 : 121-129.

LACK, D. (1954). — *The natural regulation of animal numbers.* Clarendon Press, Oxford.

LACK, D. (1966). — *Population studies of birds.* Clarendon Press, Oxford.

LAVARENNE-ALLARY, S. (1965). — Recherches sur la croissance des bourgeons de chêne et de quelques espèces ligneuses. *Ann. Sc. forest.,* 22 : 1-203.

LE BERRE, J.R. et ROTH, M. (1969). — Des pièges à eau. In : Lamotte, M. et Bourlière, F. *Problèmes d'écologie : L'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres :* 65-78. Masson, Paris.

LEBRETON, Ph. (1968). — Réflexions d'ordre écologique concernant les Hérons. *Terre Vive,* 4 : 17-23.

LOTZ, G. et MOELLER, J. (1967). — Zur Dispersion der Lepidopterenlarven in einem Eichenbestand. *Z. ang. Entom.,* 60 : 211-218.

PALMGREN, P. (1932). — Zur Biologie von *Regulus r. regulus* (L.) und *Parus atricapillus borealis* Selys. *Acto Zool. Fenn.,* 14 : 1-113.

PERRINS, C.M. (1970). — The timing of bird's breeding seasons. *Ibis,* 112 : 242-255.

ROTH, M. (1963). — Comparaison des méthodes de capture en écologie entomologique. *Rev. de pathologie végétale et d'entom. agric. de France,* 42 : 177-197.

ROTH, M. (1966). — A propos de quelques insectes rares ou peu communs capturés aux « pièges colorés ». *Bull. Soc. Ent. France,* 71 : 112-113.

ROTH, M. et COUTURIER, G. (1966). — Les plateaux colorés en Ecologie entomologique. *Ann. Soc. ent. Fr.* (NS), 11 : 361-370.

SANSON, J. (1945). — *Recueil de données statistiques relatives à la climatologie de la France.* O.N.M., Paris.

SOUTHWOOD, T.R.E. (1966). — *Ecological methods with particular reference to the study of Insect populations.* Methuen, London.

TINBERGEN, L. (1960). — The dynamics of insect and bird populations in pine woods. *Arch. Néerl. Zool.,* 23 : 259-473.

TREHEN, P. (1970). — Répartition de Diptères à larves édaphiques en fonction de la texture et des états hydriques de divers types de sols (cas particulier des *Empididae*). *4e Colloque International de Zoologie du Sol,* Dijon, 1970.

TURCEK, F.J. (1961). — *Okologische Beziehungen der Vögel und Gehölze.* Slowakischen Akademie der Wissenschaften, Bratislava.

VARLEY, G.C. (1967). — Estimation of secondary production in species with an annual life-cycle. In : Petrusewicz, K., *Secondary productivity of terrestrial ecosystems :* 447-458, Varsovie.

VARLEY, G.C. (1970). — The concept of energy flow applied to a woodland community. *Brit. Ecol. Soc. Symp.,* n° 10 : 389-405.

YAPP, W.B. (1962). — *Birds and woods.* Oxford University Press, London.

YEATMAN, L.J. (1969). — Seasonal fluctuations of a bird population on the coast of the Var, France. *Bird Study,* 16 : 75-82.

WOLF, F., GASPAR, C. et VERSTRAETEN, C. (1968). — Hyménoptères récoltés dans des des bacs d'eau. *Bull. des Recherches Agronomiques de Gembloux,* 3 : 566-579.