4.3

Actes du 39e colloque interrégional d'ornithologie,
Yverdon-les-Bains (Suisse), 1999.
Nos Oiseaux, suppl. 5, pp. 53-72 (2001)

Influence du fauchage des marais sur la répartition et la densité des oiseaux nicheurs de la Grande Cariçaie

Michel ANTONIAZZA[1] & Alexandre MAILLEFER[2]

La ceinture marécageuse de la rive sud du lac de Neuchâtel s'est développée à la fin du XIXe siècle sur des grèves sablonneuses exondées par un abaissement artificiel de 2,7 mètres du niveau du lac. Depuis 1970, son évolution spontanée vers la forêt s'est accélérée suite à une stabilisation artificielle des fluctuations du lac. Depuis 1982, les cantons de Vaud et de Fribourg, propriétaires du sol, ont confié la conservation des marais à *Pro Natura* et au WWF. Un entretien systématique a été organisé; une des principales mesures consiste à faucher les marais par parcelles non contiguës de 2 à 4 hectares, pour freiner le dépôt de litière au sol.

Un programme de suivi des incidences des mesures d'entretien sur la végétation et la faune a été organisé. Pour les oiseaux, 3 zones de 17,5, 16,5 et 10 hectares sont recensées annuellement par plan quadrillé depuis respectivement 15, 13 et 12 ans. La première est située dans une zone de fauchage triennal, la seconde dans une zone de fauchage quadriennal et la troisième dans une zone-témoin non entretenue. Malgré que la nature de la végétation ne soit pas homogène dans ces 3 parcelles, on peut mesurer l'influence du fauchage sur la répartition et la densité des oiseaux nicheurs.

L'habitat des espèces n'a pas été modifié par le fauchage et l'optimum de reproduction de chaque espèce reste principalement influencé par la nature du couvert végétal (roseaux, laîches) et le niveau d'inondation. Le fauchage a une forte influence sur la répartition des nicheurs qui devient très hétérogène. Les parcelles d'An 1 (fauchées l'hiver précédent) sont quasi désertées. Toutes les espèces recolonisent les marais dès l'An 2, mais elles se concentrent sur les parcelles les plus âgées (An 3, 4 ou témoins). En comparant ces résultats avec ceux, ponctuels, mesurés en 1976 avant l'organisation du fauchage, on constate que les densités d'ensemble sont restées stables, les pertes sur les parcelles les plus récemment fauchées étant compensées par une plus forte concentration de nicheurs sur les parcelles les plus âgées.

En 15 ans, les densités spécifiques ont fortement fluctué, mais sans tendance évidente à la progression ou à la régression. Cette stabilité d'ensemble est conforme aux buts de protection qui visaient à une conservation du milieu. D'autres mesures d'entretien plus ponctuelles comme le recreusage d'étangs ou la revitalisation de roselières ont un effet positif plus marqué sur les oiseaux, car elles rajeunissent le milieu et le rendent plus favorable à une majorité d'espèces.

Introduction

La Grande Cariçaie

La ceinture marécageuse de la Grande Cariçaie s'étend sur une longueur de quelque 40 km entre Yverdon-les-Bains au sud-ouest et le canal de la Thielle au nord-est, sur la rive sud-est du lac de Neuchâtel (fig. 1). Elle s'est développée à la fin du XIXe siècle sur des grèves sablonneuses exondées par un abaissement artificiel de 2,7 m du niveau du lac.

La végétation pionnière d'origine a rapidement évolué vers des milieux palustres. Actuellement, les marais couvrent 750 ha et les forêts riveraines 800 ha. Le milieu naturel est complété en aval par 2300 ha de hauts-fonds lacustres en partie colonisés par des herbiers de macrophytes (surtout des potamots et des characées) et côté amont par 300 ha de forêts de pente, qui ont colonisé des falaises de molasse de l'ancien rivage du lac. Les marais se composent actuellement de 30% de roselières, de 50% de prairies à

[1] Travail de terrain et rédaction
[2] Statistiques et figures

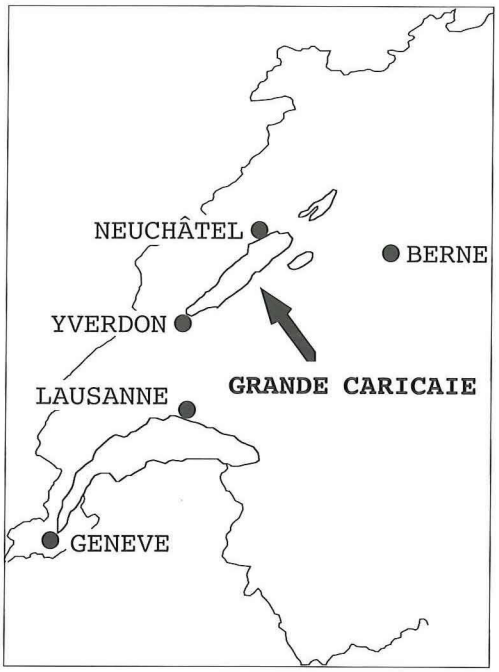

Fig. 1 – La Grande Cariçaie, sur la rive sud-est du lac de Neuchâtel.

grands carex et de 20% de prairies à petits carex, d'où le nom de Grande Cariçaie, sous lequel ces rives sont aujourd'hui connues.

A partir de 1970, l'évolution spontanée des marais vers la forêt a été accélérée par une stabilisation artificielle et renforcée des fluctuations du lac (fig. 2). Afin de sauvegarder des marais non boisés, la Grande Cariçaie constituant le plus grand marais lacustre de Suisse, les cantons de Vaud et de Fribourg, propriétaires du sol, ont confié en 1982 par convention la conservation de ces milieux à *Pro Natura* et au WWF. Emanation de cette convention, le Groupe d'étude et de gestion de la Grande Cariçaie a organisé à partir de 1982 un entretien systématique des marais.

Entretien des zones naturelles et suivis

L'entretien des marais est principalement assuré par fauchage et évacuation de la litière, afin de limiter son dépôt au sol.

Cet entretien est pratiqué hors période de reproduction par parcelles non contiguës de 2 à 4 ha, sur une surface totale annuelle d'environ 120 ha, principalement au rythme d'une fois tous les 3 et parfois 4 ans, avec une machine spéciale équipée de chenilles. Plusieurs zones-témoins non entretenues servent de référence pour le suivi scientifique.

Un suivi scientifique important accompagne les mesures d'entretien; il est destiné à vérifier que des interventions parfois lourdes sur le milieu servent bien les buts de protection fixés, et en particulier assurent la pérennité des communautés végétales et animales riveraines.

Ces suivis portent sur la végétation, les batraciens, les oiseaux et certains groupes d'invertébrés. En ce qui concerne les oiseaux, on a cherché à déterminer en priorité l'influence du fauchage triennal ou quadriennal sur les espèces nicheuses les plus communes du marais, par l'intermédiaire du recensement de 3 zones de 10 à 17,5 ha chacune, par la méthode des plans quadrillés (POUGH 1951). Ce programme a débuté en 1985.

Le recensement par plan quadrillé n'est cependant possible que sur des surfaces restreintes et ne convient pas au suivi d'espèces plus rares, ni à celui des espèces coloniales, ni enfin aux oiseaux d'eau en général. Des recensements élargis à l'ensemble de la Rive Sud ont complété progressivement les recensements par plans quadrillés et fournissent annuellement des données sur la nidification et l'estivage des oiseaux d'eau (par exemple: JEANNERAT & ANTONIAZZA 1999) et sur les espèces caractéristiques ou rares qui nichent dans les différents milieux riverains (par exemple: ANTONIAZZA & JEANNERAT 1999).

La présente publication est centrée sur la question de l'influence du fauchage au niveau de la répartition et de la densité des espèces nicheuses les plus communes des marais. Elle présentera aussi les fluctuations d'abondance de ces espèces au cours des 12 à 15 ans de suivi. Elle discutera des fluctuations observées et cherchera à établir si elles expriment des changements durables au niveau des populations, et si ceux-ci peuvent être attribués aux mesures d'entretien. Elle discutera enfin du bien-fondé du fauchage des marais du point de vue de la conservation de leurs espèces d'oiseaux nicheurs.

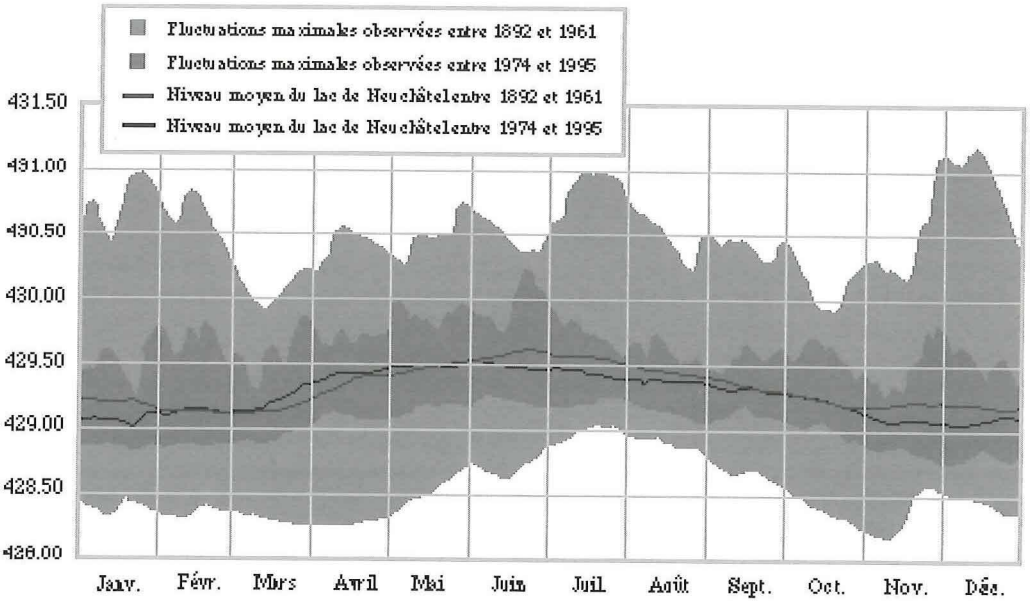

Fig. 2 – Stabilisation des eaux du lac depuis 1974.

Parcelles d'étude, méthodes, espèces considérées

Parcelles recensées

Trois zones d'étude ont été choisies en fonction du type de fauchage (3, 4 ans ou témoins non entretenues) et de la nature du couvert végétal, afin de constituer un échantillonnage équilibré des milieux. Elles couvrent ensemble 44,3 ha. Il n'a toutefois pas été possible de trouver deux portions de rive semblables au point de vue de leur zonation végétale, et qui permettraient de comparer leur avifaune avec et sans fauchages.

A **Cheyres**, la zone est étudiée par plan quadrillé depuis 1985. Elle couvre 17,5 ha et comprend 5 parcelles, soit une zone-témoin non entretenue de 3,5 ha et 4 parcelles entretenues de respectivement 3,5 ha, 4,1 ha, 3,6 ha et 2,8 ha, fauchées à rythme triennal.

La végétation est composée essentiellement de prairies à laîches, soit de 2 ha de petites laîches et 13,5 ha de grandes laîches ; elle comprend également 2 ha de roselières. Ces milieux ne sont généralement inondés que de quelques centimètres d'eau provenant de précipitations ou de ruissellements en provenance de l'amont. Elles sont très rarement inondées directement par le lac.

A **Gletterens** (fig. 3), la zone est étudiée par plan quadrillé depuis 1987. Elle couvre 16,6 hectares et comprend également 5 parcelles de respectivement 3,8 ha, 3,6 ha, 3,5 ha, 3 ha et 2,7 ha fauchées à rythme triennal jusqu'en 1991, et quadriennal depuis.

La végétation se compose essentiellement de 14 ha de prairies à grandes laîches de faciès humide, riche en roseaux. Elle comprend également 2 surfaces de roselières sur le delta d'un ruisseau et au bord du lac (total : 2 ha) et une ceinture étroite de 0,5 ha de prairie à petites laîches en lisière de forêt. Ces prairies sont généralement inondées directement par le lac aux cotes moyennes printanières.

A **Chevroux**, la zone est étudiée par plan quadrillé depuis 1988. Elle couvre 10,2 ha entièrement situés en zone-témoin sans entretien. La végétation est celle des faciès les plus humides de la zonation ; elle comprend 5,6 ha de roselières et 3,6 ha de prairies à

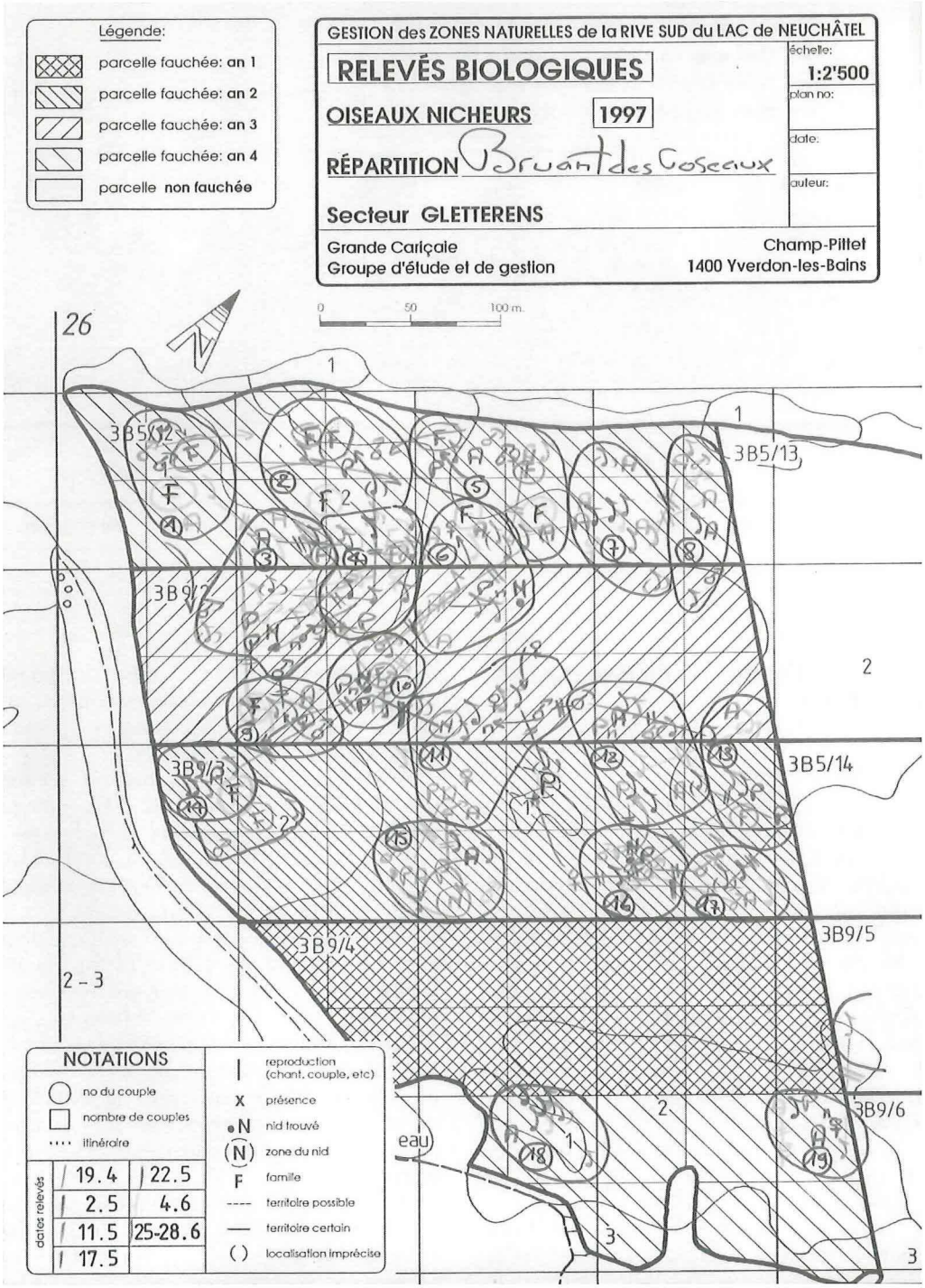

Fig. 3 – Exemple de résultats obtenus par plan quadrillé. Bruant des roseaux *Emberiza schoeniclus*. Gletterens 1997.

grandes laîches inondées. Les prairies à petites laîches couvrent en tout 1 ha en lisière de forêt.

Méthode des plans quadrillés

La méthode des plans quadrillés (POUGH 1951) consiste à parcourir un nombre de fois suffisant (en général de 8 à 12 fois) la surface choisie et à reporter sur plan les contacts visuels et auditifs obtenus avec les oiseaux potentiellement nicheurs du milieu. Ceux-ci défendent alors un territoire dans lequel est établi un nid. En superposant les observations notées à chaque passage, on peut délimiter les territoires et en déterminer le nombre. Cette méthode s'applique en priorité aux passereaux territoriaux pour lesquels on obtient des densités dites absolues de nicheurs. Pour les autres, en particulier les espèces à domaine vital étendu, pour les espèces coloniales et enfin pour les espèces qui ne défendent pas un territoire à proprement parler, leur recensement précis est plus difficile. Mais la présence régulière de l'observateur dans un périmètre d'étude restreint permet également d'estimer leur abondance relative.

Travail de terrain

Cette méthode a dû être en partie adaptée au cas particulier de la Grande Cariçaie (ANTONIAZZA 1979). En l'absence de points de repère, les zones d'étude sont entièrement quadrillées d'un réseau de perches colorées de 50x50 m, construit à partir des limites des parcelles de fauche (fig. 3) et le long desquels l'observateur progresse. Il relève sur un plan unique l'emplacement des contacts qu'il obtient avec l'ensemble des espèces. A la différence de la méthode standard (BLONDEL 1969), plusieurs contacts peuvent être pris en considération pour un même individu ou couple, l'espacement entre les lignes de recensement n'étant que de 50 m. Mais pour faciliter l'interprétation ultérieure, les contacts sont notés d'une couleur différente à partir de chaque ligne d'itinéraire.

Chaque zone d'étude est normalement parcourue 8 fois par saison de reproduction entre mi-avril et début juillet à intervalle d'environ 10 jours. Les recensements se font par temps calme et doux durant 2 à 4 heures dès le lever du jour ou avant la nuit. Les recensements ont en effet un rendement équivalent le matin et le soir dans les marais (ANTONIAZZA 1979).

Exploitation des résultats

L'exploitation des résultats suit également la méthode classique des plans quadrillés (POUGH 1951 ; BLONDEL 1969), adaptée au cas particulier de notre étude. Au terme de la saison, les contacts sont triés espèce par espèce ; l'ensemble des contacts obtenus pour une espèce est reporté sur un nouveau plan à partir duquel est faite l'interprétation. Conformément à la méthode des plans quadrillés, on utilise un test de validité (BLONDEL 1969) qui permet de distinguer les couples possibles des couples certains en se fondant sur le nombre et la qualité des contacts obtenus.

Un tableau annuel de synthèse (tabl.1) regroupe les résultats de chaque zone d'étude en fonction des parcelles de fauche. De nombreux territoires se trouvent évidemment à cheval sur 2 parcelles de fauche ou en limite de la zone d'étude. C'est pourquoi, contrairement à la méthode classique qui ne distingue que des couples entiers ou des demi-couples, la répartition entre parcelles s'effectue jusqu'au 1/4 de couple. On compte un 1/2 couple sur chacune des parcelles (ou pour la zone d'étude) si les contacts sont répartis de 25 à 75 % entre les 2 parcelles et que l'emplacement du nid n'est pas connu. On compte un 1/4 couple si le nombre de contacts dans la parcelle est inférieur à 25 % ou que l'emplacement du nid est à l'extérieur de la parcelle considérée ; il est compté comme 3/4 couple dans le cas inverse (plus de 75 % des contacts, ou nid à l'intérieur de la parcelle). Comme l'influence du fauchage est susceptible de se marquer différemment suivant les strates où les oiseaux construisent leurs nids, les espèces sont réparties en trois groupes dans le tableau, en fonction de la strate d'édification de leurs nids. On distingue les espèces de la strate supérieure construisant leurs nids entre les tiges de roseaux (rousserolles *Acrocephalus sp.* et Blongios *Ixobrychus minutus*), les espèces de la strate moyenne établissant leurs nids dans les cariçaies ou dans la litière des marais (la

Tabl. 1 – Exemple d'un tableau annuel de synthèse. Nombre de couples et densités par hectare des oiseaux nicheurs sur la parcelle d'étude de Glettérens en 1997.

Parcelle	3B5/12		3 B9/2		3B9/3		3B9/4A		3B9/4B		Total	
Année de fauche	An 4		An 3		An 2		An 1		An 4			
Surface (ha)	3,8		3,6		3,5		3		2,7		16,6	
	nb	D/ha	nb	D/ha	nb	D/ha	nb	D/ha	nb	D/ha	nb	D/ha
Rousserolle effarvatte	33	8,7	12	3,3	6-7	1,9	3-4	1,2	13	4,8	67-69	4,1
Rousserolle turdoïde	1	0,3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,06
Blongios nain	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total nicheurs de la strate supérieure	**34**	**8,9**	**12**	**3,3**	**6-7**	**1,9**	**3-4**	**1,2**	**13**	**4,8**	**68-70**	**4,16**
Râle d'eau	1	0,3	0	0	1	0,3	0	0	1	0,4	3	0,18
Locustelle luscinioïde	5,5	1,4	6	1,7	2,5	0,7	0	0	2	0,7	16	0,96
Locustelle tachetée	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,4	1	0,06
Panure à moustaches	1	0,3	1	0,3	0	0	0	0	0	0	2	0,12
Bruant des roseaux	6	1,6	5,25	1,5	5,45	1,6	0	0	2	0,7	19	1,14
Canard colvert	1	0,3	1-2	0,4	1	0,3	1	0,3	0	0	4-5	0,27
Nette rousse	0-1	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0-1	0,03
Vanneau huppé	0	0	0	0	0	0	1	0,3	0	0	0	0,06
Pouillot fitis	0	0	0	0	1	0,3	1	0,3	0	0	2	0,12
Total nicheurs de la strate moyenne	**14,5 -15,5**	**3,95**	**13,25 -14,25**	**3,82**	**11,75**	**3,36**	**3**	**1,0**	**6**	**2,2**	**47-49**	**2,89**
Grèbe castagneux	1	0,3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,06
Gallinule poule d'eau	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Foulque	2-3	0,4	1	0,3	0	0	1	0,3	0	0	4-5	0,27
Grèbe huppé	1-3	0,5	0		0	0	0	0	0	0	1-3	0,12
Total nicheurs de la strate inférieure	**4–7**	**1,45**	**1**	**0,3**	**0**	**0**	**1**	**0,3**	**0**	**0**	**6–9**	**0,45**
Total général	**52,5 -56,5**	**14,3**	**26,25 -27,25**	**7,4**	**17,75 -18,75**	**5,2**	**7-8**	**2,5**	**19**	**7,03**	**121 128**	**7,5**

plupart des espèces palustres) et enfin les espèces établissant leur nid sur l'eau (grèbes, Foulque *Fulica atra* et Gallinule poule d'eau *Gallinula chloropus*).

Les résultats sont exprimés en nombre de couples par parcelle de fauche et en densité par hectare afin de permettre la comparaison entre parcelles de surfaces différentes. Le tableau indique également le nombre d'années depuis le dernier fauchage. La parcelle est dite d'An 1 le printemps qui suit le fauchage hivernal, d'An 2 l'année suivante, etc. En principe, le fauchage a été systématique et régulier. Mais il y a eu quelques perturbations, en particulier en raison de l'interruption forcée du programme de fauchage en 1991-1992, la faucheuse ayant brûlé. Il en a résulté des décalages pour les 4 saisons suivantes, avec des parcelles respectivement d'An 4 et d'An 5 dans les zones de fauchages triennal et quadriennal. Il a évidemment été tenu compte de ces parcelles dans le calcul de la densité totale de la zone d'étude, mais on a renoncé à analyser la densité de ces parcelles à végétation plus ancienne, en raison du faible échantillon qu'elles représentaient.

Afin de déterminer l'influence du fauchage sur les oiseaux nicheurs de nos zones d'étude, on a calculé une densité moyenne par année de fauche (An 1, 2, 3, 4), à partir des résultats cumulés sur 15 ans à Cheyres et sur 13 ans à Gletterens. Comme chaque parcelle de fauche est successivement d'An 1, 2, etc., l'influence de la nature du couvert végétal propre à chaque parcelle est neutralisée, et les résultats moyens peuvent être directement comparés au sein d'une même zone d'étude.

Le suivi portant sur 15 ans à Cheyres, 13 ans à Gletterens et 12 ans à Chevroux, cette publication présente également les fluctuations de densités observées sur chaque zone d'étude pour un choix d'espèces nicheuses. Il s'agit de densités moyennes pour l'ensemble de la zone d'étude. Les résultats permettront de déceler des tendances évolutives significatives au sein des populations nicheuses et de discuter de leurs liens éventuels avec le fauchage systématique du marais. Les densités pourront également être comparées avec celles observées en 1976 (ANTONIAZZA 1979) avant que ne débutent les fauchages.

Analyse des données

Comparaison de la densité des nicheurs selon l'âge de la végétation de la parcelle

Pour comparer la densité des espèces nicheuses en fonction de l'âge de la végétation des parcelles, nous avons utilisé les tests de permutations ou randomization (MANLY 1997). La différence entre les moyennes de densité des parcelles a été utilisée pour comparer les paires d'échantillons. Pour chaque comparaison, 1000 permutations aléatoires ont été réalisées. Un seuil de confiance de 1-a = 0,95 a été retenu, au-delà duquel les différences entre les échantillons sont significatives. Comme nous effectuons 3 comparaisons pour chaque échantillon, le seuil de confiance doit être corrigé. Nous avons appliqué la méthode de Bonferroni (SOKAL & ROHLF 1995) pour corriger la valeur de a de la manière suivante a' = a/3, qui nous donne un nouveau seuil de confiance de 1-a' = 0,983. Les résultats sont présentés dans le tableau 2.

Evolution de la densité des nicheurs

En partant de l'hypothèse que sur un petit nombre d'années, la tendance évolutive des populations se comporte de manière linéaire, la fluctuation du nombre des nicheurs au cours du temps a été évaluée à l'aide de régressions simples (DRAPER & SMITH 1981). Après ajustement d'une droite de régression, un test de t a été effectué pour déterminer si la pente de cette droite est significativement différente de 0, ce qui indique si on peut ou non constater une variation significative dans les effectifs des nicheurs. Les résultats sont présentés dans le tableau 2.

Espèces considérées

L'analyse des variations de densités en fonction de la fauche porte sur les 5 espèces suivantes : la Rousserolle effarvatte *Acrocephalus scirpaceus*, le Râle d'eau *Rallus aquaticus*, les Locustelles luscinioïde *Locustella luscinioides* et tachetée *Locustella naevia* et le Bruant des roseaux *Emberiza schoeniclus*. Pour la Panure à moustaches *Panurus biarmicus*, on s'est limité à analyser ses fluctuations d'abondance. Ces 6 espèces sont dites dominantes, à savoir qu'elles représentent plus de

Tabl. 2 – Densité moyenne pour 10 ha, densités maximale et minimale observées (année), tendances à l'augmentation (+) ou à la régression (-) et signification statistique oui-non (niveau de confiance)

	Densité moyenne pour 10 ha	Densité minimale pour 10 ha	Densité maximale pour 10 ha	Tendance	Significatif
Rousserolle effarvatte					
Chevroux (1988-1999)	65,7	53,5 (89)	76,5 (96)	+	oui (0,041)
Gletterens (1987-1999)	43,5	33,0 (87)	55,1 (99)	+	oui (0,005)
Cheyres (1985-1999)	19,6	9,4 (85)	26,0 (95)	+	oui (0,049)
Râle d'eau					
Chevroux (1988-1999)	17,6	11,3 (99)	22,1 (95)	+	oui (0,045)
Gletterens (1987-1999)	5,4	1,8 (97)	9,6 (95)	-	non (0,112)
Cheyres (1985-1999)	2,8	1,2 (85)	4,6 (95)	+	oui (0,049)
Locustelle luscinioïde					
Chevroux (1988-1999)	15,4	5,9 (88)	20,6 (94)	+	non (0,114)
Gletterens (1987-1999)	10,4	5,0 (88)	15,5 (93)	+	non (0,225)
Cheyres (1985-1999)	4,0	1,7 (98)	6,9 (94)	+	non (0,362)
Locustelle tachetée					
Chevroux (1988-1999)	0,8	0	3,0 (90)	-	non (0,117)
Gletterens (1987-1999)	1,0	0	1,8 (99)	+	non (0,258)
Cheyres (1985-1999)	2,5	1,2 (97)	5,1 (87)	-	oui (0,001)
Bruant des roseaux					
Chevroux (1988-1999)	7,8	4,9 (88)	9,8 (90, 91)	+	non (0,740)
Gletterens (1987-1999)	9,3	6,0 (87, 88)	13,9 (94)	+	non (0,014)
Cheyres (1985-1999)	5,7	4,6 (85, 91)	7,4 (93)	+	non (0,029)
Panure à moustaches					
Chevroux (1988-1999)	10,4	4,8 (88)	16,7 (92)	-	oui (0,021)
Gletterens (1987-1999)	3,9	1,2 (97)	10,7 (88)	-	oui (0,000)

5% des nicheurs dans une au moins des zones d'étude (TURCEK 1956).

Rousserolle effarvatte. Elle construit son nid dans la strate supérieure de roseaux. C'est le passereau le plus commun de la Grande Cariçaie avec une population comprise entre 2000 et 2500 couples (ANTONIAZZA 1979). Sa densité décroît avec l'atterrissement et la raréfaction du roseau; elle peut être absente des parties les plus sèches de la zonation. Il n'est pas possible de délimiter des territoires par la méthode des plans quadrillés. Les densités sont calculées sur la moyenne des 3 totaux de chanteurs les plus élevés pour chacune des parcelles de fauche.

Râle d'eau. C'est un hôte répandu des roselières et des faciès inondés des cariçaies. La population de la Grande Cariçaie a été estimée à 150-200 couples (ANTONIAZZA 1979). Dans les zones où la densité est élevée, son recensement précis est délicat en raison des émissions vocales difficiles à distinguer entre mâles et femelles.

Locustelle luscinioïde. C'est également un oiseau répandu dans les roselières et dans la frange la plus humide des cariçaies. Sa population a été estimée entre 235 et 263 chanteurs en 1992 (AEBISCHER & ANTONIAZZA 1995). La méthode des plans quadrillés se prête bien à son recensement.

Locustelle tachetée. C'est un hôte des prairies à petites laîches. Sa population a été estimée à 40 chanteurs seulement en 1999 (ANTONIAZZA & JEANNERAT 1999) alors qu'elle était comprise entre 200 et 220 couples en 1976 (ANTONIAZZA 1979). La méthode de plans quadrillés se prête bien à son recensement, bien que l'espèce soit très discrète

(faible rendement) et se manifeste peu, notamment là où sa densité est basse.

Panure à moustaches. C'est un hôte répandu dans les faciès inondés des roselières et des cariçaies de la région de Chevroux et de Gletterens. Ses populations ont fortement fluctué durant la période du suivi. Son recensement précis est délicat en raison de sa nidification en colonies lâches ; le recensement par plans quadrillés ne permet qu'une estimation du nombre de couples, à moins que les sites des nids ne soient découverts.

Bruant des roseaux. C'est l'espèce la plus abondante des cariçaies dont elle occupe pratiquement la totalité des faciès. Sa population est estimée entre 600 et 800 couples ; elle se recense bien par la méthode des plans quadrillés.

Répartition des oiseaux en fonction du couvert végétal et du degré d'inondation du milieu

Dans la ceinture marécageuse de la Grande Cariçaie, l'habitat de nidification de chaque espèce dépend à la fois de la physionomie du couvert végétal et du degré d'inondation du milieu. ANTONIAZZA (1979) a décrit les habitats de reproduction de chaque espèce en fonction du milieu, avant que ne débute le fauchage systématique du marais.

On distingue les principaux milieux suivants :

- les eaux ouvertes (bord du lac et étangs) et la ceinture de roselières et de joncs qui colonise leurs abords immédiats ;
- les roselières intérieures ;
- les prairies à grandes laîches de faciès humide qui restent généralement inondées et riches en roseaux. La plus fréquente est la prairie à *Carex elata* avec sa structure typique en touradons (buttes) ;
- les prairies à marisque, dans des zones d'inondation variable, sont caractérisées par leurs enchevêtrements denses de feuilles rigides. Elles sont pauvres en roseaux ;
- les prairies à petites laîches ne sont que faiblement inondées et leur végétation est basse, comprise entre 0,2 et 0,4 m. Le roseau y devient rare et chétif.

La figure 4 montre les variations des densités d'oiseaux nicheurs en fonction des milieux décrits ci-dessus. Celles-ci sont maximales dans les parties les plus humides de la ceinture marécageuse et décroissent dans les parties plus sèches. Cette diminution s'explique aisément du fait que les espèces aquatiques ont une répartition limitée aux abords immédiats des eaux ouvertes et que les espèces de la roselière se raréfient dès que la

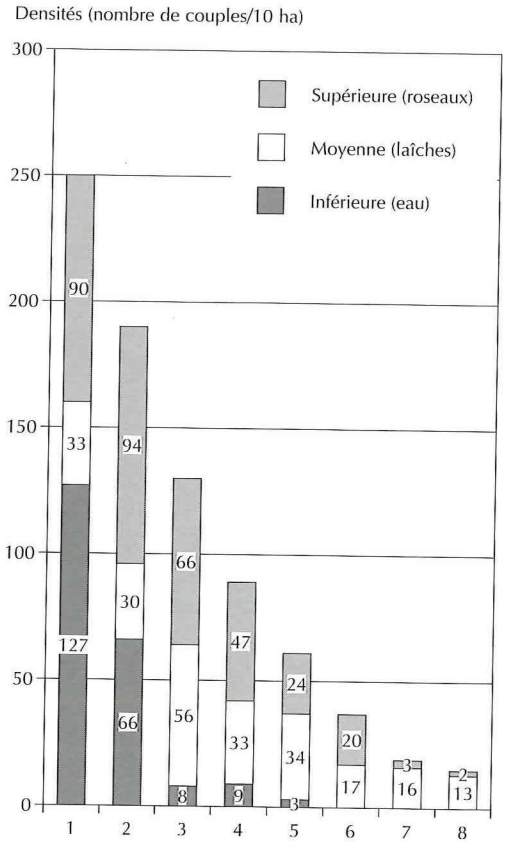

Fig. 4 – Diminution de la densité des nicheurs avec l'assèchement du milieu. Densités décroissantes dans les zones d'étude en fonction de leur degré d'inondation.
Légende : (1) Champ-Pittet, étangs et roselières (1976). (2) Yvonand, roselières lacustres (1976). (3) Chevroux, zone d'étude témoin (1988-1999). (4) Gletterens, zone d'étude entretenue (1987-1999). (5) Yvonand, cariçaies inondées (1976). (6) Cheyres, zone d'étude entretenue (1985-1999). (7) Cheseaux-Noréaz, cariçaies sèches (1976). (8) Champmartin, zone d'étude témoin (1995-1999).

densité et la vigueur du roseau décroît. Mais, même en ce qui concerne les espèces nicheuses de la cariçaie, on observe une plus forte densité dans les parties inondées. Les densités par milieux sont fondées sur les résultats des recensements effectués avant entretien des marais (ANTONIAZZA 1979).

Les résultats des zones étudiées par plans quadrillés ont été intégrés dans la figure en fonction de leurs degrés d'inondation respectifs : la zone témoin de Chevroux est la plus humide et possède la densité d'oiseaux la plus forte ; la zone de fauchage de Gletterens est essentiellement constituée de cariçaies de faciès humide et enfin la zone de Cheyres est moins inondée et accueille en conséquence une densité de nicheurs plus basse. Afin de disposer d'une référence en zone témoin plus sèche, un quatrième périmètre a été inscrit depuis 1995 au programme de suivi ; c'est la zone d'étude où la densité de nicheurs est la plus basse. Les densités indiquées sont celles mesurées en moyenne sur ces parcelles au cours de la présente étude.

Résultats

La première partie présentera les résultats traitant de la densité des oiseaux en fonction de l'année de fauche pour les plans quadrillés de Gletterens et de Cheyres. La seconde partie présentera les fluctuations d'abondance observées par espèce sur chacune des zones d'étude de Gletterens, de Cheyres et de Chevroux, prises dans leur totalité.

Densité des oiseaux en fonction de l'année de fauche des parcelles

Zone d'étude de Gletterens

La figure 5 présente les densités moyennes de nidification observées sur les parcelles de fauche d'An 1, 2, 3 ou 4 pour les espèces choisies. Le tableau 3 présente les résultats des tests de comparaison statistique.

Pour les cinq espèces, on constate que la densité des couples nicheurs est minimale l'année après le fauchage hivernal (An 1) ; l'espèce est soit totalement absente soit présente en très faible densité dans ces parcelles.

La densité de reproduction s'accroît dès la seconde année après le fauchage. L'accrois-

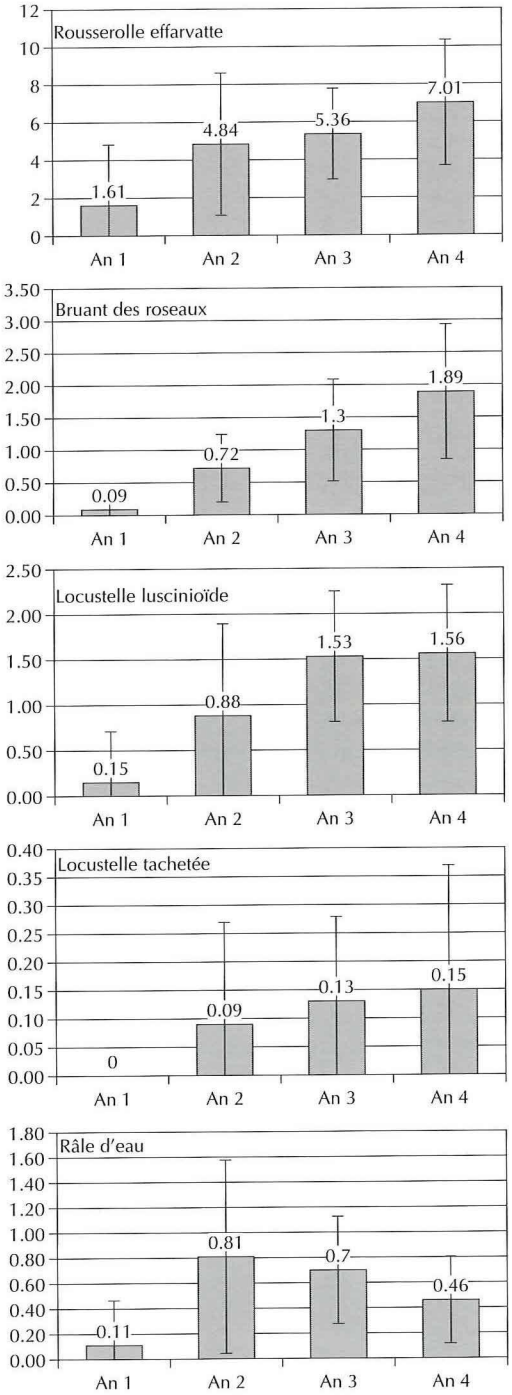

Fig. 5 – Densités des oiseaux, exprimées en nombre de couples/ha, en fonction de l'année de fauche des parcelles. Zone d'étude de Gletterens. 1987-1999.

Tabl. 3 – Niveaux de confiance des tests de comparaison de densités entre années de fauche dans les zones d'étude de Cheyres et de Gletterens. [Seuil de confiance = 0,95 (α = 0,05 ; α_{corr} = 0,016)**; Seuil de confiance = 0,9 (α = 0,1 ; α_{corr} = 0,033)*]

	Rousserolle effarvatte	Bruant des roseaux	Locustelle luscinioïde	Locustelle tachetée	Râle d'eau
Cheyres					
An 1-An 2	0**	0**	0**	0**	0,011**
An 1-An 3	0**	0**	0**	0**	0,008**
An 1-Témoin	0**	0**	0**	0**	0,553
An 2-An3	0,359	0,083	0,194	0,064	0,223
An 2-Témoin	0,298	0,004**	0,016**	0**	1,000
An 3-Témoin	0,472	0,060	0,060	0,033	1,000
Gletterens					
An 1-An 2	0,015**	0,001**	0,016**	0,032*	0,001**
An 1-An 3	0,013**	0**	0**	0,004**	0,001**
An 1-An 4	0,022*	0**	0**	0,018*	0,060
An 2-An 3	0,531	0,020*	0,094	0,147	0,648
An 2-An 4	0,267	0,002**	0,175	0,212	0,860
An 3-An 4	0,194	0,075	0,468	0,467	0,853

sement est significatif pour toutes les espèces, sauf pour la Locustelle tachetée. Cette espèce est rare et marginale dans la zone d'étude de Gletterens et l'on ne peut pas analyser l'influence du fauchage par son intermédiaire. La densité des couples nicheurs s'accroît encore entre la 2e et la 3e année après fauchage pour la Rousserolle effarvatte, la Locustelle luscinioïde et le Bruant des roseaux. Toutefois cette augmentation n'est statistiquement significative que pour le Bruant des roseaux. Elle l'est aussi entre An 2 et An 4. En ce qui concerne le Râle d'eau, on observe une densité maximale en An 2, puis une diminution en An 3 et en An 4, mais celle-ci n'est pas significative.

On observe enfin une densité maximale en An 4 pour la Rousserolle effarvatte et le Bruant des roseaux alors que les densités entre An 3 et An 4 sont égales pour la Locustelle luscinioïde. Ces différences ne sont pas significatives.

Zone d'étude de Cheyres

La figure 6 présente les densités moyennes des couples nicheurs observées en An 1, 2 et 3 ainsi que sur la parcelle-témoin de référence pour les mêmes espèces qu'à Gletterens. Le tableau 3 présente les résultats des tests de comparaison statistique.

La répartition des oiseaux en fonction des années de fauche présente une structure similaire à celle observée à Gletterens, avec une densité de reproduction minimale en An 1, aucun territoire de locustelles ou de Bruant des roseaux n'englobant de manière durable une zone fauchée l'hiver précédent.

Pour les cinq espèces, les densités croissent fortement dès la deuxième année après le fauchage. Les différences sont statistiquement significatives. Les densités croissent également entre la 2e et la 3e année. La différence est bien marquée pour les locustelles et le Bruant des roseaux, plus faibles pour les 2 autres espèces. Mais aucune de ces différences n'est statistiquement significative.

La parcelle-témoin possède les plus fortes densités de nidification pour les deux locustelles et le Bruant des roseaux. Pour la Rousserolle effarvatte, la densité en zone-témoin est légèrement inférieure à celle observée en moyenne sur les parcelles d'An 3. Enfin pour le Râle d'eau, la densité observée sur la zone-témoin est la plus basse, son couvert végétal très dense et son embroussaillement ne convenant guère à son installation. Aucune de ces différences n'est toutefois statistiquement significative. Les différences entre la parcelle-témoin et celles d'An 1 sont par contre significatives pour les 4 autres

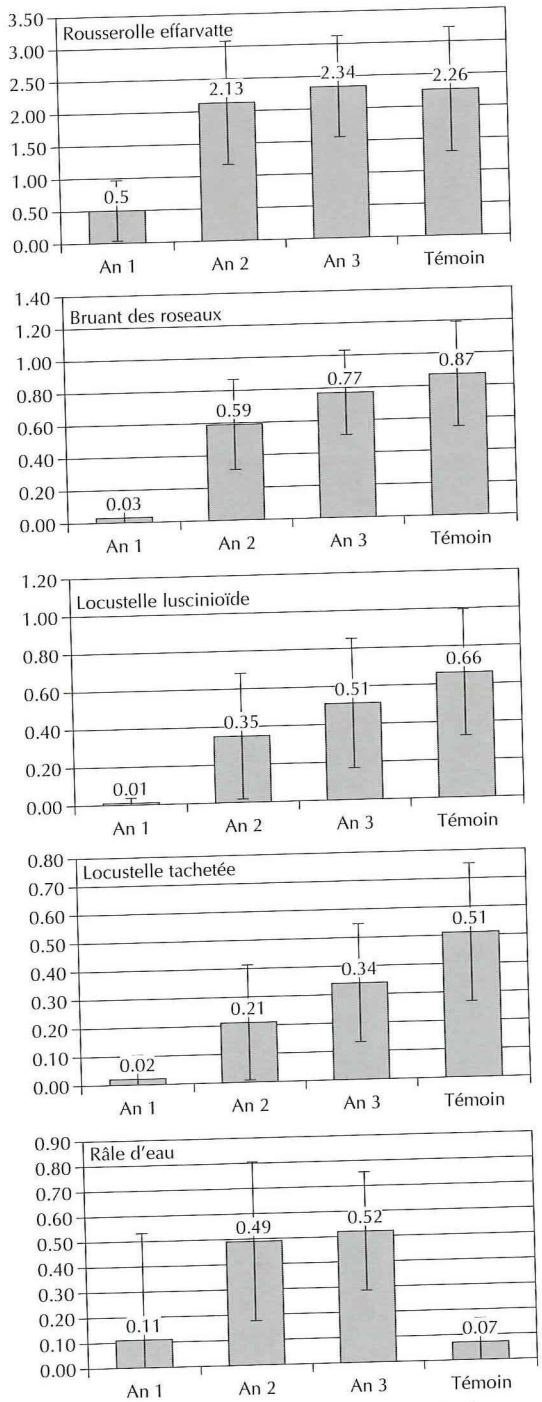

Fig. 6 – Densités des oiseaux, exprimées en nombre de couples/ha, en fonction de l'année de fauche des parcelles. Zone d'étude de Cheyres. 1985-1999.

espèces. Elles sont également significatives entre An 2 et témoin pour les deux locustelles et le Bruant des roseaux.

Fluctuations des densités de reproduction durant la période d'étude

La figure 7 synthétise les fluctuations de densités observées pour les 5 espèces principales ainsi que pour la Panure à moustaches dans les trois zones étudiées. Pour chaque espèce, nous donnons, dans le tableau 2, les densités moyennes, maximales et minimales observées. Nous présentons aussi les résultats de l'analyse par droites de régression des fluctuations observées et leur signification statistique vers l'augmentation ou la diminution des populations de ces espèces.

Rousserolle effarvatte. La densité moyenne est la plus élevée à Chevroux, la plus basse à Cheyres, conformément au gradient d'inondation et à la surface décroissante des roselières.

Les fluctuations d'abondance sont marquées, particulièrement à Cheyres.

Une tendance statistiquement significative à l'augmentation des nicheurs s'observe dans les 3 zones d'étude.

Râle d'eau. La densité moyenne est nettement plus élevée à Chevroux.

Les fluctuations d'abondance sont très marquées; les densités peuvent fluctuer du simple au double d'une année à l'autre.

L'analyse montre une tendance à la progression, statistiquement confirmée à Chevroux et à Cheyres, et une légère diminution, non significative, à Gletterens.

Locustelle luscinioïde. L'espèce est la plus abondante à Chevroux, la moins abondante à Cheyres, ce qui reflète l'habitat de reproduction de l'espèce qui est plutôt liée aux parties inondées de la ceinture marécageuse.

Les fluctuations d'abondance sont très marquées, du simple au triple.

L'analyse des fluctuations révèle une faible croissance des populations dans les 3 zones d'étude mais elle n'est pas significative; l'espèce est globalement stable.

Locustelle tachetée. L'espèce est la plus abondante à Cheyres, ce qui est conforme à son habitat centré sur les cariçaies de faciès sec.

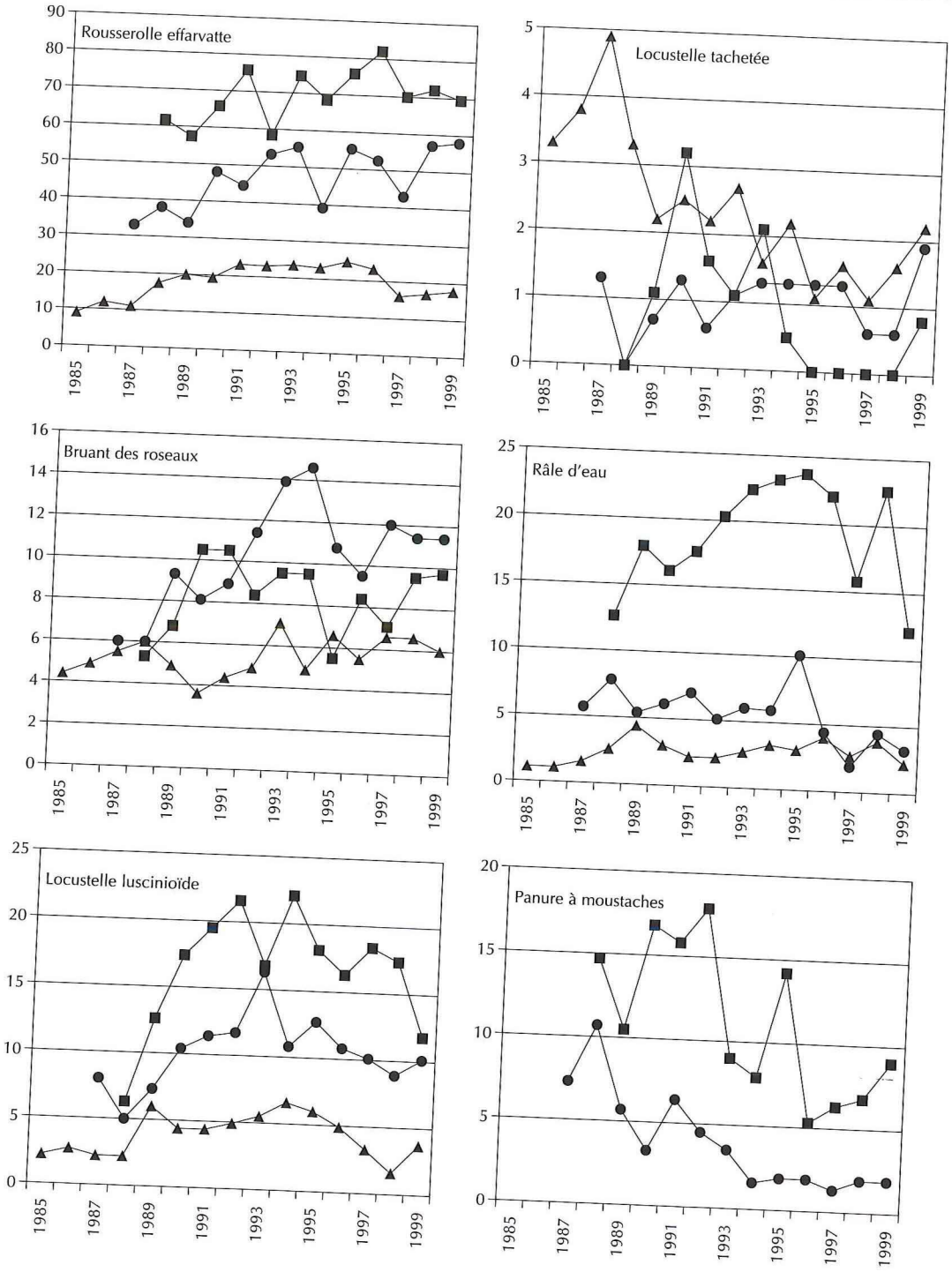

Fig. 7 – Fluctuations des densités, exprimées en nombre de couples par 10 ha, observées durant l'étude pour les 6 espèces analysées (■ = Chevroux ; ● = Gletterens ; ▲ = Cheyres).

Les fluctuations d'abondance sont marquées, du simple au triple.

L'espèce ne niche que marginalement dans les zones de Chevroux et de Gletterens, faute d'un habitat favorable assez étendu ; les densités y sont trop basses pour pouvoir analyser des tendances. Par contre, la régression est forte et hautement significative dans la zone d'étude de Cheyres.

Bruant des roseaux. L'espèce est la plus abondante à Gletterens.

Les fluctuations d'abondance sont marquées, du simple au double.

L'analyse des fluctuations montre une légère tendance à l'augmentation, statistiquement significative à Gletterens et à Cheyres.

Panure à moustaches. L'espèce est surtout abondante à Chevroux. Elle ne niche pas à Cheyres.

Les fluctuations de densité sont très marquées.

La tendance à la régression est hautement significative pendant la période d'étude, à Chevroux comme à Gletterens.

Discussion

Influence de fauchage sur la densité des oiseaux dans les zones entretenues

L'analyse montre que le fauchage des marais a une forte influence sur la répartition des nicheurs. Celle-ci devient très hétérogène car les oiseaux désertent les parcelles fauchées l'hiver précédent et se concentrent sur celles pourvues de végétation morte, et ceci d'une manière d'autant plus marquée que le dernier fauchage est plus ancien. L'oiseau choisit donc de préférence pour nicher les parcelles les plus âgées ; cette préférence est probablement liée à la structure de végétation plus complexe et à la densité de litière plus élevée comme l'ont montré les études sur la Luscinioïde (Aebischer & Meyer 1998).

Aucun territoire de nidification n'englobe les parcelles d'An 1, avant que leur végétation n'ait suffisamment repoussé. Avant juin, les observations réalisées sur l'ensemble de l'avifaune nicheuse n'ont permis d'établir la reproduction que du Canard colvert *Anas platyrhynchos* et du Vanneau huppé *Vanellus vanellus* sur les parcelles d'An 1, cette dernière espèce étant la seule presque exclusivement inféodée aux zones fauchées. Les espèces nichant sur l'eau (grèbes, Foulque) peuvent également coloniser les parcelles d'An 1, lorsque ces dernières sont inondées. Enfin, les parcelles d'An 1 sont partiellement recolonisées en juin-juillet par la Rousserolle effarvatte, qui y niche en faible densité. Par contre, si certains territoires de locustelles ou de Bruant des roseaux peuvent déborder sur les parcelles d'An 1 lors de la seconde nichée en juin-juillet, les nids découverts étaient systématiquement situés à l'intérieur des parcelles voisines, dont la végétation était d'An 2 au minimum.

Toutes les espèces recolonisent les marais dès la seconde année après la fauche. L'écart de densité entre An 1 et An 2 est marqué et statistiquement significatif pour les cinq espèces et sur les deux parcelles d'étude.

La comparaison entre An 2 et An 3 montre en règle générale une nouvelle progression des densités, mais celle-ci n'est pas systématique. Ainsi, pour le Râle d'eau, on observe au contraire une faible diminution de 0,1 couple/ha à Gletterens et une croissance infime de 0,03 couple/ha à Cheyres. Cette espèce ne paraît pas marquer de préférence entre parcelles entretenues, dès la seconde année après la fauche. Les autres espèces progressent, mais dans une mesure moindre que d'An 1 à An 2, même si l'écart de densité peut être net, comme pour la Locustelle luscinioïde (+0,7 couple/ha) ou le Bruant des roseaux (+0,6 couple/ha) à Gletterens. Mais aucune des différences de densités entre An 2 et An 3 n'est statistiquement confirmée.

A Gletterens, la comparaison entre An 3 et An 4 montre des écarts encore sensibles, bien que statistiquement non significatifs pour la Rousserolle effarvatte (+1,5 couple/ha) et le Bruant des roseaux (0,6 couple/ha), alors que les densités de la Locustelle luscinioïde sont égales pour An 3 et An 4. Enfin à Cheyres, la comparaison entre parcelles d'An 3 et la parcelle sans entretien montre des densités maximales en zone-témoin pour la Locustelle luscinioïde (+0,15 couple/ha), la Locustelle tachetée (0,17 couple/ha) et le Bruant des roseaux (0,10 couple/ha), non significatives.

Il y a donc globalement une tendance à l'augmentation des densités avec les années, même si celle-ci s'atténue dès la 3e saison après la fauche. Cette tendance est difficile à confirmer statistiquement, probablement en raison de la trop grande variation des densités d'une année à l'autre et aussi des variations d'une parcelle à l'autre, en raison de potentiels de reproduction très différents liés à la composition végétale.

Avec un rythme moyen de fauchage sur trois ans, ce constat pourrait porter à croire à une forte diminution du nombre des oiseaux nicheurs dans les zones entretenues, un tiers des marais étant déserté et un second tiers recolonisé mais avec des densités plus basses de nicheurs que dans les zones non entretenues.

Cette hypothèse heureusement ne se vérifie pas car on constate que ces déficits sont entièrement compensés par une concentration plus grande de nicheurs sur les parcelles dont la végétation est la plus âgée. Pour essayer de mettre en évidence ce phénomène de compensation, il est impossible de comparer les densités obtenues pendant cette étude avec celles mesurées ponctuellement en 1976, avant que ne débute l'entretien (ANTONIAZZA 1979).

Comparaison avec les densités mesurées en 1976

Les figures 8 et 9 comparent les densités moyennes observées par année de fauche sur les parcelles d'étude de Cheyres et de Gletterens pour le Bruant des roseaux et la Locustelle luscinioïde et la densité moyenne mesurée sur l'entier de la parcelle et sur des milieux de végétation similaire en 1976. On ne dispose pas toutefois de recensements avant fauchage sur les parcelles des plans quadrillés actuels (pas d'année zéro). Par contre, on dispose de densités moyennes par milieux, mesurées également par la méthode des plans quadrillés en 1976 (ANTONIAZZA 1979 & 1988).

En ce qui concerne la zone de Gletterens (fig. 9), on constate que les densités moyennes de Bruants des roseaux sur l'ensemble de la zone étudiée (donc en tenant compte des surfaces d'An 1 non colonisées) ont atteint 9,3 couples pour 10 ha et qu'elles avaient été estimées à 9 couples pour 10 ha en 1976. En ce qui concerne la Locustelle luscinioïde, la densité moyenne actuelle est de 10,4 couples pour 10 ha et avait été estimée à 9 en 1976. On observe donc globalement une densité moyenne stable entre 1976 et 1985-1999.

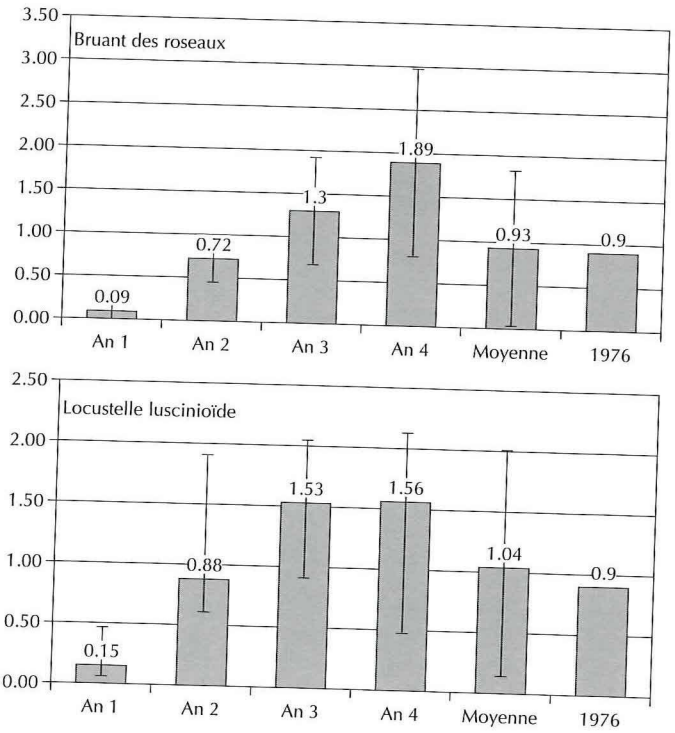

Fig. 8 – Densités moyennes de reproduction (exprimées en nombre de couples/ha) de la Locustelle luscinioïde *Locustella luscinioides* et du Bruant des roseaux *Emberiza schoeniclus* en fonction des années de fauche et comparaison de la densité moyenne de la zone entière étudiée avec les densités mesurées en 1976. Zone d'étude de Gletterens, 1987-1999.

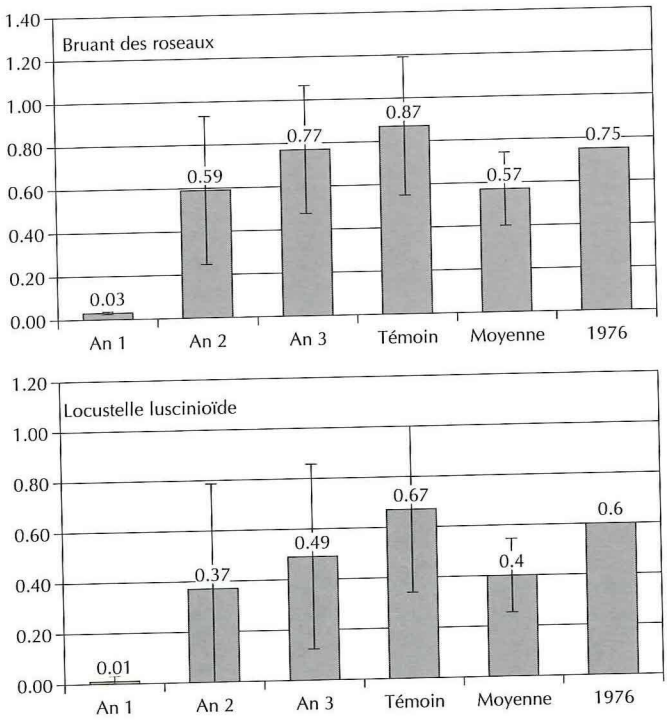

Fig. 9 – Densités moyennes de reproduction (exprimées en nombre de couples/ha) de la Locustelle luscinioïde *Locustella luscinioides* et du Bruant des roseaux *Emberiza schoeniclus* en fonction des années de fauche et comparaison de la densité moyenne de la zone entière étudiée avec les densités mesurées en 1976. Zone d'étude de Cheyres, 1985-1999.

Les figures mettent bien en évidence aussi le fort déficit en An 1 et des densités généralement en dessous de la moyenne de la zone entière en An 2 ; elles révèlent par contre des densités très supérieures à cette moyenne dès l'An 3, parfois au double des densités moyennes mesurées avant entretien en 1976. A titre de comparaison, la densité moyenne du Bruant des roseaux à Chevroux est inférieure (7,8 couples/10 ha) alors que celle de la Luscinioïde est très supérieure (15,4 couples/10 ha). Mais ces différences sont interprétées comme davantage liées à la nature du milieu, plus inondé à Chevroux, qu'à une éventuelle influence de fauchage.

A Cheyres, les densités moyennes du Bruant des roseaux sur l'ensemble de la zone d'étude sont inférieures de près de 2 couples pour 10 ha à celles mesurées pour ce même secteur en 1976. Une diminution de 2 couples pour 10 ha est également mesurée pour la Locustelle luscinioïde. Leur concentration sur les parcelles d'An 3 et sur la parcelle-témoin ne permettrait pas ici une compensation intégrale des pertes enregistrées sur les parcelles d'An 1.

Il faut toutefois rester prudent devant une telle interprétation d'une part parce qu'on n'a pas observé de diminution du nombre des nicheurs de ces espèces entre 1985 où un tiers des marais seulement avaient été fauchés une première fois et 1987 où le premier cycle de fauchage triennal a été achevé. Cette diminution de la densité moyenne pourrait aussi être le signe d'une évolution du milieu entre 1976 et 1985, qui aurait conduit à une diminution progressive du potentiel d'accueil de la zone.

Enfin la stabilité constatée à Gletterens ou la diminution observée à Cheyres ne pourraient être que fortuites, les densités avant entretien se fondant sur les résultats de la seule saison 1976. Les résultats d'une seule année sont insuffisants, si l'on s'en réfère aux fluctuations observées durant cette étude. D'autre part, 1976 fut une année particulière en raison de la sécheresse et d'un niveau du lac très bas.

Fluctuations d'abondance des espèces

Un suivi des oiseaux sur une quinzaine d'années permet de constater des fluctuations importantes des densités de reproduction de la plupart des espèces, leurs effectifs variant parfois du simple au triple sur quelques années. Elles nous amènent à interpréter avec prudence des fluctuations annuelles dont les causes sont parfois évidentes (par exemple forte inondation des marais ou hiver froid) mais qui restent le plus souvent incomprises.

Toutefois, si le fauchage des marais avait une influence forte sur la densité globale des nicheurs dans les marais, on devrait pouvoir le mettre en évidence par un changement des densités, au moment de la mise en route du fauchage triennal (entre 1985 et 1988). Cette influence devrait aussi se manifester à moyen terme par des tendances à la progression ou à la régression des populations, propres à ces zones et différentes de l'évolution constatée dans les zones sans entretien. On n'observe pas de tels phénomènes. D'abord, aucune espèce n'est apparue ou n'a disparu des zones entretenues (ANTONIAZZA & JEANNERAT 1999). D'autre part, lorsqu'il y a une tendance à la progression ou à la régression, statistiquement confirmée, elle se manifeste à la fois dans les zones entretenues et témoins. Il en va ainsi de la progression de la Rousserolle effarvatte et, dans une moindre mesure, du Râle d'eau et du Bruant des roseaux, ou au contraire de la régression de la Locustelle tachetée et de la Panure à moustaches.

Il est intéressant de confronter les tendances mesurées sur la rive sud du lac de Neuchâtel avec celles observées en général en Suisse (SCHMID *et al.* 2001).

An plan suisse, la Rousserolle effarvatte est significativement en augmentation entre 1985 et 1999. La croissance observée dans la Grande Cariçaie est donc conforme à la tendance suisse.

Par contre, le Râle d'eau et le Bruant des roseaux sont stables à l'échelle de la Suisse alors qu'ils ont légèrement progressé dans la Grande Cariçaie.

Phénomène inverse pour la Locustelle tachetée, en forte régression dans la Grande Cariçaie, alors qu'aucune tendance significative à l'échelle de la Suisse n'est décelable. Ce constat est surprenant, dans le sens où la Locustelle tachetée a connu une régression spectaculaire dans la Grande Cariçaie, passant d'une population évaluée à plus de 200 couples en 1978 (BIBER 1984), à 100 (valeur minimale) en 1987 (ANTONIAZZA 1988), puis à 42 en 1999 (ANTONIAZZA & JEANNERAT 1999). On pourrait expliquer cette forte régression au niveau de la Grande Cariçaie par la concurrence de la Locustelle luscinioïde, dont la progression paraît rejeter la Tachetée toujours davantage en marge des marais (CERCLE ORNITHOLOGIQUE DE FRIBOURG 1993). L'espèce a aussi connu une régression en Europe centrale au cours des cinquante dernières années (GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1991). Toutefois cette tendance négative s'est semble-t-il inversée récemment (SCHMID *et al.* 2001).

Pour la Locustelle luscinioïde et la Panure à moustaches, aucune tendance en Suisse ne peut être établie en dehors de la Grande Cariçaie, cette région abritant l'essentiel de leurs populations suisses.

La Panure à moustaches a connu une forte croissance de ses effectifs entre 1988 et 1992, au début de notre étude. Cette forte densité a abouti à un phénomène d'essaimage, bien connu chez cette espèce (GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1993) en automne 1992 et 1993, avec un exode d'une moitié environ de la population, qui était alors estimée à plus de 100 couples dans la Grande Cariçaie. Puis, en 1994 et 1995, le succès de la reproduction a été compromis par des crues du lac, à tel point que la population totale de la Grande Cariçaie est tombée à moins de 20 couples en 1996 (SCHMID *et al.* 1998). La tendance à la régression fait suite à une forte progression, qui s'était manifestée au début de notre étude. Cette régression n'est probablement que passagère et ainsi l'espèce semble rétablir lentement ses effectifs depuis 1997 (ANTONIAZZA & JEANNERAT 1999).

On peut conclure de cette analyse que les diverses dynamiques observées pour les espèces considérées ne peuvent guère être imputées à une influence du fauchage.

Mais par ailleurs, on pourrait s'inquiéter des concentrations importantes d'oiseaux observées sur les parcelles les plus favorables, et émettre l'hypothèse que cette concentration puisse avoir des effets négatifs sur le succès de leur reproduction. Mais ce déficit devrait alors aboutir à moyen terme à une régression du nombre des nicheurs et on a vu qu'il n'en était rien jusqu'ici.

D'autre part, les informations récoltées jusqu'ici, par exemple dans le cadre des études sur la Locustelle luscinioïde, n'ont pas permis de mettre en évidence un succès de

reproduction moindre là où la densité des nicheurs est élevée (Aebischer, comm. pers.).

On peut néanmoins s'interroger sur cette stabilité apparente du nombre des cantonnements, compte tenu du fait qu'un tiers de la surface des marais n'est plus directement utilisable pour nicher. En effet, il est généralement admis pour des espèces répandues, comme par exemple le Bruant des roseaux, que le nombre des couples nicheurs est proportionnel à la surface d'habitat favorable à chaque espèce. Nous n'avons dès lors pas d'explication sur les facteurs qui déterminent le nombre de ces nicheurs dans les marais, d'autant plus que les ressources alimentaires y sont abondantes et ne constituent pas un facteur limitant (ANTONIAZZA 1980).

Conclusions

Cette étude a mis en évidence la forte influence du fauchage sur la répartition des oiseaux nicheurs des marais puisque ces derniers évitent presque complètement les zones fauchées l'hiver précédent et se concentrent sur les parcelles dont la végétation est la plus ancienne. Toutefois, cette modification de la répartition n'a pas eu d'influence sur leurs effectifs totaux, et au stade actuel de nos connaissances, sur le succès de leur reproduction.

Certaines espèces ont progressé, d'autres ont régressé sans qu'on puisse mettre ces évolutions sur le compte du fauchage. Par ailleurs, on ne constate ni apparitions, ni disparitions d'espèces qui pourraient être imputées au fauchage (ANTONIAZZA & JEANNERAT 1999). Au contraire, le fauchage n'a pas permis par exemple de renforcer les populations du Vanneau huppé, malgré que cette espèce ne niche que sur des parcelles récemment fauchées dans la Grande Cariçaie. Les progressions ou régressions d'espèces paraissent s'inscrire dans une dynamique positive ou négative à une échelle plus vaste, suisse voire européenne. Et si des facteurs locaux influencent le succès de reproduction, les niveaux d'inondation très variables d'une année à l'autre ou la rigueur de l'hiver sont des facteurs plus déterminants que le fauchage.

En soi, cette influence modeste du fauchage sur la dynamique des populations est perçue positivement par le gestionnaire, puisqu'on lui a donné comme objectif prioritaire de conserver durablement les marais en ne provoquant qu'un minimum de perturbations. L'entretien se limite ainsi à éviter leur évolution vers la forêt ou vers des associations végétales plus sèches et de moindre intérêt pour les oiseaux. S'il parvient à ce résultat, il a incontestablement une influence positive sur l'avifaune palustre puisqu'il lui assure le maintien de milieux de vie indispensables et devenus rares en Suisse depuis 150 ans, à cause de l'assèchement de plus de 90 % des zones marécageuses de notre pays.

On pourrait toutefois aussi promouvoir une gestion davantage centrée sur les oiseaux et qui chercherait à optimaliser leurs habitats. La revitalisation des parties les plus humides de la ceinture marécageuse répondrait à cet objectif et aboutirait à une diversité et une abondance plus grande d'oiseaux nicheurs. Localement des essais de recreusage d'étangs ou de décapage du sol de roselières ont donné des résultats prometteurs, puisque ces milieux ont été rapidement recolonisés par des espèces comme le Blongios, la Rousserolle turdoïde *Acrocephalus arundinaceus* ou la Panure à moustaches, étroitement liées aux parties les plus humides de la ceinture marécageuse. Mais ce type d'aménagements est très coûteux et signifie des interventions plus lourdes sur le milieu. Le bilan de telles interventions doit dès lors être établi en adoptant un point de vue plus large que celui de leur seule influence sur les oiseaux nicheurs.

Remerciements – Les auteurs remercient Mme Catherine Strehler Perrin et la commission de rédaction de *Nos Oiseaux* pour leurs conseils et leurs corrections.

Zusammenfassung – Einfluss der Mahd von Riedflächen auf Verteilung und Dichte der Brutvögel in der Grande Cariçaie (Südufer des Neuenburgersees). Der Riedgürtel am Südufer des Neuenburgersees hat sich Ende des 19. Jahrhunderts entwickelt. Er entstand auf Sandufer, welche auftauchten, als der Seespiegel künstlich um 2.7 m abgesenkt wurde. Seit 1970 hat sich seine natür-

liche Entwicklung zu Wald als Folge der künstlichen Verringerung der Wasserstandsschwankungen des Sees beschleunigt. Seit 1982 haben die Grundeigentümer, die Kantone Waadt und Freiburg, den Schutz der Riedflächen *Pro Natura* und dem WWF anvertraut, welche eine systematische Habitatpflege einführten. Eine der Hauptmassnahmen besteht darin, den Riedgürtel in 2-4 ha grossen, nicht zusammenhängenden, Parzellen zu mähen, um die Streuablagerung zu verhindern.

Es wurde auch eine Erfolgskontrolle der Pflegemassnahmen auf Fauna und Flora eingeführt. Auf drei Flächen (17.5, 16.5 und 10 ha) werden die Brutvögel seit 15, 13 bzw. 12 Jahren in einer Rasterkartierung alljährlich aufgenommen. Die erste Fläche wird alle 3 Jahre gemäht, die zweite alle 4 Jahre und die dritte dient als ungemähte Kontrolle. Obwohl die Vegetation der 3 Flächen nicht homogen ist, kann der Einfluss der Mahd auf Verteilung und Dichte der Brutvögel untersucht werden.

Das bevorzugte Habitat der Arten wurde durch die Mahd nicht beeinflusst. Der Fortpflanzungserfolg jeder Art wird weiterhin vor allem durch die Art der Vegetationsdeckung (Schilf, Seggen) sowie durch den Wasserstand beeinflusst. Die Mahd hatte einen starken Einfluss auf die Verteilung der Brutvögel, welche sehr heterogen wurde. Parzellen, die im Vorwinter gemäht wurden (Jahr 1), besassen praktisch keine Brutvögel. Die meisten Arten besiedelten die Riedflächen erst ab dem zweiten Jahr nach der Mahd (Jahr 2), aber sie siedelten richtig dicht erst in den ältesten Parzellen (Jahr 3 und 4 oder Kontrollfläche). Vergleicht man diese Ergebnisse mit den punktuellen Beobachtungen im Jahre 1976, also vor der Einführung der Mahd, so stellt man fest, dass die Dichten mehr oder weniger konstant geblieben sind. Die Verluste auf neugemähten Flächen werden durch die Gewinne an Brutvögeln in den älteren Flächen wettgemacht.

In 15 Jahren haben die Dichten einzelner Arten stark fluktuiert, ohne jedoch eine eindeutige Tendenz nach oben oder unten zu zeigen. Diese Stabilität entspricht den Schutzzielen, welche eine Erhaltung des Biotops zum Ziel haben. Andere, mehr punktuelle Massnahmen (z.B. die Neuschaffung von Weihern sowie die Verjüngung von Schilfflächen) haben einen deutlicheren positiven Einfluss auf die Avifauna, da sie das Biotop verjüngen und für eine Mehrheit der Arten günstiger gestalten. (Übersetzung: M. Kéry)

Summary – The influence of mowing the Grande Cariçaie marsh on the distribution and density of breeding birds. The marshy shores of the southern side of Lake Neuchâtel developed at the end of the 19th century on sand banks uncovered as a result of an artificial reduction of 2.7 metres in the water level of the lake. Since 1970 the natural evolution towards becoming a forest accelerated due to an artificial stabilisation of the water level. Since 1982 the cantons of Vaud and Fribourg gave responsibility for the conservation of the marsh to Pro Natura and WWF. Systematic mowing now takes place and is carried out in non-contiguous sectors of 2 to 4 hectares in order to limit the creation of litter on the surface of the soil.

A programme has been undertaken to investigate the effects of the mowing on the vegetation and the fauna. With respect to the bird life three zones of 17.5, 16.5, and 10 hectares are inventoried annually. The first is situated within a zone that is mown every three years, the second in a zone mown every four years and the third, for comparative purposes, is in a zone that is not maintained. In spite of the fact that the vegetation varies between the zones it is possible to measure the influence of mowing on the distribution and density of nesting birds.

The effects of mowing have not modified the habitat and the optimal reproduction for each species is influenced principally by the nature of the vegetation (reeds, sedge) as well as the water level. Mowing strongly influences the distribution of breeders, which become extremely heterogeneous. Zones in Year 1 (mowed the preceding winter) are virtually deserted. All species re-colonise from Year 2 while concentrating within the oldest zones (Year 3, 4 or non-maintained). When comparing these results against some limited measurements carried out in 1976 prior to the introduction of mowing it appears that overall densities remain stable. Higher densities within the oldest zones compensate the losses in recently mowed areas.

Over 15 years specific densities have varied a great deal but without showing any long-term tendencies towards an increase or a decrease. This overall stability is in line with the object of preserving the overall environment. Other individual measures such as dredging the ponds and revitalising the reed beds have a more noticeable positive effect on bird populations as they renew the biotope and make it more attractive to the majority of species. (Translation: M. Bowman)

Bibliographie

AEBISCHER, A. & M. ANTONIAZZA (1995): Verbreitung und Bestandsentwicklung des Rohrschwirls *Locustella luscinioïdes* in der Schweiz. *Ornithol. Beob.* 92: 435-453.

AEBISCHER, A. & D. MEYER (1998): Brutbiologie des Rohrschwirls (*Locustella luscinioides*) am Neuenburgersee. *Ornithol. Beob.* 95: 177-202.

ANTONIAZZA, M. (1979): *Les oiseaux nicheurs des marais non boisés de la rive sud du lac de Neuchâtel.* Travail de licence. Université de Neuchâtel.

ANTONIAZZA, M. (1988): *Effets de l'entretien sur l'avifaune nicheuse des marais. Premiers résultats 1985-86-87.* Rapport de gestion N° 5. GEG Grande Cariçaie, Yverdon-les-Bains.

ANTONIAZZA, M. & J.D. JEANNERAT (1999): *Suivi de quelques espèces d'oiseaux nicheurs et estivants dans le périmètre du site marécageux de la Grande Cariçaie. Résultats des recensements de 1999.* Rapport de gestion N° 58. GEG Grande Cariçaie, Yverdon-les-Bains.

ANTONIAZZA, V. (1980): *Régime alimentaire et isolement écologique de 3 passereaux nicheurs des marais de la rive sud du lac de Neuchâtel.* Travail de licence, Université de Neuchâtel.

BIBER, O. (1984): Bestandesaufnahmen von elf gefährdeten Vogelarten in der Schweiz. *Ornithol. Beob.* 81: 1-28.

BONDEL, J. (1969): Méthodes de dénombrement des populations d'oiseaux. *In: Problèmes d'écologie: l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres.* Lamotte et Bourlière Ed., Paris.

CERCLE ORNITHOLOGIQUE DE FRIBOURG (1993): *Atlas des oiseaux nicheurs du canton de Fribourg et de la Broye vaudoise.* Cercle ornithologique de Fribourg, Fribourg

DRAPER, N. & H. SMITH (1981): *Applied regression analysis.* John Wiley and sons, New York.

GLUTZ VON BLOTZHEIM, U.N. & K.M. BAUER (1991): *Handbuch der Vögel Mitteleuropas.* Bd 12. *Passeriformes* 3 Teil. Aula Verlag, Wiesbaden.

GLUTZ VON BLOTZHEIM, U.N. & K.M. BAUER (1993): *Handbuch der Vögel Mitteleuropas.* Bd 13. *Passeriformes* 4. Teil. Aula Verlag, Wiesbaden.

JEANNERAT, J.D. & M. ANTONIAZZA (1999): *Oiseaux d'eau nicheurs et estivants sur la rive sud du lac de Neuchâtel. Résultats des recensements de 1999.* Rapport de gestion N° 57. GEG Grande Cariçaie, Yverdon-les-Bains.

MANLY, B.F.J. (1997): *Randomization, Bootstrap and Monte Carlo Methods in Biology.* Chapman & Hall, London.

POUGH, R.H. (1951): Comment faire un recensement d'oiseaux nicheurs. *Nos Oiseaux* 21: 53-64.

SCHMID, H., R. LUDER, B. NAEF-DAENZER, R. GRAF & N. ZBINDEN (1998): *Atlas des oiseaux nicheurs de Suisse. Distribution des oiseaux nicheurs en Suisse et au Liechtenstein en 1993-1996.* Station ornithologique suisse, Sempach.

SCHMID, H., M. BURKHARDT, V. KELLER, P. KNAUS, B. VOLET & N. ZBINDEN (2001): *L'évolution de l'avifaune en Suisse.* Avifauna Report Sempach 1, annexe.

SOKAL, R. R & J.F. ROHLF (1995). *Biometry.* W.H. Freeman and company, New York.

TURCEK, F.J. (1956): Zur Frage der Dominanz in Vogelpopulationen. *Waldhygiene* 8: 249-257.

Michel ANTONIAZZA, GEG Grande Cariçaie, Champ-Pittet, CH-1400 Yverdon-les-Bains
Alexandre MAILLEFER, rue des Vernes 23, CH-1400 Yverdon-les-Bains