

Biodiversité et gestion forestière

Avant d'aborder les résultats proprement dits du programme « Oiseaux des bois », Bernard Frochot dresse le cadre général de la réflexion en analysant les grands facteurs qui influencent la diversité des populations d'oiseaux dans les forêts de production de plaine.

Dans les forêts de production de plaine, objets de cet article, la biodiversité associée aux ligneux est très fortement influencée par l'exploitation du bois, car cette dernière détermine à la fois la liste des essences présentes, leur âge et la répartition spatiale des essences et des âges. Ces facteurs influencent en particulier (mais pas seulement) les espèces arboricoles, parmi lesquelles figurent beaucoup d'oiseaux.

Dans cet article nous allons d'abord examiner comment la biodiversité se modifie au long d'une succession forestière type, en parallèle à la production de bois. Nous analyserons ensuite trois facteurs particulièrement importants pour les peuplements d'oiseaux forestiers :

- l'âge des arbres,
- leur essence,
- le mode de traitement pratiqué par les forestiers.

Cycle sylvigénétique, biodiversité et production de bois

Lors du vieillissement d'un peuplement forestier équienné (traité en futaie régulière ou faisant suite à une perturbation de grande ampleur), la croissance de la masse ligneuse est très faible au départ, lorsque les arbres sont très jeunes. Elle augmente ensuite progressivement pour atteindre son maximum après un délai de plusieurs dizaines d'années, dont la durée exacte dépend des essences présentes, du climat, de la fertilité ou de l'humidité du milieu, des interventions sylvicoles... Mais dans tous les cas, ce stade de croissance maximale est suivi d'un ralentissement au cours des décennies suivantes. Si on laissait cette suc-

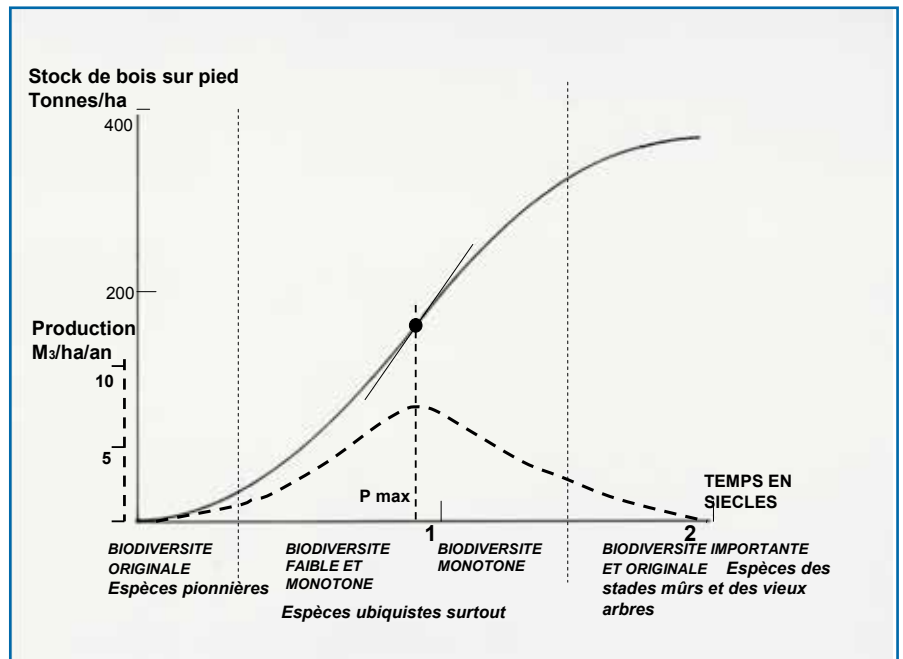


Fig. 1 : évolution schématisée, au cours des années, de la production annuelle et du stock de bois sur pied d'un peuplement équienné (de chênes par exemple) et du type de biodiversité que cette forêt abrite

cession écologique suivre librement son cours, ce ralentissement aboutirait à une croissance nulle (stade proche du climax, le peuplement ligneux atteignant une relative stabilité). Cette transformation du peuplement arborescent s'accompagne de modifications majeures de la biodiversité qu'il abrite (figure 1).

De la bergeronnette grise au pic mar

Au tout début de la succession, apparaissent des espèces inféodées à la végétation basse, au sol nu, aux espaces ouverts et à l'ensoleillement. Ces espèces pionnières sont par exemple l'engoulevent d'Europe *Caprimulgus europaeus* (Delahaye 2001, Marion et al. 2001) ou

la bergeronnette grise *Motacilla alba*, le sonneur à ventre jaune *Bombina variegata* sur sol humide ou divers reptiles sur sol sec, de nombreux papillons diurnes, le lièvre ou les cervidés qui trouvent une végétation à leur hauteur. En fin de révolution, la biodiversité de la forêt mûre est devenue très différente. Les espèces pionnières, depuis longtemps disparues, sont remplacées par de nombreuses espèces adaptées à exploiter les différentes parties des arbres (des racines à l'écorce et au bois), le bois mort ou les feuilles tombées au sol, dont elles assurent le recyclage. Ce sont par exemple de nombreux lépidoptères dont les chenilles sont les principaux phyllophages, les pics (notamment le mar *Dendrocopos medius* et le noir *Dryocopus martius*) ou

les mésanges, les insectes à larves xylophages (cérambycides, bostryches...), les champignons lignicoles et toute la faune du sol.

Intérêt des stades extrêmes pour le naturaliste...

Il se trouve que les naturalistes semblent apporter plus d'intérêt à ces deux stades extrêmes de la révolution qu'aux stades intermédiaires. La biodiversité de ces derniers est pourtant bien réelle, mais elle comporte surtout des espèces « banales », c'est-à-dire à très large répartition et moins spécialisées que les pionnières ou celles des stades sénescents. Cela contraste avec les peuplements biologiques des stades très jeunes ou très vieux :

■ Dans les jeunes stades (sol nu, stade herbacé, buissons bas et fourrés) se trouvent de nombreuses espèces peu fréquentes en forêt et qui deviennent de plus en plus rares ailleurs. Les statuts de protection ou les labellisations de type « liste rouge » en rendent compte. Citons, pour les oiseaux l'engoulevent, le busard Saint-Martin *Circus cyaneus*, la pie-grièche écorcheur *Lanius collurio*, le bouvreuil *Pyrrhula pyrrhula*... , mais aussi le crapaud sonneur à ventre jaune, les lézards (tels *Lacerta viridis* et *L. agilis*), de nombreuses espèces de rhopalocères (papillons de jour) et d'odonates. Notons aussi qu'une bonne partie de l'énergie dépensée par les conservatoires ou les gestionnaires de réserves a pour objectif le maintien de stades jeunes (pelouses sèches, marais, prairies) en rajeunissant la végétation, luttant contre la « fermeture »... bref, en combattant la croissance spontanée des arbres.

■ Dans les stades âgés de la succession, qui ne dépassent aujourd'hui que très rarement 175 ans dans la plupart des chênaies de plaine, la biodiversité comporte beaucoup d'espèces relativement rares du fait justement de la rareté de ce type d'habitat. Y figurent beaucoup de coléoptères (scarabéides, cérambycides, buprestides, etc.), plusieurs espèces de pics et de chiroptères, de nombreux champignons. Même si elles semblent aujourd'hui moins nombreuses que les

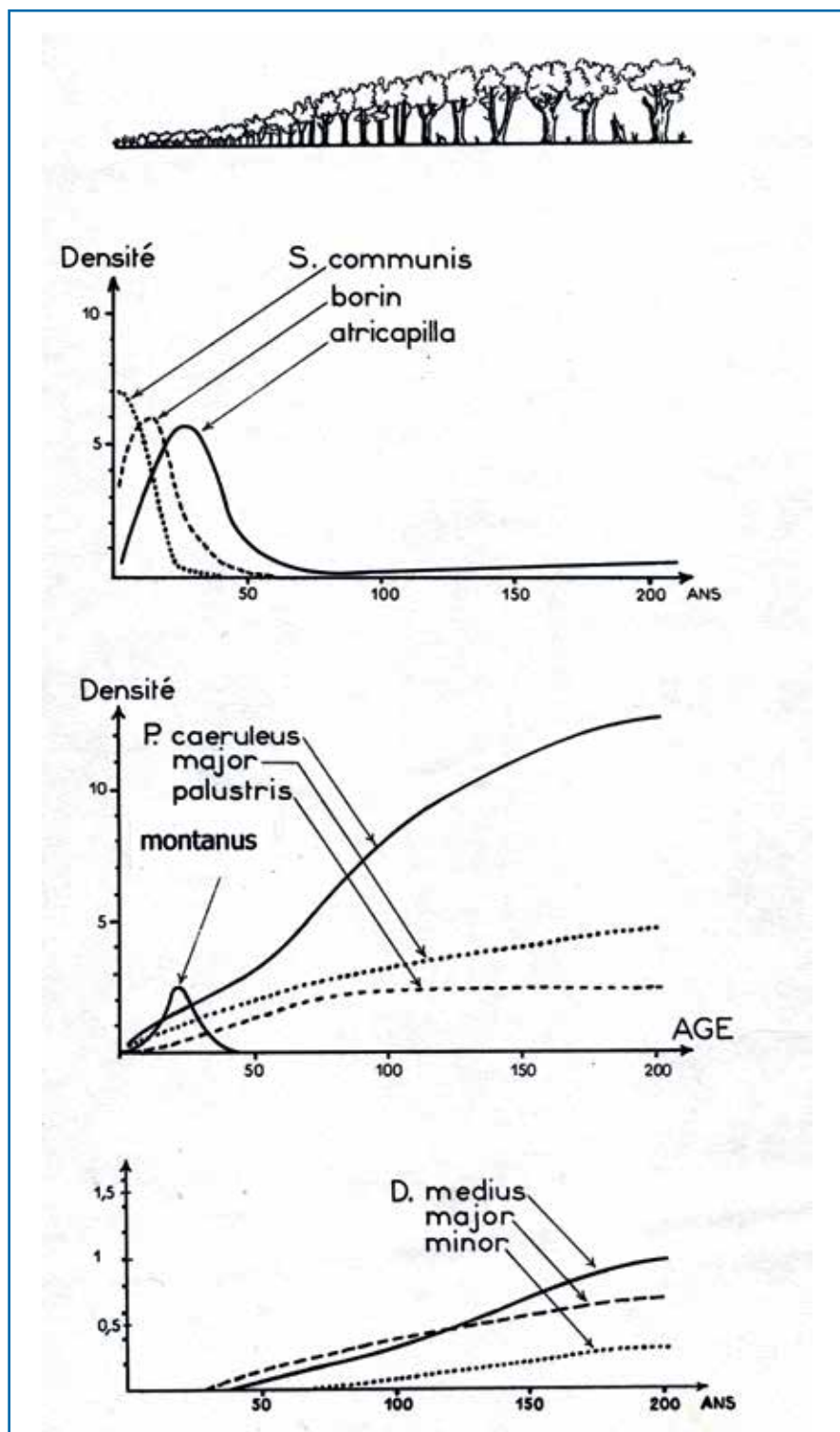


Fig. 2 : distribution des densités (couples/10 ha) de quelques espèces nichant au cours d'une succession de futaie régulière (chênaies pédonculées de Bourgogne) (d'après Frochot et Ferry, 1987)

En haut, les trois espèces de fauvettes *Sylvia* se succèdent en fonction de la hauteur de la végétation, dans l'ordre habituel : grisette, des jardins, à tête noire. Cette dernière revient en faible abondance dans les trouées des très vieux peuplements.

Au milieu, trois des mésanges du genre *Parus* profitent du vieillissement du peuplement tandis que la mésange boréale (*P. montanus*) n'habite la succession qu'aux stades post-pionniers, de type perchis.

En bas, parmi les pics bigarrés, éminemment arboricoles, le pic mar *Dendrocopos medius* devient le plus abondant dans les très vieux peuplements.

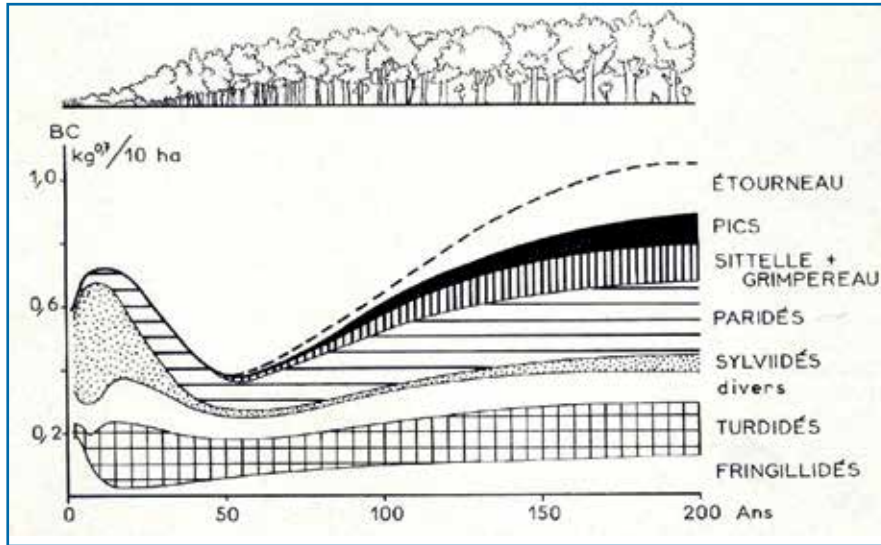


Fig. 3 : distribution de la quantité totale d'oiseaux nicheurs (en biomasse consommante) dans la même succession que figure 2 (Ferry et Frochot, 1970)

pionnières dans les « listes rouges », souvent faute de connaissances suffisantes, leur intérêt ne fait aucun doute pour ceux qui étudient ou protègent la forêt. Il est vrai que la durée actuelle des révolutions en forêt de production est bien courte par rapport à celle du cycle sylvigénétique naturel. La phase de sénescence y est le plus souvent absente ou, dans les plus vieilles chênaies, seulement abordée. Les réserves intégrales, d'apparition récente en plaine, vont permettre de retrouver ponctuellement ce secteur de la biodiversité forestière.

...et des stades intermédiaires pour le sylviculteur

Le naturaliste montre donc beaucoup d'intérêt envers les stades de croissance qui produisent le moins. Le forestier a évidemment un point de vue contraire : il souhaite maintenir les arbres dans leur phase de croissance maximale, le plus près possible du sommet de la croissance du stock de bois (figure 1). La gestion forestière travaille donc la futaie aux deux extrémités de sa révolution : en accélérant autant que possible la croissance des stades jeunes (par des travaux d'éclaircie ou de cloisonnement, voire en privilégiant peuplier ou sapin de Douglas ...) et en interrompant la croissance du peuplement mûr bien avant qu'il n'atteigne la phase de sénescence.

Concilier production et biodiversité n'est donc pas chose aisée, et demande une gestion globale de toute la forêt, à la recherche d'un compromis acceptable. Beaucoup de forestiers ont aujourd'hui choisi de relever ce défi.

Age des arbres

Les peuplements gérés selon le mode de la futaie régulière se prêtent particulièrement bien à l'étude du facteur « âge », puisque les ligneux y ont sensiblement tous le même âge sur une même parcelle d'exploitation. Lorsque les parcelles sont suffisamment grandes (par rapport aux exigences territoriales des oiseaux), la révolution forestière s'accompagne de celle des peuplements d'oiseaux, au long d'une portion de succession écologique.

Vieillessement du peuplement forestier et succession des oiseaux

Ce modèle a permis d'étudier dans diverses régions la succession des oiseaux nichant dans de tels peuplements équiennes. Après le travail stimulant de Lack (1933) en Grande-Bretagne et l'avènement des méthodes de recensement d'oiseaux dans les années 60, des descriptions précises de telles successions ornithologiques ont été dressées en

Algérie (Benyacoub 1993), dans le sud de la France (Blondel et al. 1976, Blondel 1995, Prodon et Lebreton 1981), dans les hêtraies et pinèdes des Vosges (Muller 1987, 1988, 1990), dans les plantations de sapin de Douglas (Marion et al. 2001) et d'épicéa (Baguette et al. 1994), les forêts alluviales et peupleraies (Godreau 1998), en Finlande (Helle et al. 1990), en Pologne (Glowacinski 1975), etc. Dans tous les cas, les auteurs ont constaté que les oiseaux dépendaient considérablement du stade de développement de la futaie, à tel point que le renouvellement de leur communauté est presque total entre la très jeune futaie, juste après l'enlèvement des derniers semenciers, et la futaie mûre.

A titre d'exemple (Ferry et al. 1970, 1974, 1987), les chênaies pédonculées à primevère élevée de la plaine de Saône bourguignonne présentaient dans les années 60 presque tous les stades de croissance de la futaie régulière, y compris des parcelles de plus de 150 ans. Les recensements des oiseaux nicheurs démontrent que l'oiseau s'intéresse en premier lieu à la structure de la végétation. Chaque espèce montre une répartition précise, parfois étroite, au long de la succession (figure 2). Globalement, la communauté totale (figure 3) présente une première phase d'abondance dans la futaie jeune (fourré, gaulis), et, après une période « pauvre », une deuxième phase dans la futaie vieille à très vieille. Cette courbe « à deux bosses », qui se retrouve dans les autres successions étudiées ailleurs, provient de la répartition des optimums spécifiques : beaucoup d'espèces ont leur maximum d'abondance dans les stades jeunes (comme les fauvettes, chacune des trois espèces présentes ayant cependant son optimum propre : figure 2) et beaucoup d'autres dans les vieux stades (comme le pic mar ou le grimpereau des jardins *Certhia brachydactyla*). Aucune espèce ne trouve son optimum dans les stades intermédiaires (perchis, arbres jeunes... entre 30 et 80 ans dans les forêts étudiées, à l'exception du rougegorge *Erithacus rubecula* qui, bien que largement répandu, montre une petite préférence pour cette période ingrate.

Ce type d'évolution de l'avifaune nicheuse, avec deux maximums d'abondance et de richesse, se retrouve dans la plupart des successions feuillues ou résineuses étudiées en Europe et même, avec des listes d'espèces complètement différentes, en Amérique du Nord (Marion et al. 2001).

Les causes de telles distributions restent mal connues ; elles tiennent peut-être aux caractères des milieux naturels dans lesquels les espèces ont acquis leurs adaptations, qui étaient soit des peuplements forestiers forcément âgés avant leur exploitation par l'homme, soit des milieux fréquemment rajeunis par des perturbations naturelles ou maintenus bas ou buissonnants par les conditions climatiques (voir Blondel 1988, Keast 1990) ? Quoi qu'il en soit, le constat est là : les oiseaux préfèrent soit des milieux jeunes (du sol nu aux grands buissons) soit des milieux très âgés. Leur peuplement présente très souvent son minimum d'abondance et en tous cas son minimum de richesse spécifique dans les stades intermédiaires, ceux où la production végétale est la plus forte ... et qui intéressent le plus les forestiers (figure 1).

Age et structure

Il est vrai que l'âge des arbres n'est pas un facteur en lui-même : il s'agit plutôt d'un état, très important car il détermine de nombreux caractères de l'arbre. Un caractère majeur est la hauteur du toit de la canopée, particulièrement importante dans les jeunes stades, pour les fauvettes par exemple (figure 2). Mais ce caractère perd de l'importance dans les stades véritablement arborescents : le peuplement d'oiseaux des stades mûrs d'une chênaie sèche de 12 mètres de haut diffère assez peu, au moins qualitativement, de celui d'une chênaie de plaine de 30 mètres. Par contre, avec l'âge se développent d'autres aspects qui intéressent les oiseaux nicheurs :

- l'importance de l'écorce et du bois mort (abritant les invertébrés dont se nourrissent des oiseaux comme les grimpeurs ou les pics),
- la présence de cavités indispensables pour abriter les nids (dans les stades mûrs

des forêts feuillues, près de la moitié des espèces aviennes, dites « cavicoles », nichent dans des trous d'arbres), - le développement de la litière, source de nourriture pour le rougegorge, le merle noir *Turdus merula* ou la grive draine *Turdus viscivorus* notamment.

Bien entendu, la vitesse de croissance du peuplement forestier nuance l'importance de l'âge, au moins en ce qui concerne la hauteur et le volume des arbres : la succession est accélérée là où les arbres poussent vite, en raison du terrain (fertilité du sol, disponibilité en eau) ou des pratiques de gestion (éclaircies ou cloisonnement par exemple). Mais, inversement, l'âge reste un facteur important en lui-même : des peuplements à croissance lente, comme de vieux boisements de chêne pubescent, offrent, malgré un très faible développement ligneux, du bois mort sur pied ou des écorces crevassées appréciées des oiseaux arboricoles tels que les pics ou les mésanges bleue ou huppée.

Dans les jeunes peuplements, la hauteur de la végétation reste le facteur prépondérant de la distribution temporelle des espèces nicheuses. Par exemple, la succession Bergeronnette grise –

linotte *Carduelis cannabina* – fauvette grisette *Sylvia communis* – fauvette des jardins *Sylvia borin* ou rossignol *Luscinia megarhynchos* – tourterelle des bois *Streptopelia turtur* – mésange boréale *Parus montanus* s'observe au cours des 30 premières années de la futaie régulière étudiée en Bourgogne, et cet ordre de présence reste inchangé dans d'autres types de futaies, et même en taillis-sous-futaie (Ferry 1963). L'âge de la végétation est alors un facteur particulièrement sensible, qui modifie très rapidement l'habitat des oiseaux.

D'autres facteurs interviennent aussi pour certaines espèces dans ces jeunes stades : par exemple la morphologie des ligneux (épineux, densité du feuillage, tiges verticales ou non...) et certainement le cloisonnement. Ce procédé procure à la jeune futaie un état de rajeunissement « moyen », en y entretenant une large proportion de sol herbacé, qui favorise par exemple la reproduction de l'engoulevent d'Europe (Williamson et Moreau, ce volume) et un espacement notable entre les buissons (qui semble avoir profité à l'hypolaïs polyglotte *Hypolaïs polyglotta*, apparue dans les forêts étudiées lorsque les cloisonnements furent pratiqués en jeune futaie).

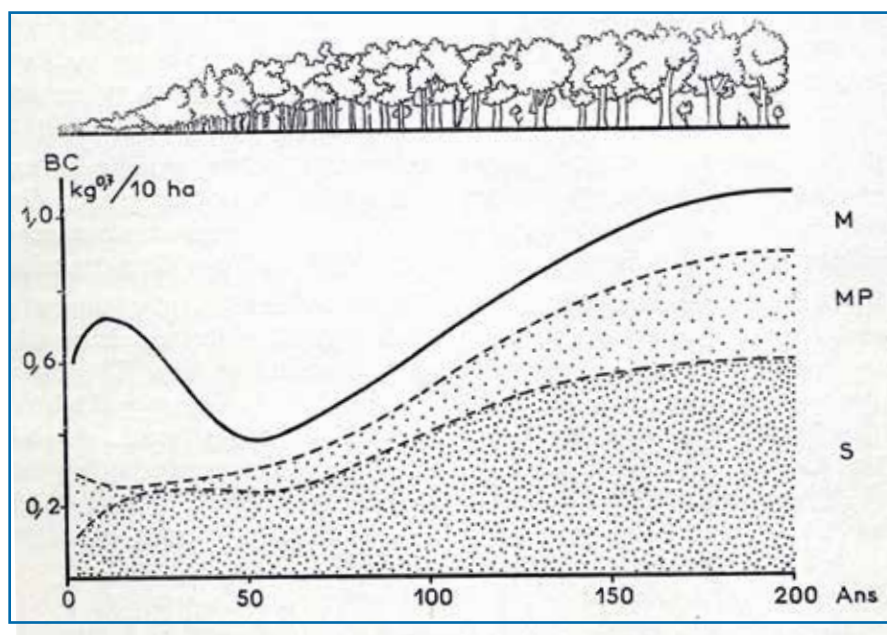


Fig. 4 : degré de sédentarité des oiseaux nicheurs dans la même succession que fig. 2 et 3 (Ferry et Frochot, 1974)

S : oiseaux sédentaires, MP : migrants partiels, M : migrants., dans Pesson, Ecologie forestière).

Age et accueil des oiseaux en hiver

On peut noter, sans le développer dans cet article, que l'âge du boisement est encore un facteur prépondérant pour l'accueil des oiseaux en hiver, alors que les exigences de la nidification ont disparu, mais que les besoins alimentaires sont exacerbés. A cette saison, les oiseaux des stades jeunes désertent majoritairement la forêt, et vont rechercher souvent au loin d'autres habitats (Blondel *et al.* 1972). Au contraire, les stades âgés conservent une grande partie de leur peuplement d'oiseaux, composé aux trois quarts d'espèces sédentaires ou migratrices partielles (figure 4). Ce constat, qui illustre la stabilité attribuée aux états proche du climax, s'explique assez bien en examinant les ressources alimentaires offertes aux oiseaux par la futaie.

En hiver, la jeune futaie offre peu de ressources alimentaires, à l'exception des graines de graminées (dans ces forêts humides, la molinie attire en hiver de petits groupes de bruant des roseaux *Emberiza schoeniclus*) et de rares baies pouvant subsister (celles de la viorne opale en particulier). Dans ces stades jeunes, les ligneux produisent en effet des baies qui sont appréciées des oiseaux en fin d'été mais qui disparaissent pour la plupart dès la fin de l'automne.

Dans les stades âgés de la futaie, les ressources alimentaires sont au contraire nombreuses en hiver, soit dans la litière soit sur les écorces ou le bois mort ou malade. Les larves xylophages ont pour la plupart de longues durées de vie, et constituent une nourriture permanente pour les pics, leur assurant une forte sédentarité. Dans les forêts feuillues, les arbres ne sont en âge de fructifier qu'après plusieurs décennies. Dans les futaies âgées, chênes, hêtre ou charme fournissent de grandes quantités de graines sèches, disponibles au sol pendant tout l'hiver. Ajoutons que le très gros volume de branches et d'écorces abrite de nombreux invertébrés (œufs ou nymphes d'insectes, araignées...) qui constituent une part du régime des passereaux arboricoles tels que les mésanges du genre *Parus* ou la sittelle *Sitta europaea*.

Oiseaux nicheurs - % d'espèces en commun

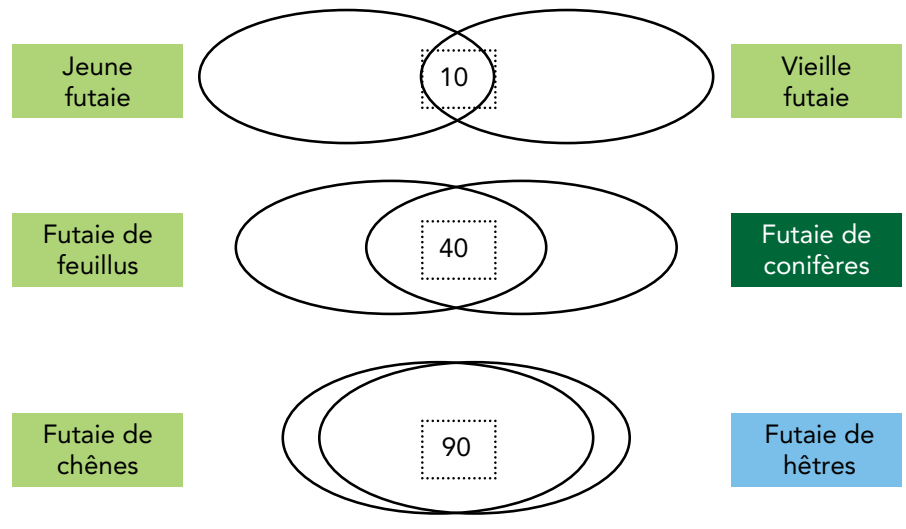


Fig. 5 : comparaison des avifaunes de divers types forestiers en Bourgogne, d'après les nombres d'espèces nicheuses

En haut : chênaies de plaine, stades extrêmes de la révolution en futaie régulière

Au milieu : stades âgés des forêts feuillues (plateaux calcaires et Morvan) et des plantations de conifères (Morvan).

En bas : futaies de chênes ou de hêtres.

Importance de l'essence

A la saison de nidification

Au printemps, les oiseaux forestiers sont pour la plupart assez peu sélectifs vis-à-vis de la composition floristique de la végétation, et en tous cas des essences arborées de leur habitat, ce que Camille Ferry résumait par une formule imagée : « l'oiseau est un piètre botaniste ». A titre d'exemple, la communauté des oiseaux nichant dans une chênaie est, à stade de développement égal, très voisine de celle d'une hêtraie (figure 5), et d'une manière plus générale des autres peuplements feuillus. Cette similitude entre les avifaunes des stades mûrs est particulièrement mise en évidence par les analyses de Blondel (1986, 1995 p.69) pour divers types forestiers étudiés en Europe de l'Ouest et Afrique du Nord.

Cette tolérance peut s'expliquer en particulier par le régime alimentaire des oiseaux nichant en forêt : leurs peuplements se composent de picidés, du coucou *Cuculus canorus*, de quelques rapaces

et d'une grande abondance de passereaux. Toutes ces espèces se nourrissent au printemps d'invertébrés et de petits vertébrés, et n'entretiennent donc pas de liens trophiques directs avec la végétation, d'où une certaine indépendance. Dans les forêts de plaine, seuls les colombidés sont végétariens toute l'année, mais ils se nourrissent largement en dehors de la forêt. Rappelons qu'à cette saison les exigences des oiseaux envers la structure de la végétation sont au contraire particulièrement fortes, puisqu'ils doivent y trouver des sites pour abriter leurs nids : certaines espèces nichent dans l'herbe, d'autres dans des buissons de hauteur et de texture précises, d'autres sur les branches d'arbres, d'autres dans les cavités des troncs ou grosses branches.

Cette relative indifférence vis-à-vis des essences a toutefois des limites. Beaucoup d'oiseaux deviennent de « meilleurs botanistes » lorsqu'il s'agit de choisir entre feuillus et conifères. Pour l'expliquer, on peut d'abord observer que l'accès aux insectes requiert des adaptations et des comportements différents

au sein des aiguilles de conifères ou sur les feuilles larges des arbres décidus. Une autre différence peut résider dans les sites de nidification : les conifères offrent moins de cavités pour nicher, soit parce que les pics y sont plus rares qu'en boisement feuillu soit parce que leur bois ne présente que peu de cavités naturelles. C'est probablement pour cette raison que les espèces de mésanges adaptées aux boisements de conifères (la noire *Parus ater*, la huppée *P. cristatus* et en montagne la boréale) ne nichent guère dans des trous d'arbres « préfabriqués » : la première se reproduit préférentiellement dans des trous du sol et les deux autres creusent elles-mêmes une petite loge dans du bois mort sur pied. Globalement, les peuplements d'oiseaux des feuillus diffèrent donc pour une part de ceux des conifères : en Bourgogne, on peut estimer que les avifaunes des chênaies ou hêtraies n'ont que 40 % d'espèces en commun avec celles des pessières ou douglaïes (figure 5 ; Frochot *et al.* 2007).

Aux autres saisons

Une fois la reproduction terminée, les oiseaux modifient certains de leurs comportements. En particulier, ils redeviennent plus mobiles et, abandonnant leurs exigences territoriales, se déplacent avec opportunité à la recherche de la nourriture. D'autre part, de nombreuses espèces changent de régime alimentaire, passant d'une alimentation insectivore à une alimentation partiellement ou complètement végétale. Beaucoup d'oiseaux, et notamment ceux qui hivernent dans la forêt, se mettent à consommer des baies ou des graines et se montrent alors de « meilleurs botanistes » : ils entretiennent alors des liens trophiques étroits avec certaines essences, en fonction de taille, de la consistance, de la valeur nutritive ou l'accessibilité de leurs fruits ou de leurs graines.

Ce passage à un régime partiellement frugivore ou granivore est surtout fréquent chez de nombreux passereaux :

- soit en fin d'été pour des espèces migratrices qui, telles les fauvettes, accumulent des réserves de graisse avant de partir en migration ; ces oiseaux vont surtout fréquenter les stades jeunes de

la futaie ou des taillis, où ils trouvent des mûres et de nombreuses autres baies (cornouillers, fusain, aubépines, viornes, chèvrefeuille...) ;

- soit en hiver pour les espèces sédentaires ou venues hiverner en forêt ; ce seront alors les stades arborescents qui seront fréquentés, les oiseaux y trouvant soit des baies tardives (notamment celles des sorbiers, du gui et du lierre ...) soit une abondance de graines sèches et durables (charme, chênes, hêtre, aulne ...).

Répartition spatiale des classes d'âges (mode de traitement)

Toutes choses égales par ailleurs, la gestion de la forêt détermine le *mode de traitement sylvicole*, qui organise le schéma selon lequel les arbres des différentes classes d'âges sont répartis dans le massif. Dans le cas du traitement en futaie, chaque parcelle d'exploitation peut rassembler des arbres de même âge (peuplements équiens de la futaie régulière), ou bien un mélange des différentes classes d'âges, réparties par bouquets ou parquets, ou par pied d'arbre (futaie irrégulière ou jardinée). Il y a d'autres modes de gestion, en particulier le taillis-sous-futaie, qui fut très largement répandu dans les forêts feuillues et reste bien présent en forêt communale, et pour lequel nous disposons, depuis le travail fondateur de Ferry (1960), de données ornithologiques précises. Ce mode détermine un peuplement arborescent complexe, dans lequel des cohortes d'âges différents cohabitent, de même que les arbres issus de régénérations par rejets et par semences.

Pour évaluer les effets respectifs des modes de traitement sur les communautés d'oiseaux nicheurs, il est préférable d'effectuer des comparaisons sur le même type naturel de forêt. Nous pouvons le faire en reprenant l'exemple de la chênaie pédonculée du val de Saône bourguignon. Les oiseaux nicheurs y ont été dénombrés dans les divers stades des trois principaux modes de traitement des forêts feuillues :

- la futaie régulière FR
- la futaie irrégulière FIR
- le taillis-sous-futaie TSF.

La futaie régulière

Les parcelles étudiées dans ces forêts ont des surfaces comprises entre 8 et 20 hectares le plus souvent. Ces dimensions sont relativement grandes pour des oiseaux qui, comme beaucoup de petits passereaux, ont des exigences territoriales limitées (de l'ordre de 1 ou quelques hectares par couple nicheur). Les peuplements arborescents, sensiblement équiennes sur chaque parcelle, fournissent donc des habitats contrastés, de la lande qui suit la coupe définitive à la futaie en début de sénescence après 150 ans. S'y ajoute une période particulière, dont la durée avoisine souvent la dizaine d'années, celle de la régénération : une partie des arbres est enlevée, ce qui autorise la pénétration de la lumière jusqu'au sol et déclenche l'émergence du prochain peuplement arborescent.

La composition et la richesse spécifique évoluent de manière très marquée au long de la révolution de cette futaie régulière, avec une décélération évidente : les changements, très rapides lors des premières années, deviennent de plus en plus lents quand la forêt vieillit. Les recensements d'oiseaux ont été pratiqués en découpant la succession en 7 stades de croissance du peuplement, correspondant schématiquement à autant de types d'habitats pour les oiseaux ; s'y ajoute un huitième stade : celui de la futaie en cours de régénération. En limitant l'analyse à celle de la richesse spécifique, il apparaît (tableau 1) que cette dernière est relativement faible dans les jeunes stades, et d'une manière générale dans toute la série : cela s'explique assez facilement par la diversité des âges des arbres, par définition très faible dans la futaie régulière.

La richesse en espèces aviennes est par contre très élevée dans le stade de la régénération. Pendant cette période, la nouvelle futaie commence à se développer entre les vieux semenciers de la révolution précédente, ce qui crée un habitat certes très artificiel mais aussi très diversifié et donc particulièrement riche en espèces (Ferry *et al.* 1974, Blondel 1995 p. 142). S'y côtoient des espèces

pionnières comme la fauvette grisette et des espèces de la vieille forêt comme le pic mar. Mais cet habitat plaît aussi à des oiseaux de lisière, recherchant à la fois de grands arbres et des parties ouvertes : pipit des arbres *Anthus trivialis*, pigeon colombin *Columba oenas*, rougequeue à front blanc *Phoenicurus phoenicurus*...

En examinant maintenant la richesse spécifique de toute la série de FR, tous stades de croissance cumulés, on obtient un total de 45 espèces. Cette valeur très élevée provient bien entendu du très fort renouvellement de la liste des espèces au cours de la succession, qui induit une forte diversité entre stades et une richesse élevée à l'échelle de la série toute entière.

La futaie irrégulière

Bien que ce mode de traitement soit peu répandu dans les chênaies de plaine, il a été possible de l'étudier sur un massif d'une centaine d'hectares, géré par M. Roland Susse, que nous remercions. Cette superficie était suffisamment grande pour y placer 15 points d'écoute où les oiseaux nicheurs furent recensés par la méthode des IPA au cours des printemps 1998, 1999 et 2002. Cet échantillon de 15 comptages nous donne une bonne image du peuplement d'oiseaux nichant dans ce milieu.

A l'échelle de la parcelle d'exploitation, le nombre d'espèces nicheuses est relativement élevé (30 dans notre échantillon), et en tous cas plus élevé que dans chacun des stades de croissance de la futaie régulière, à l'exception de celui de la régénération, nettement plus riche (39 espèces). Ces constatations s'expliquent assez bien par la structure du peuplement ligneux dans la futaie irrégulière : un mélange homogène des âges, induisant une diversité avienne partout assez élevée, mais aussi un encombrement de l'espace par la coexistence des strates de feuillage, qui rebute les espèces pionnières et d'espace ouvert.

A l'échelle du massif entier, on retrouve par contre cette homogénéité des peu-

Série de la FUTAIE RÉGULIÈRE									
Ages des stades (années)	1-3	4-7	9-12	13-20	40-70	71-125	150-200	Régénération	Cumul tous stades
Nombres d'espèces nicheuses	22	24	25	28	25	25	29	39	45
Série du TAILLIS-SOUS-FUTAIE									
Ages des stades (années)	1-5	6-10	11-15		16-25		26-45		Cumul tous stades
Nombres d'espèces nicheuses	32	35	32		29		26		38
FUTAIE IRRÉGULIÈRE									
Sur toutes les parcelles les arbres ont le même âge moyen									Cumul
Nombre d'espèces nicheuses						30			30

Tab. 1 : richesse spécifique en oiseaux nicheurs des chênaies pédonculées de la plaine de Saône (d'après Ferry et Frochot 1970 et données inédites)

L'âge des « stades » est le nombre d'années écoulées depuis la coupe initiale d'une révolution. Il n'y a pas de révolution, à l'échelle des parcelles, dans la futaie irrégulière, donc pas de stades. Le nombre d'espèces cumulé, cases de droite, totalise celles qui ont niché au cours d'un stade quelconque de la révolution (FR et TSF), ou sur une parcelle quelconque de la série en FIR.

plements d'oiseaux puisque toutes les parcelles se ressemblent fortement : il n'y a pas de diversité entre parcelles, et la diversité cumulée est assez proche de la diversité moyenne des parcelles. A cette échelle, qui englobe tous les faciès du mode de gestion forestière, la futaie irrégulière accueille nettement moins d'espèces que la futaie régulière. Il y manque en particulier toutes celles des espaces ouverts et des stades pionniers (de la lande aux grands buissons), qui exigent une végétation basse sur des surfaces étendues. En fait, les clairières de la FIR sont bien trop petites pour permettre l'installation d'oiseaux tels que la bergeronnette grise, la fauvette grisette, le bruant jaune *Emberiza citrinella*, l'accenteur mouchet *Prunella modularis*, etc. et a fortiori de la pie-grièche écorcheur ou du busard Saint-Martin, encore plus gourmands en espaces découverts.

Remarquons que cette différence entre FIR et FR ne concerne pas que les oiseaux, mais qu'elle se manifeste aussi pour la végétation basse et pour diverses

espèces animales pionnières ou héliophiles (papillons de jour et autres insectes floricoles, reptiles...).

Le taillis-sous-futaie

Le taillis-sous-futaie accueille un nombre élevé d'espèces aviennes dans la première moitié de sa révolution (une quinzaine d'années) : en effet, des espèces pionnières colonisent la végétation basse de la strate « taillis » et cohabitent avec celles, arboricoles, de la strate « futaie ». Cette juxtaposition d'espèces liées aux stades extrêmes de la croissance forestière rappelle celle qui s'observe dans le stade de régénération de la FR, et les nombres d'espèces y sont voisins (tableau 1).

Dans la seconde moitié de la révolution, la richesse spécifique chute quand le taillis devient trop grand pour convenir aux espèces pionnières. L'avifaune ne concerne alors que les espèces arboricoles, qui sont les mêmes que dans les stades arborés de la FR. En fait, on assiste

à une convergence entre les avifaunes du TSF et de la FR : dans les taillis-sous-futaie vieillies (qui, dans les années 70, dépassaient l'âge de 35 ou 40 ans) le peuplement d'oiseaux nicheurs ne diffère pas significativement de celui des stades âgés (150 ans) de la FR. D'une certaine manière, cette convergence montre que la nature reprend progressivement ses droits et efface, au bout de plusieurs décennies, l'influence des coupes forestières initiales.

Influence du traitement hors saison de nidification

Les peuplements d'oiseaux forestiers sont beaucoup moins étudiés par les ornithologues entre juillet et mars qu'en saison de reproduction. Dans les chênaies de Bourgogne, les suivis saisonniers effectués en FR (Frochot 1971) sur des cycles annuels complets et l'examen de la sédentarité des oiseaux (figure 4) montrent que le peuplement d'oiseaux des stades âgés de la forêt est en hiver nettement plus important que celui des stades jeunes. Dans ces derniers, l'arrivée de quelques hivernants ne compense que partiellement le départ des nicheurs migrateurs : ces arrivants augmentent assez peu l'abondance totale du peuplement d'oiseaux, mais accroissent cependant la liste des espèces, avec notamment le hibou moyen-duc *Asio otus*, la pie-grièche grise *Lanius excubitor*, le bruant des roseaux.

Diverses observations qualitatives dans des taillis-sous-futaie y montrent aussi l'hivernage ou le passage d'oiseaux frugivores, comme les grives mauves *Turdus iliacus* et litorne *T. pilaris*. Les fruitiers (en particulier divers *Sorbus*) sont en effet souvent plus abondants en TSF qu'en FR : le TSF est le mode de traitement où le forestier intervient le moins souvent (seulement une coupe partielle tous les 30 à 40 ans), ce qui permet à la diversité des essences naturelles de mieux s'exprimer.

Mode de traitement et diversité à différentes échelles

Il n'y a pas de réponse simple à la question : tel mode de gestion est-il plus favorable à la diversité avienne que tel autre ?

La comparaison des deux futaies (FR et FIR) nous montre bien que la réponse à ce genre de question dépend de l'échelle considérée. D'une manière générale, toute évaluation de la diversité, d'un peuplement biologique ou de l'habitat par exemple, implique de préciser au départ l'échelle considérée.

L'étude des trois modes de gestion pratiqués dans les chênaies pédonculées de plaine en Bourgogne nous permet de comparer leur impact sur les oiseaux, puisque les conditions d'habitat et de végétation naturelle sont identiques. Bien que les résultats présentés ci-dessus ne présentent, par souci de simplification, que la richesse spécifique des peuplements aviens, les études originales ont montré qu'elle était fortement corrélée à l'abondance totale et à la diversité. Nous pouvons schématiquement en tirer les conclusions suivantes :

- **dans la futaie régulière**, la richesse spécifique est relativement faible à l'échelle de la parcelle mais très élevée à celle de la révolution toute entière; le stade de la régénération se singularise par un peuplement d'oiseaux remarquablement riche et abondant ;
- **dans la futaie irrégulière**, la richesse spécifique est uniformément assez forte à l'échelle de chaque parcelle, mais faible à celle de la forêt toute entière ;
- **dans le taillis-sous-futaie**, la richesse du peuplement d'oiseaux est en moyenne sensiblement égale à celle observée en FIR mais nettement plus forte à l'échelle de la révolution entière.

Ces conclusions proviennent de recensements effectués parcelle par parcelle, ce qui correspond assez bien aux exigences territoriales de la plupart des petits passereaux. La diversité de la révolution entière s'obtient alors simplement en cumulant celles des stades de croissance. Mais il y a des oiseaux à grands territoires, dont l'habitat recouvre un nombre parfois assez grand de parcelles d'exploitation : les grands pics, les rapaces... La diversité entre parcelles (en FR ou TSF) est alors probablement un facteur favorable pour ces espèces, en diversifiant leur habitat. Par exemple, les pics vert *Picus viridis* et cendré *P. canus* profitent des

jeunes stades ou des cloisonnements pour venir s'y alimenter au sol, où ils trouvent des fourmis, tout comme la buse variable *Buteo buteo* qui y trouve des campagnols. Cet aspect de la diversité mériterait aussi d'être mesuré, aussi bien chez les oiseaux que chez les mammifères forestiers. En outre, dans les modes de traitement à révolution contrastée (FR et TSF), s'ajoute un effet de lisière entre parcelles contiguës d'âges différents. Il peut en résulter un léger accroissement de la diversité et de l'abondance des oiseaux nicheurs, les lisières forestières internes apparaissant comme « des cassures dans le couvert végétal » (Muller 1999). Cet effet de lisière, qui joue aussi en périphérie des massifs forestiers (Frochot 1987, Frochot et al. 1987), méritera d'être particulièrement étudié autour des îlots de vieux bois.

La dimension des massifs forestiers est aussi à considérer dans le choix d'un mode de gestion: les longues révolutions de la FR sont mal adaptées aux massifs de petite superficie (ou alors sur des parcelles très petites), au contraire de la FIR ou même du TSF. On peut donc considérer un troisième degré de diversité, aussi bien pour les oiseaux que pour tout l'habitat forestier : la diversité entre massifs, qui peuvent être gérés selon des modes différents, au bénéfice de la diversité globale de la forêt (figure 6).

Discussion

Il y a bien entendu des liens entre les trois facteurs clés (âge, essence, traitement) que nous venons d'examiner : les différentes essences n'exigent pas le même âge d'exploitation, le TSF ne convient qu'aux feuillus, on imagine difficilement des plantations de peupliers en futaie irrégulière, etc. Mais il subsiste entre eux une large part d'indépendance, donc une certaine liberté dans le choix des modes de gestion.

Tout particulièrement, l'âge d'exploitation des arbres reste un facteur indépendant du mode de traitement. Cette considération est d'importance dans le débat qui oppose souvent les peuplements réguliers aux peuplements

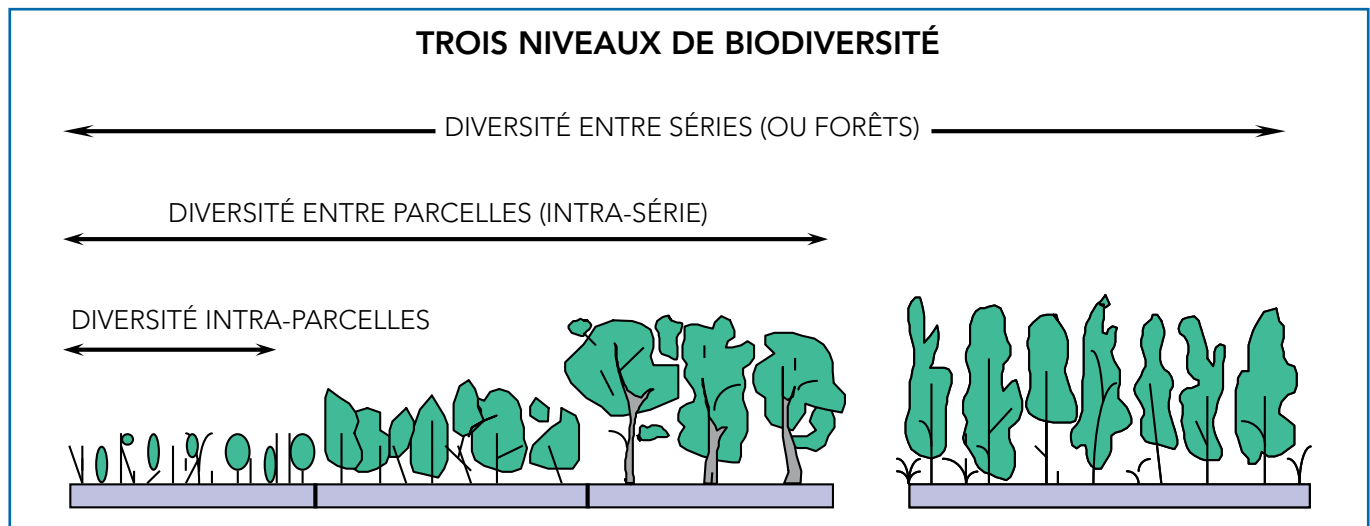


Fig. 6 : trois niveaux majeurs de la biodiversité forestière : à l'échelle de la parcelle d'exploitation, à celle de la série toute entière et aussi entre séries ou forêts différentes

irréguliers de la futaie ; il serait faux de croire que le type irrégulier induit obligatoirement un plus long vieillissement des arbres. On peut même penser au contraire que le voisinage de nombreux arbres âgés renforce les spécificités de leur peuplement et craindre que, pour irrégulariser, le forestier ne soit tenté d'exploiter les arbres plus tôt qu'en peuplement équienne. De même, on peut choisir de surexploiter un TSF ou au contraire de lui accorder beaucoup de gros bois et de longues révolutions.

Les coupes « rases » qui précèdent les plantations ou initient la révolution de la futaie régulière ont largement montré leur originalité ornithologique : elles accueillent une avifaune riche en espèces pionnières liées à la végétation basse et aux espaces découverts (Ferry *et al.* 1970, 1974, Marion *et al.* 2001, Muller 1995, Zollinger 1994...), méritant d'autant plus d'attention que ce compartiment avifaunistique est aujourd'hui en forte régression dans la plupart des milieux cultivés (Paquet *et al.* 2002). D'une manière cette fois-ci plus naturelle, on retrouve cette composante du peuplement avien forestier après les perturbations qui détruisent de vieux peuplements. En France, l'ouragan Lothar vient de nous en donner illustration : en Bourgogne ou dans les Vosges du Nord (Muller 2002) des parcelles complètement rasées par la tempête régénèrent avec une

avifaune identique à celle des jeunes stades des futaies régulières. De fait, les phénomènes naturels tels que tempêtes, incendies, action des herbivores ou sécheresses peuvent susciter l'ouverture de clairières de grande ou très grande taille. La forêt ne se régénère donc pas seulement sur des trouées minuscules. D'une manière générale, le rôle majeur des perturbations est aujourd'hui considéré comme un processus naturel faisant partie de la forêt et facteur de biodiversité (Attiwill 1994, Blondel 1995, Brawn *et al.* 2001) : c'est probablement parce que les traitements forestiers traditionnels s'apparentent à des perturbations naturelles que la flore et la faune s'en accommodent, grâce à des adaptations acquises à leur contact. Les travaux de Mora (2002) montrent que l'évolution des peuplements d'insectes épigés au cours de la succession du hêtre (en forêt de Chaux, Jura) présente beaucoup de points communs avec celle des peuplements d'oiseaux.

Les plantations, le plus souvent pratiquées avec des essences d'origine exogène, présentent des particularités. Lorsqu'il s'agit des résineux introduits dans les forêts de basse altitude, le traitement équienne est très largement pratiqué. Dans le cas le plus courant en France, celui des plantations d'épicéa et de sapin de Douglas, les auteurs y observent, sauf dans la période pion-

nière des toutes premières années, une diversité avienne amoindrie (Baguette *et al.* 1994, Lebreton *et al.* 1987(a) et (b), Marion *et al.* 2001). Deux facteurs défavorables y ajoutent leurs effets : d'une part ces plantations sont maintenues dans la période de forte production et de faible biodiversité (figure 1) et d'autre part l'épicéa et le douglas sont des essences très dominantes, qui éliminent la concurrence et toute végétation au sol lorsqu'elles sont cultivées en peuplements équiennes serrés. L'étude de quelques vieilles parcelles « oubliées » au-delà de l'âge d'exploitation habituel laisse penser que les plantations sont en fait exploitées avant d'atteindre le deuxième maximum de biodiversité, classique dans les forêts plus naturelles. De même, de rares parties exploitées en irrégulier ont une diversité avienne un peu plus forte qu'en équienne (Lebreton (b), Marion *et al.* 2001). Certains forestiers estiment qu'en douglasaie irrégulière la production est tout à fait compatible avec le maintien d'un contingent de très gros arbres et d'une certaine représentation du hêtre (Susse 2011), avec des effets sur la biodiversité certainement positifs mais encore insuffisamment connus.

Le cas des plantations de pin sylvestre des Vosges du Nord est un peu différent : le pin sylvestre y est presque indigène et ses peuplements tolèrent la présence d'un sous-étage de feuillus. Les peuplements

d'oiseaux y sont aussi denses et divers que dans diverses forêts feuillues (Muller 1988). Dans les peupleraies, la situation est encore différente, avec un âge d'exploitation très précoce et des arbres laissant passer beaucoup de lumière, d'où des strates herbacée et buissonnante denses. Ces milieux peuvent être riches en oiseaux dans les cas où l'exploitant respecte ces strates inférieures (Frochot et al. 2003, Godreau 1998).

En conclusion

Remarquons que de nombreuses espèces d'oiseaux vivent en forêt, en permanence ou temporairement. Leurs adaptations au milieu forestier sont très diverses, de sorte que chaque mode de gestion détermine un type de peuplement avien et, le plus souvent, favorise certaines espèces plutôt que d'autres (Muller 1995). Les études menées dans de nombreuses successions montrent bien l'intérêt de considérer la biodiversité non seulement à l'échelle ponctuelle mais aussi à celle des massifs forestiers entiers, en se référant à une forêt naturelle soumise à des perturbations fonctionnant elles aussi à diverses échelles.

Nous disposons aujourd'hui de nombreux travaux ornithologiques décrivant diverses situations forestières. Dans les forêts de production de plaine, on peut souhaiter que des études accompagnent maintenant les nouvelles pratiques de gestion. En particulier, il serait utile de mieux quantifier sur des superficies appréciables l'avifaune des peuplements mélangés (aussi bien en âges qu'en essences, conifères-feuillus notamment), de mesurer l'impact des îlots de vieux bois ou de s'intéresser à des régimes de perturbation favorables à la diversité forestière toute entière (Brawn et al. 2001). Enfin, il ne faut pas oublier que les oiseaux ne se contentent pas de nicher en forêt : cet habitat, très important aussi aux époques des passages et en hiver, mérite en toutes saisons des efforts d'investigation de la part des ornithologues.

Professeur Bernard FROCHOT
bernard.frochot@orange.fr



Y. Tardieu, LPO

Bibliographie

Attwill P., 1994. The disturbance of forest ecosystems : the ecological basis for conservative management. *Forest Ecology and Management*, vol. 63 pp.247-300

Baguette M., Deceuninck B., Muller Y., 1994. Effect of spruce afforestation on bird community dynamics in a broad-leaved forest area. *Acta Oecologica*, vol. 15 pp. 275-288

Benyacoub S., 1993. Ecologie de l'avifaune forestière nicheuse de la région d'El Kala (Nord-Est algérien). Thèse Univ. Bourgogne, Dijon.

Blondel J., Frochot B., 1972. Pourquoi les oiseaux migrent ? *La Recherche*, n° 25 pp. 621-629.

Blondel J., 1988. Biogéographie évolutive à différentes échelles : l'histoire des avifaunes méditerranéennes. In : H. Ouellet (ed), *Acta XIX Congr. Intern. Ornith.*, Ottawa, 1986. Pp.155-188

Blondel J. 1995. Biogéographie. Approche écologique et évolutive. Paris : Masson. 297 p.

Brawn J.D., Robinson S.K., Thompson F.R., 2001. The role of disturbance in the ecology and conservation of birds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* Vol. 32 pp.251-276

Delahaye L., 2001. Sélection de l'habitat par l'Engoulevent d'Europe *Caprimulgus europaeus* en Ardenne belge. *Alauda*, vol. 69 n° 1 p. 161

Ferry C., 1960. Recherches sur l'écologie des oiseaux forestiers en Bourgogne. I.- L'avifaune nidificatrice d'un taillis sous futaie de Querceto-carpinetum scilletsom... *Alauda*, vol.28 pp. 93-123

Ferry C., Blondel J., Frochot B., 1976. Plant successional stages and avifaunal structure on an island. *Proc. 16th Int. Ornith. Cong.* Pp. 643-653

- Ferry C., Frochot B., 1970. L'avifaune nidificatrice d'une forêt de chênes pédonculés en Bourgogne. Etude de deux successions écologiques. *La Terre et la Vie*, vol. 24 pp. 153-251
- Ferry C., Frochot B., 1974. L'influence du traitement forestier sur les oiseaux. *in* Pesson ed. *Ecologie forestière*. Gauthier-Villars. Pp. 309-326
- Ferry C., Frochot B., 1990. Bird communities of the forests of Burgundy and the Jura (Eastern France). *in* Keast A. ed. *Biogeography and ecology of forest bird communities*. SPB Academic Publishing. Pp. 183-195
- Frochot B., 1971. *Ecologie des oiseaux forestiers de Bourgogne et du Jura*. Thèse Doct. État, Université de Dijon.
- Frochot B. 1971. L'évolution saisonnière de l'avifaune dans une futaie de chênes en Bourgogne. *La Terre et la Vie*, 1971, pp.145-182
- Frochot B. 1987. Synergism in bird communities : a method to measure edge effect. *Acta oecologica, Oecologia Generalis*, vol. 8 pp. 253-258
- Frochot B., Faivre B., Godreau V., Roche J., 2003. Les oiseaux dans la ripisylve. *In* : Les forêts riveraines de cours d'eau, *Ecologie, fonctions et gestion*. Piegay H., Pautou G. et Ruffinoni C. éditeurs, IDF Paris. Pp. 156-168
- Frochot B., Ferry C. 1987. Avifaune des forêts bourguignonnes. *Aves*, n° spécial «Avifaune forestière», pp. 17-23
- Frochot B., Lobreau J.-P., 1987. Etude quantitative de l'effet de lisière sur les populations d'oiseaux : définitions et principes méthodologiques. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, suppl. 4 pp. 7-15
- Frochot B., Marion P., Ferry C. 2007. Les oiseaux forestiers du Morvan. *Rev. Sci. Bourgogne- Nature* n° 3-2007 pp. 127-131
- Glowacinski Z., 1975. Succession of bird communities in the Niepolomice forest (Southern Poland). *Ekologia Polska*, vol. 28 pp. 71-94
- Godreau V., 1998. Impacts des changements d'occupation des sols et de la populiculture sur les peuplements aviens et floristiques en plaine alluviale. Exemple du Val de Saône inondable. Thèse Univ. Bourgogne, Dijon.
- Helle P. et Monkkonen M. 1990. Forest successions and bird communities : theoretical aspects and practical implications. *in* Keast A. ed. *Biogeography and ecology of forest bird communities*. SPB Academic Publishing. Pp. 299-318
- Keast A., 1990. Distribution and origins of forest birds. *in* Keast A. ed. *Biogeography and ecology of forest bird communities*. SPB Academic Publishing. Pp. 45-59
- Lack D., 1933. Habitat selection in birds with special reference to the effects of afforestation on the Breckland avifauna. *J. Anim. Ecol.* Vol.2 pp. 239-262
- Lebreton Ph., Pont B. 1987 (a). Avifaune et altérations forestières. I. L'avifaune des boisements résineux du Haut-Beaujolais. *Considérations générales*. *Acta oecologica, Oecologia Generalis*, vol. 8 pp. 227-235
- Lebreton Ph., Broyer J., Pont B., 1987 (b). Avifaune et altérations forestières. II. L'avifaune de boisements résineux du Haut-Beaujolais. *Relations structurales végétation-avifaune*. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, suppl. 4 pp. 71-81
- Marion P., Frochot B., 2001. L'avifaune nicheuse de la succession écologique du Sapin de Douglas en Morvan. *Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie)*, vol. 56 n°1, pp. 53-79
- Mora F., 2002. Contribution au suivi des variations spatio-temporelles de la fraction circulante des peuplements d'invertébrés épigés en système forestier caducifolié européen (massif de Chaux, France, Doubs et Jura). Thèse univ. Besançon, 269 p.
- Muller Y., 1987. L'avifaune nicheuse des deux successions écologiques du pin sylvestre et du hêtre dans les Vosges du Nord. *Acta oecologica, Oecol. Gener.* vol. 8 pp. 185-189
- Muller Y., 1988. Recherches sur l'écologie des oiseaux forestiers des Vosges du Nord. IV. Étude de l'avifaune nicheuse de la succession du Pin sylvestre. *L'Oiseau et R.F.O.* vol. 58 pp. 89-112
- Muller Y., 1990. Recherches sur l'écologie des oiseaux forestiers des Vosges du Nord. V. Étude de l'avifaune nicheuse de la succession du hêtre. *Le Gerfaut* vol. 80 pp. 73-105
- Muller Y., 1995. Influence de la structure du peuplement forestier sur l'avifaune nicheuse. *Bulletin technique ONF* n° 28 pp. 39-48
- Muller Y., 1999. Recherches sur l'écologie des oiseaux forestiers des Vosges du Nord. VII : Étude de l'effet de lisière. *Ciconia* vol. 23 pp. 51-75
- Muller Y. 2002. L'ouragan Lothar et l'avifaune forestière nicheuse. I. Effets immédiats dans deux zones fortement perturbées. *Ciconia* vol. 26 n°2 pp. 73-84
- Paquet J.-Y., Vandevyvre X., Delahaye L., Delvingt W., 2003. Les coupes forestières comme habitat de substitution pour l'avifaune dans les forêts d'épicéas de l'Ardenne belge. *Actes 27° Coll. Francophone Ornith.* 2002, SEOF et LPO Alsace. Pp. 284-285
- Prodon R., Lebreton D., 1981. « Breeding avifauna of a Mediterranean succession, the Holm Oak and Cork Oak series in the eastern Pyrénées. I. : Analysis and modelling of the structure gradient ». *Oikos*, vol. 37 pp. 21-38
- Susse R. 2011. Quelle sylviculture pour le Morvan ? *Cahiers sci. du Parc* n° 10, *Rev. Sci. Bourgogne-Nature*, hors-série 9 pp. 182-184
- Zollinger J.-L. 1994. Coupe rase en forêt et avifaune. *Nos Oiseaux*, vol. 42 pp. 441-460