



HAL
open science

Consommation des graines de pin à crochets (*Pinus uncinata* Miller ex Mirbel) avant leur dissémination par les petits vertébrés dans les Pyrénées-Orientales

Françoise Lescourret, Michel Genard

► **To cite this version:**

Françoise Lescourret, Michel Genard. Consommation des graines de pin à crochets (*Pinus uncinata* Miller ex Mirbel) avant leur dissémination par les petits vertébrés dans les Pyrénées-Orientales. *Revue d'Écologie*, 1986, 41 (2-3), pp.219-236. hal-03529470

HAL Id: hal-03529470

<https://hal.science/hal-03529470v1>

Submitted on 17 Jan 2022

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

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

CONSOMMATION DES GRAINES DE PIN A CROCHETS
(*PINUS UNCINATA* MILLER EX MIRBEL)
AVANT LEUR DISSEMINATION PAR LES PETITS VERTEBRES
DANS LES PYRENEES-ORIENTALES

Françoise LESCOURRET et Michel GENARD

*Laboratoire de la Faune Sauvage et de Cynégétique,
C.R.A., Toulouse, B.P. 27, F 31326, Castanet-Tolosan Cedex*

Les vertébrés peuvent influencer sur la destinée du stock de semences produites par un peuplement forestier en les consommant et/ou en les disséminant. Alors que la dissémination des essences à grosses graines s'effectue principalement par l'intermédiaire des vertébrés consommateurs (cf. par exemple : Crocq, 1978 ; Ferry et Frochot, 1982 ; Tombback, 1982 ; Sork, 1983 ; Benkman *et al.*, 1984), les essences à petites graines sont dispersées essentiellement par le vent, et c'est en prélevant leur nourriture sur le stock de graines produites que les vertébrés peuvent exercer sur celui-ci un impact trophique majeur.

Ce problème a suscité de nombreux travaux ayant pour objectif d'étudier l'effet de la consommation des semences sur la régénération des essences arborées. Mais la majorité d'entre eux traitent de la prédation des graines *après* leur dissémination (Black, 1969 ; Radvanyi, 1973 ; Sullivan, 1979 ; Acherar *et al.*, 1984...). Pourtant la prédation *avant* la dissémination (Guittet et Laberche, 1974 ; Roques, 1977 ; Acherar, 1981) n'est pas moins importante dans la mesure où, en exerçant un effet dépressif sur le volume de la production, elle limite non seulement la quantité de graines disséminées, mais aussi la distance — par rapport au semencier — à laquelle la probabilité d'apparition d'un nouvel arbre est maximale (cf. Janzen, 1970).

Nous nous sommes proposés d'étudier la consommation des graines de Pin à crochets (*Pinus uncinata* Miller ex Mirbel) *avant* leur dissémination par les petits vertébrés d'une forêt des Pyrénées-Orientales. L'objectif du travail fut d'analyser la réponse de chaque consommateur à l'offre en graines, d'estimer le prélèvement total et d'aborder le problème du partage de la ressource alimentaire que constituent les graines dans les cônes.

MILIEU D'ETUDE

La forêt d'Osséja (42° 23' N, 2° E), située sur le versant Nord de la chaîne du Puigmal (Cerdagne, Pyrénées-Orientales) entre 1 400 et 2 300 m d'altitude, couvre 1 650 ha. Elle est soumise à un climat montagnard à nette tendance continentale (Izard, 1977). La principale essence est le Pin à crochet,

mais on trouve aussi du Pin sylvestre, *Pinus sylvestris* L., dans les parties basses, et dans la zone d'introgession, l'hybride entre ces deux essences, le Pin de Bouget *Pinus bougeti* Flous (d'après Probst, 1983).

La phénologie du cône de *P. uncinata* en forêt d'Osséja (Tab. I) est assez comparable à celle du cône de *P. sylvestris*. Les cônes de Pin à crochets ont une longueur de 34 à 44 mm, une diamètre de 22 à 26 mm, et une masse de 6 à

TABLEAU I

Phénologie du cône de Pin à crochets (Pinus uncinata) en forêt d'Osséja, Pyrénées-Orientales, d'après Probst, 1983.

	Apparition des cônelets	Fécondation des cônelets	Maturité des cônes et des graines	Dissémination des graines
Epoque	Mai à Juillet	Juin à Juillet	Septembre à Octobre	Principalement fin d'hiver, début de printemps
Année	n	n + 1	n + 1	n + 2

8,5 g. Les graines, au nombre de 26 à 45 par cône, ont une masse de 7 à 9 mg (d'après Probst, 1983). Elles sont petites, 4 à 5 mm, et pourvues d'une aile environ trois fois plus longue que leur corps. Les cônes de Pin sylvestre, quoique plus courts, ont une morphologie assez analogue, mais contiennent moins de graines (14 en moyenne).

METHODES D'ETUDE

Notre période d'étude s'étendit de l'automne 1981 à l'automne 1982. L'analyse de la réponse de chaque consommateur à l'offre en graines, et l'estimation des pourcentages prélevés sur le stock produit, ont nécessité :

- l'estimation de la production en graines par unité de peuplement forestier ;
- la reconnaissance des consommateurs ;
- l'estimation de leur consommation en graines par unité de peuplement forestier au cours du cycle phénologique du cône.

1. — PRODUCTION EN GRAINES

Des comptages exhaustifs de cônes ont été effectués sur des houppiers laissés en place lors des coupes d'exploitation ou tombés lors de tempêtes. La production estivale de cônes a été estimée en 1981 à partir de 60 arbres, celle de 1982 à partir de 110 arbres, dans des sites expérimentaux choisis pour l'étude de la consommation (cf. ci-après) ; elle a été transformée en production totale de graines grâce aux données de Probst (1983) sur le nombre de graines par cône recueilli dans le massif.

II. — ESPECES CONSOMMATRICES

De nombreuses observations effectuées depuis 1980 ont montré que seuls le Bec-croisé des sapins (*Loxia curvirostra* L.), le Pic épeiche (*Dendrocopos*

major L.) et l'Écureuil commun (*Sciurus vulgaris* L.) exploitent le cône indéhiscant (en été, en automne et en hiver). Chacune de ces trois espèces cueille les cônes et les dépouille selon une technique propre : le Bec-croisé, qui opère sur place, déchiquète plus ou moins les écailles et les écarte de l'axe du cône ; le Pic épeiche, qui transporte les cônes à une « forge », hache longitudinalement les écailles ; l'Écureuil, qui porte les cônes à une « salle à manger », rongé les écailles.

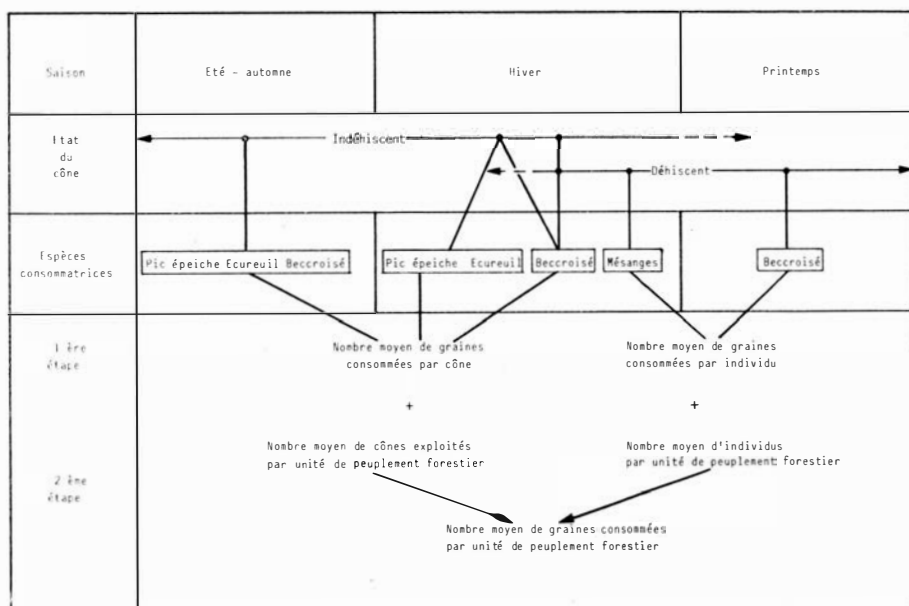
Sur le cône déhiscant interviennent, en hiver et au printemps, le Bec-croisé des sapins qui cueille généralement les cônes, et en hiver la Mésange noire (*Parus ater* L.) et la Mésange huppée (*Parus cristatus* L.) qui prélèvent des graines dans des cônes ouverts sans les cueillir et en détachent les « ailes » qui tombent à terre, pour manger l'amande. On n'a pris en compte, à cette époque, ni le Venturon montagnard (*Serinus citrinella* L.) ni le Tarin des aulnes (*Carduelis spinus* L.), étant donné leur très faible abondance dans le massif au cours de l'hiver 1981-1982.

III. — EVALUATION DE LA CONSOMMATION EN GRAINES

Notre démarche, dont les grandes lignes sont résumées au tableau II, repose sur des comptages d'indices (cônes, ailes) et des estimations de l'effectif des populations de consommateurs. Elle comporte deux étapes. La première consiste à évaluer des nombres moyens de graines consommées par cône ou, lorsque cela est impossible, des nombres moyens de graines consommées par individu consommateur. La seconde s'attache à estimer les nombres moyens de cônes

TABLEAU II

Processus d'évaluation de la consommation des graines de Pin avant leur dissémination.



exploités ou les individus consommateurs par unité de peuplement forestier, et à les convertir en nombres de graines consommées grâce aux résultats de la première étape.

1. — NOMBRE MOYEN DE GRAINES CONSOMMÉES PAR CÔNE OU PAR INDIVIDU CONSOMMATEUR

a) Pour le Bec-croisé en été-automne, le Pic épeiche et l'Ecureuil en été, automne et hiver, on estime, sur un échantillon total de 8 000 cônes dépouillés par espèce, le taux moyen d'attaque des cônes. On évalue le nombre moyen de graines consommées dans les cônes cueillis fermés en multipliant ce taux par le nombre moyen de graines produites par cône (données de Probst, 1983, en forêt d'Osséja).

b) Pour les mésanges en hiver, on dénombre les « ailes » (de graines) tombées sur la neige sur des surfaces-témoins de 2 500 m². Les opérations sont réalisées dans des perchis denses où la structure du peuplement le préserve au mieux des turbulences propres à disperser ces « ailes » : on estime donc que chaque « aile » trouvée provient d'une graine consommée. Dans ces perchis, le Bec-croisé et le Pic épeiche sont absents et l'Ecureuil est peu fréquent ; en outre la prédation des graines disséminées sur la neige est négligeable dans le massif (Genard et Lescourret, 1984 a). En conséquence, on admet que chaque « aile » correspond à une graine mangée par les mésanges. Des comptages répétés ont eu lieu après chaque chute de neige (au total 10 comptages). Chacun d'eux fut couplé avec un recensement de mésanges effectué par la méthode des plans quadrillés (Blondel, 1969) sur un quadrat de 4 ha englobant la surface-témoin. Les rapports des nombres d'« ailes » trouvées aux nombres moyens d'individus consommateurs sur les surfaces-témoins fournissent un nombre moyen de graines consommées par oiseau.

c) Pour le Bec-croisé en hiver, on évalue sur des surfaces-témoins de 2 500 m², et dans des peuplements assez denses où l'effet des turbulences est minimal, le nombre moyen n_t de graines consommées par cône au cours d'une période t.

$$n_t = N - [(P \times n_p) + (E \times n_e) + (t \times \frac{I_m}{16} \times n_m)] / B$$

Ainsi sont estimés sur les 2 500 m² : N ou le nombre total d'« ailes » tombées pendant t jours sur la neige ; P, E et B c'est-à-dire les nombres de cônes exploités pendant t jours respectivement par le Pic épeiche, l'Ecureuil, le Bec-croisé ; n_p et n_e, nombres de graines prélevées en moyenne par cône par le Pic épeiche et l'Ecureuil (cf. a)) ; I_m, nombre de mésanges estimé sur un quadrat de 4 ha englobant les 2 500 m², et n_m, nombre moyen de graines qu'elles consomment par individu et par jour (cf. b)). Dix-huit comptages ont eu lieu.

Dans les peuplements clairs, où aucune mesure fiable de n_t n'est possible, nous avons constaté que le pourcentage de cônes cueillis ouverts par les bec-croisés (qu'on reconnaît au fait qu'ils portent peu de traces d'attaque) était pour une date donnée équivalent à celui calculé un mois plus tôt dans les peuplements denses ; ceci correspond au fait que la déhiscence y est retardée d'un mois. n_t dépendant du nombre de graines disponibles par cône — c'est-à-

dire du stade de la déhiscence des cônes — nous avons estimé n_1 dans les peuplements clairs à une date donnée par n_1 , calculé pour le mois précédent dans les peuplements denses.

d) Pour le Bec-croisé au printemps, on ne peut plus faire de comptage d'« ailes », ce type d'opération étant impossible après la fonte des neiges. Les résultats d'une simulation bioénergétique réalisée pour la population du massif d'Osséja et faisant appel à des paramètres démographiques (Genard et Lescourret, 1984 a) nous indiquent que le besoin individuel journalier en graines au printemps (D_2) est équivalent à celui de la fin de l'hiver (D_1 , qu'on peut calculer à l'issue de la deuxième étape).

2. — NOMBRE MOYEN DE GRAINES CONSOMMÉES PAR UNITÉ DE PEUPLEMENT FORESTIER

2.1. *Bec-croisé, Pic épeiche, Ecureuil, en été, automne et hiver*

Les sites choisis pour le comptage au sol des cônes exploités par chacune de ces espèces par unité de peuplement forestier (A à E) réunissent des conditions représentatives du massif. Le protocole d'échantillonnage se trouve résumé au tableau III.

a) Dans le site A, coupe avec arbres isolés, une surface de 12 ha est échantillonnée. Sur les 840 arbres qu'elle contient, on en choisit 138 au hasard. Les cônes exploités sont dénombrés autour de chaque fût.

b) Dans les sites B, C et D, futaies moyennement denses à denses, où les ensembles de cônes exploités provenant d'un arbre donné ne sont plus individualisables, les dénombrements sont faits de manière exhaustive sur une grille de 1 ha découpée en 40 placettes égales.

c) Dans le site E, perchis, l'unique dénombrement a été fait sur une surface de 1 ha.

Les nombres de cônes sont convertis en nombres moyens de graines consommées grâce aux résultats de la première étape (cf. Tab. II).

2.2. *Mésanges en hiver et Bec-croisé au printemps*

Pour un site expérimental donné, les mésanges sont dénombrées par la méthode des plans quadrillés sur des quadrats de 10 à 20 ha. Le nombre moyen de graines consommées par unité de peuplement forestier est alors évalué grâce aux résultats de l'étape précédente (cf. Tab. II).

Pour les bec-croisés, des dénombrements d'individus ont été réalisés de manière régulière tout au long de la période d'étude dans les sites expérimentaux, par une méthode de type comptage sur bande (Blondel, 1969) sur des surfaces de 10 à 30 ha avec traitement des données en densités instantanées moyennes (Brewer, 1972 et 1978). On connaît donc pour un site expérimental donné les nombres moyens de bec-croisés présents en fin d'hiver (x_1) et au printemps (x_2). Sachant que les besoins individuels en graines à ces deux époques (D_1 et D_2) sont équivalents (cf. III 1 d) et que les nombres moyens de graines consommées par les bec-croisés du site considéré sont respectivement pour ces deux périodes y_1 (cf. III 2.1) et y_2 on estime

$$D_1 = \frac{y_1}{x_1} \simeq D_2 = \frac{y_2}{x_2} \rightarrow y_2 \simeq y_1 \times \frac{x_2}{x_1}$$

TABLEAU III
*Comptage des cônes de Pin exploités par les consommateurs de graines
 avant la dissémination en forêt d'Osséja.*
Sites expérimentaux et mode d'échantillonnage.

Site (altitude en m)	Essence	Nombre de fûts/ha	Type de peuplement	Consommateurs	Surface échantillonnée (ha)	Mode d'échantillonnage	Périodes de prédation prises en compte	
							1981	1982
A (1700 - 1900)	<u>P. uncinata</u>	70	Coupe avec arbres isolés	Beccroisé Pic épeiche	12	138 arbres/ total=840arbres	Juil. → Oct. Juil. → Avril (1)	Janv. Fév. Juill. Août → Sept.
B (1750 - 1850)	<u>P. uncinata</u>	290	Futaie claire				Juil. → Oct. Juil. → Avril (1)	Janv. Fév. Juill. Août → Sept
C (1600 - 1700)	<u>P. sylvestris</u> <u>P. bougeti</u>	40 300	Futaie clairière	Beccroisé Pic épeiche Ecreuil	1	exhaustif	Juil. → Oct. Juil. → Avril (1)	Juil. Août → Oct.
D (1800 - 1900)	<u>P. uncinata</u>	550	Futaie homogène				Juil. → Oct. Déc → Avril (1)	Janv. Fév. Mars Juil. Août Sept.
E (1700)	<u>P. uncinata</u>	1600	Perchis	Ecreuil	1	exhaustif	Juil. → Avril (1)	

(1) comptage des cônes exploités par le Pic épeiche et l'Ecreuil, effectué à la fonte des neiges

La succession des étapes présentées ci-dessus rend difficile le calcul d'une marge d'erreur lors de l'estimation du nombre moyen de graines consommées par une espèce donnée et par unité de peuplement forestier. Les valeurs calculées ne devront donc être considérées que comme des ordres de grandeur.

Les résultats finaux sont exprimés en pourcentage de la production. On a alors recours, pour aborder la notion de partage de la ressource-graines, à l'indice de diversité H de Shannon.

RESULTATS

I. — IMPORTANCE DU STOCK INITIAL

La production de cônes par arbres a pu être estimée dans les sites A, B et D (Tab. IV). Elle augmenta entre 1981, année de production moyenne et

TABLEAU IV

Production de cônes dans les sites expérimentaux boisés en pins à crochets (Pinus uncinata) en 1981 et 1982.

Site (nombre de fûts/ha)	Nombre de cônes produits par arbre (écart - type)		Test de Mann Whitney
	1981	1982	
A (70)	140 ⁽¹⁾ = AB ₁ (175)	240 = A ₂ (125)	AB ₁ < A ₂ * AB ₁ < B ₂ *
B (290)		230 = B ₂ (205)	
D (550)	80 = D ₁ (135)	175 = D ₂ (150)	D ₁ < D ₂ *
Test de Mann Whitney	AB ₁ > D ₁ * A ₂ ≠ B ₂ > D ₂ **		

* $p \leq 0,05$

** $p \leq 0,005$

non significativement différent

(1) Le nombre d'arbres comptables était trop faible pour autoriser une séparation de A et B.

(1) Selon les barèmes de l'O.N.F. (Ph. Lacroix, *comm. écrite*).

1982, année de bonne production (1). Elle fut au cours de ces deux années plus élevée dans les peuplements clairs A et B que dans le peuplement dense D. On a estimé par conversion la production en graines par arbre entre 2 500 et 3 700 selon les sites en 1981, et entre 5 500 et 6 200 en 1982.

II. — IMPORTANCE DES PRELEVEMENTS

1. — CAS DU BEC-CROISÉ DES SAPINS

Le site E, exempt de Bec-croisé en toutes saisons, ne sera pas évoqué.

En été-automne, la consommation a varié pour les trois sites boisés en Pin à crochets (A, B, D) (2) en sens inverse du nombre de fûts à l'hectare (Tab. V). Elle fut beaucoup plus élevée en 1982 qu'en 1981 dans les sites A et B où les cimes sont espacées, alors qu'elle ne fut pas significativement différente entre ces deux mêmes années pour les sites C et D où la voûte des arbres est presque continue.

TABLEAU V

Nombre moyen de graines de Pin consommées par les bec-croisés (Loxia curvirostra) par jour et pour 100 arbres en été-automne 1981 et 1982 dans les sites expérimentaux exploités par ces oiseaux.

Année	1981	1982	Test de Mann-Whitney
Site			
A	700 = A ₁	2790 = A ₂	A ₁ < A ₂ **
B	400 = B ₁	1720 = B ₂	B ₁ < B ₂ ***
C	390 = C ₁	660 = C ₂	C ₁ # C ₂
D	160 = D ₁	360 = D ₂	D ₁ # D ₂
Test de Mann-Whitney	A ₁ > B ₁ *	A ₂ > B ₂ *	
	A ₁ > D ₁ ***	A ₂ > D ₂ ***	
	B ₁ > D ₁ ***	B ₂ > D ₂ ***	

* $p \leq 0,05$

** $p \leq 0,005$

*** $p \leq 0,001$

non significativement différent.

(2) Le site C ne peut entrer dans la comparaison, car son peuplement est composé d'essences différentes, le Pin sylvestre et le Pin de Bouget.

En hiver et au début du printemps (jusqu'à début mai), le site C n'a pu être visité. Les sites A et B ont été prospectés en janvier-février et le site D a été suivi de décembre à mai. En janvier-février, les nombres moyens de graines consommées par jour pour 100 arbres furent comparables d'un site à l'autre : 140 pour A, 80 pour B et 110 pour D. Ils peuvent être considérés comme représentatifs de la période hivernale. En effet, de décembre à mai, les effectifs de bec-croisés ont été relativement stables dans le site D, ce qui a eu pour corollaire une certaine constance dans la consommation (entre 70 et 110 graines par jour pour 100 arbres selon les mois) ; les effectifs ayant de même peu varié au cours de la période dans les sites A et B, on peut estimer que la consommation y a été aussi régulière.

Sur ces bases, la consommation des graines de Pin à crochets demeura à peu près équivalente d'un type de futaie à l'autre en hiver et au début du printemps.

En fin de printemps, les bec-croisés exploitèrent plus volontiers les secteurs plus denses ou d'altitude plus haute (Genard et Lescourret, 1984 a).

2. — CAS DES AUTRES CONSOMMATEURS

La Mésange noire et la Mésange huppée consommèrent en hiver, pour 100 arbres et par jour, en moyenne 3 graines dans le site B et 13 dans le site D. Elles n'en consommèrent pas dans le site A.

Le Pic épeiche et l'Ecureuil ont consommé des graines de juillet-août à mars-avril. Les dates d'apparition et de disparition des graines dans leur régime alimentaire ont été fonction de la précocité de la fructification des peuplements forestiers fréquentés. Les courbes de consommation en fonction du temps montrent un pic en hiver et un autre en juillet-août (Fig. 1).

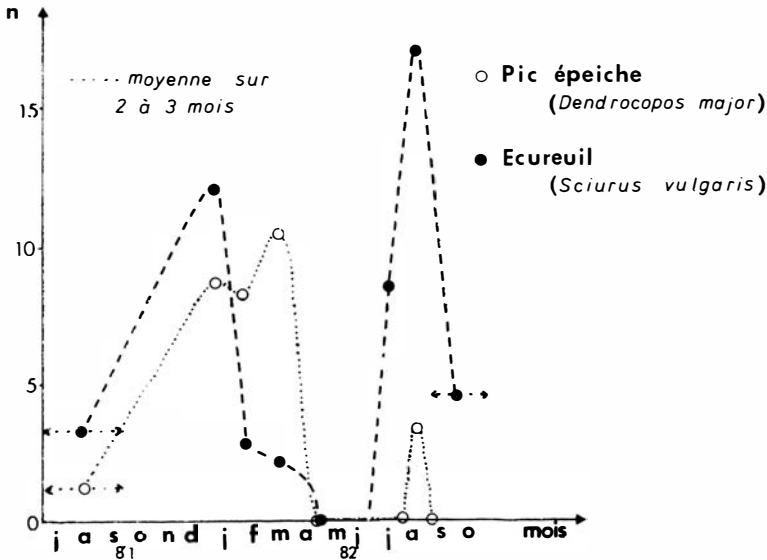


Figure 1. — Nombre moyen (n) de cônes exploités par hectare et par jour dans le site D par le Pic épeiche (*D. major*) et par l'Ecureuil (*S. vulgaris*) entre l'été 1981 et l'automne 1982.

Les quantités de graines consommées pour 100 arbres et par jour s'ordonnent en toutes saisons d'un site à l'autre suivant le même gradient (tests de Mann-Whitney) :

$B = 10 \text{ à } 80 \text{ g} \geq D = 5 \text{ à } 50 \text{ g} > A = 0 \text{ à } 20 \text{ g}$ pour le Pic épeiche,
 $D = 15 \text{ à } 40 \text{ g} \geq B = 5 \text{ à } 20 \text{ g} > A = 0 \text{ g}$ pour l'Ecureuil.

Il y a donc une préférence pour les formations assez denses, voire les plus denses pour l'Ecureuil (B et D comptent respectivement 290 et 550 arbres/ha). En s'intéressant à la consommation par unité de surface, qui permet de comparer aux cas A, B, D, les cas des sites C et E boisés en Pin sylvestre et en Pin de Bouget, on note que le site C a la préférence des deux consommateurs (Fig. 2).

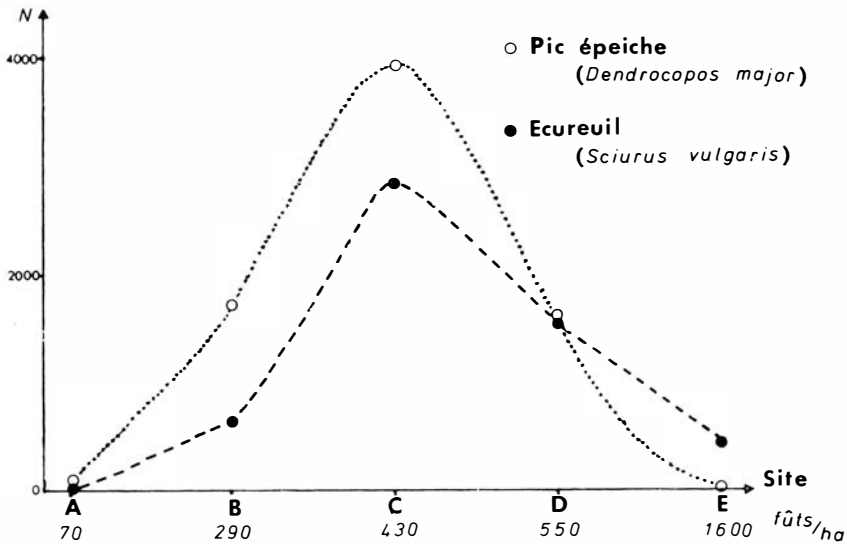


Figure 2. — Nombre total (N) de cônes de la production de 1981 exploités par hectare par le Pic épeiche (*D. major*) et par l'Ecureuil (*S. vulgaris*) dans les cinq sites expérimentaux.

Les variations interannuelles de la consommation de graines par ces deux espèces ne furent pas plus sensibles dans un site que dans l'autre : celle du Pic épeiche en été-automne fut à peu près équivalente en 1981 et en 1982, et celle de l'Ecureuil a augmenté en 1982 dans des proportions comparables pour les divers sites.

3. — TAUX DE PRÉDATION

Le tableau VI réunit les taux de prédation spécifiques et totaux sur la production de 1981. Le Bec-croisé fut le principal consommateur de graines puisqu'il a prélevé, dans les trois sites où elle a pu être estimée (A, B, D), 15 à 31 % de la production. L'impact du Pic épeiche ou de l'Ecureuil fut toujours inférieur à 4 %, et celui des mésanges resta négligeable. L'impact cumulé des

TABLEAU VI

Prédation annuelle spécifique et totale des graines dans le cône, par rapport à la production de 1981 (en %) dans les cinq sites expérimentaux.

Sites	Bec-croisé (<i>L. curvirostra</i>)	Pic épeiche (<i>D. major</i>)	Ecureuil (<i>S. vulgaris</i>)	Mésanges (<i>P. ater</i> et <i>P. cristatus</i>)	Total estimé
A	31	1	--	--	32
B	15	4	1,5	ε	20,5
C (*)	+	+	+	+	+
D	16	4	3,5	ε	23,5
E (*)	--	--	+	+	+

(*) Production inconnue. Le sigle + signifie que la prédation est non nulle.

quatre consommateurs (20,5 à 32 %) a varié suivant les types de peuplement, le maximum étant atteint dans les peuplements les plus clairs ; il a varié selon les années, puisque le prélèvement estival de 1982 laisse augurer d'un taux de prédation très supérieur à celui de l'année précédente : 41 % dans le site A contre 17 % en été 1981, et 27 % dans le site B contre 10 % en été 1981.

4. — PARTAGE DE LA RESSOURCE

La diversité de consommation a varié dans le temps, d'une manière analogue à la valeur énergétique du stock de graines (Fig. 3). Elle a varié également en fonction des types de peuplement forestier (Fig. 4). Le partage le plus équitable de la ressource eut lieu à la fois en hiver et dans les futaies assez denses ou à fort volume foliaire.

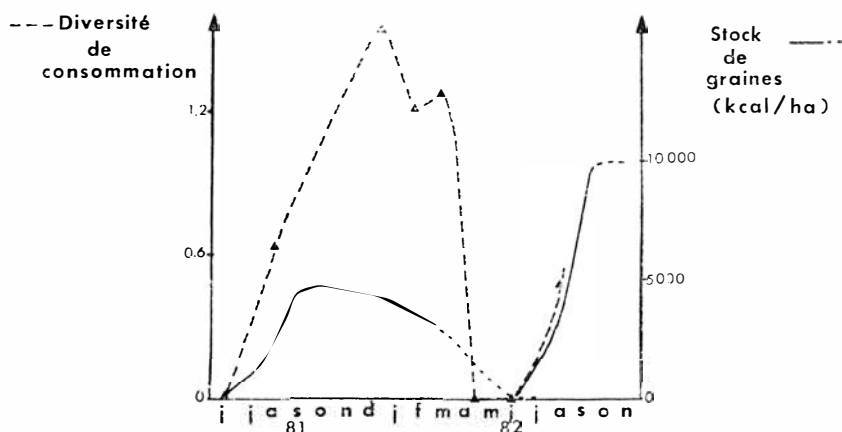


Figure 3. — Evolution de la diversité de consommation et de la valeur énergétique du stock de graines au cours de l'année (site D).

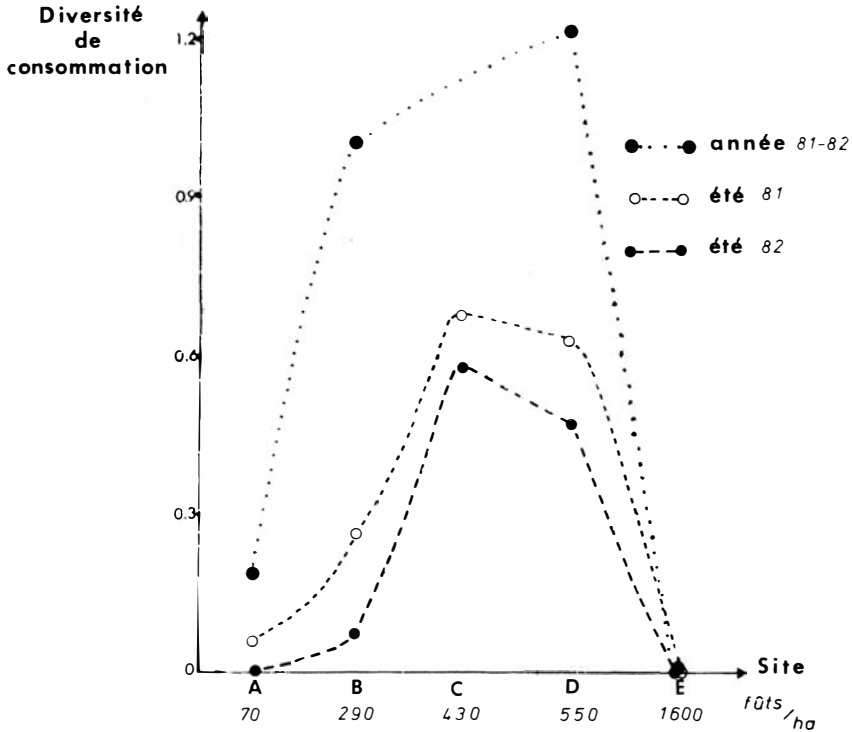


Figure 4. — Diversité de consommation dans les cinq sites expérimentaux lors des étés 1981 et 1982, et lors du cycle de production 1981-1982.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

1. — RÉPONSE DES PRÉDATEURS A L'OFFRE EN GRAINES

Nous proposons, pour expliquer les variations saisonnières et spatiales de la consommation du Bec-croisé, l'hypothèse que cette espèce est essentiellement sensible à deux caractères des peuplements forestiers, la précocité de la fructification et le rapport nombre de graines sur volume foliaire G/V (3) :

— La sensibilité du Bec-croisé à G/V peut à elle seule rendre compte de l'absence de cet oiseau du perchis E, très dense et peu productif.

— La sensibilité du Bec-croisé à la précocité de la fructification et à G/V peut expliquer les forts niveaux de consommation en été-automne dans les futaies claires (A surtout, et B). Les graines y mûrissent rapidement, et sont disponibles en très grand nombre par arbre, du fait de l'espacement des cimes (cf. Illy et Lemoine, 1970 ; Harper, 1977). En 1982 l'augmentation de la population de bec-croisés s'est logiquement accompagnée d'un accroissement de la consommation estivale dans les secteurs clairs.

(3) V est estimé à partir du pourcentage de recouvrement des houppiers projeté au sol et de la hauteur moyenne des houppiers dans le peuplement.

— Le fait que G/V diminue plus rapidement dans les futaies claires peut expliquer la « dilution hivernale » des individus dans tous les types de peuplement. Ayant perdu beaucoup de leur attrait en hiver, les futaies claires ne constituent plus un lieu privilégié de consommation.

— Enfin, la précocité des futaies claires ou d'altitude basse à moyenne fait qu'elles se vidant de leurs graines au printemps, bien avant les futaies denses ou de haute altitude que fréquente alors le Bec-croisé.

Les coupes légèrement boisées tiennent une place privilégiée dans le déroulement du cycle annuel de cet oiseau. En effet, quoique leurs productions en graines soient faibles à l'échelle de la forêt, elles sont à peu près les seules exploitables en début d'été, à la charnière entre deux récoltes, lorsque la consommation individuelle s'accroît (la valeur énergétique des graines est alors trois fois moindre qu'en début d'hiver, cf. Genard et Lescourret, 1984 a) en même temps qu'augmente le nombre des consommateurs, les juvéniles venant alors grossir le rang des adultes.

Le Bec-croisé, granivore quasi exclusif, se déplace à la recherche du secteur le plus favorable. C'est l'hétérogénéité du milieu, résultant du gradient d'altitude (près de 1 000 m de dénivelé pour la forêt d'Osséja) et de l'exploitation forestière, qui lui permet d'effectuer tout son cycle dans la pinède. Des phénomènes analogues ont été observés en forêt de montagne (Bailey *et al.*, 1953 in Newton, 1972 ; Crocq, 1978 ; Thiollay, 1980) et en plaine dans des boisements exploités (Frochot, 1971).

En revanche, le Pic épeiche et l'Ecureuil, à régimes alimentaires variés, sont assez stables dans l'espace. La période où ils sont granivores est plus ou moins décalée dans le temps selon la précocité du peuplement qu'ils occupent. Leur préférences vont aux futaies assez denses ou à fort volume foliaire. Ce sont ces types de peuplement qui sont les meilleurs pourvoyeurs en Hyménoptères et notamment en fourmis (Torossian, 1980) dont le Pic épeiche est grand consommateur en période estivale (Pynönen, 1939). Parmi les sites étudiés, le plus favorable à cette espèce est le site C, seul endroit de la forêt où l'on trouve le Pic noir (*Dryocopus martius* L.) qui se nourrit aussi de fourmis (Cuisin, 1980). La préférence de l'Ecureuil pour ces mêmes peuplements pourrait être liée en partie aux commodités de déplacement offertes à cette espèce arboricole par la continuité de la voûte des arbres, qui lui permettraient d'économiser une part de l'énergie perdue à la recherche de graines de petite taille (cf. Tonkin, 1983). Absent du secteur A où les pins sont très isolés les uns des autres et dépourvus de branches basses qui faciliteraient la descente au sol, l'Ecureuil est le seul des trois principaux consommateurs à fréquenter le perchis (E) où les couronnes se touchent.

Pour la Mésange noire et la Mésange huppée, les graines sont une nourriture occasionnelle, à l'instar de ce que note Gibb (1960) pour les mois de mars et avril dans une pinède de Pin sylvestre de plaine en Angleterre.

2. — PRÉLÈVEMENT TOTAL SUR LE STOCK DE GRAINES PRODUITES

Les ordres de grandeur donnés pour les taux de prédation des graines représentent certainement des estimations par défaut. En particulier, le Bec-croisé consomme en moyenne, en été et en automne, 91 % des graines d'un cône. Des 9 % restant dans le cône tombé au sol, que nous avons considérés comme intacts, une partie peut être, d'après nos observations, consommée par

la Mésange noire et la Mésange huppée. Une autre partie peut donner des plantules ; nous en avons fait l'expérience en obtenant des germinations à partir de cônes pleins semés. Mais ces plantules ne participent pas à la dissémination de l'essence dans la mesure où les cônes dont elles ont issues se trouvent au pied de l'arbre qui les a produits.

Quoi qu'il en soit, les taux de prédation totale avant la dissémination, tels qu'ils sont estimés, sont assez élevés : 20 à 30 % en 1981, et probablement bien plus en 1982. On a trouvé les mêmes ordres de grandeur dans certaines pessières finlandaises (Juutinen, 1953) et dans des pinèdes de montagne, ailleurs dans les Pyrénées (Genard et Lescourret, 1984 b) ou aux Etats-Unis (Benkman *et al.*, 1984), alors que les taux relevés par Guittet et Laberche (1974) et Roques (1977) en pinède de Pin sylvestre de plaine océanique sont inférieurs (3 à 20 %). Il est possible que la sévérité des conditions climatiques due à la montée en altitude ou en latitude soit à mettre en cause pour expliquer ces différences, car elle peut s'accompagner d'une augmentation de la proportion de graines dans le régime alimentaire de certaines espèces, et aussi d'une augmentation du nombre des granivores dans les communautés de vertébrés (Weins et Nussbaum, 1975).

3. — PARTAGE DE LA RESSOURCE

Dans notre zone d'étude les petits vertébrés sont les principaux consommateurs de graines dans les cônes. En effet, à l'inverse de ce qu'on observe dans de nombreuses forêts de conifères européennes (Roques, 1977 ; Annala, 1981 ; Roques *et al.*, 1983 et 1984 ; Trosset, 1984), les dégâts dus aux insectes « parasites » des cônes semblent très faibles en forêt d'Osséja (Roques *et al.*, 1983).

Pour ce qui est des consommateurs vertébrés, le Pic épeiche et l'Ecureuil exploitent les cônes plus efficacement que le Bec-croisé, comme le note également Nethersole-Thompson (1975). Pourtant leurs prélèvements demeurent très en deçà de ceux du Bec-croisé qui reste en toutes saisons, en forêt d'Osséja, l'agent majeur de la réduction dans l'arbre du stock de graines produites.

Le partage le plus équitable de la ressource entre ces trois espèces s'opère en hiver, lorsque le stock est exploitable par tous, et dans les futaies denses, là où la taille du stock restant après la prédation estivale est la plus élevée, et où le Pic épeiche et l'Ecureuil trouvent toute l'année un habitat favorable.

La coexistence de plusieurs espèces dépendant d'une même ressource telle que les graines de Pin est liée au fait que les populations possèdent des facteurs de régulation différents (Smith et Balda, 1979). Ainsi la consommation du Bec-croisé, et à un moindre degré celle de l'Ecureuil, ont augmenté entre 1981 et 1982 ; celle du Pic épeiche est restée stable. Par ailleurs, d'après nos observations étalées sur une période de quatre ans, la concurrence d'effectifs très élevés de Bec-croisé et de Pic épeiche paraît improbable (Fig. 5). Smith et Balda (1979) notent que chaque espèce a son propre cortège de prédateurs et ses propres moyens de survivre à une diminution de la ressource. Nous n'avons pas de données sur les prédateurs, mais en revanche il est clair que le Bec-croisé, le Pic épeiche et l'Ecureuil s'adaptent différemment à la période de faible disponibilité en graines (déhiscence) : le premier se déplace à la recherche de secteurs plus favorables, le second devient insectivore (Pynönen, 1939) et le troisième se tourne vers d'autres matières végétales (Shorten, 1954). Ces traits sont étroitement liés aux techniques d'exploitation des cônes. Au contraire du Pic

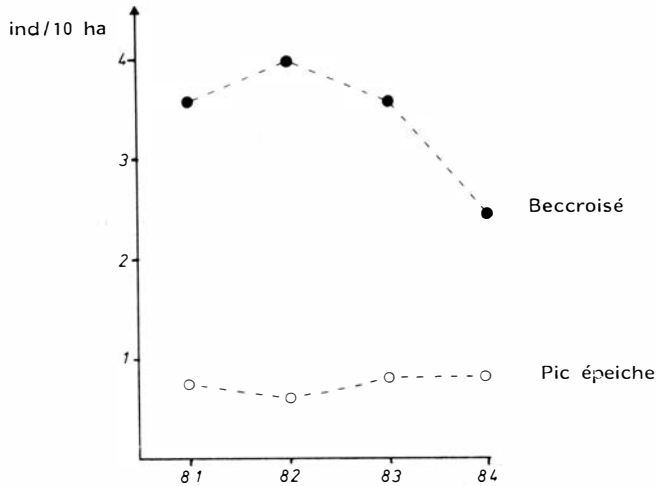


Figure 5. — Evolution de la densité printanière de Bec-croisé (*L. curvirostra*) et de Pic épeiche (*D. major*) à l'étage subalpin de la forêt d'Osséja (Pyrénées-Orientales) entre 1981 et 1984.

épeiche et de l'Ecureuil, qui — à supposer qu'ils exploitent des cônes déhiscents — perdraient certainement des graines lors du transport au lieu d'exploitation, le Bec-croisé qui dépouille les cônes ouverts sur place tire parti de la déhiscence qui lui facilite l'extraction des semences. Le début de la période de déhiscence coïncide du reste avec l'époque de la reproduction du Bec-croisé en forêt d'Osséja (Genard et Lescourret, 1984 a), ce qui concorde avec les données de la littérature (Newton, 1972 ; Nethersole-Thompson, 1975).

RESUME

Pour étudier la consommation des graines de Pin à crochets (*Pinus uncinata*) avant leur dissémination par les petits vertébrés dans les Pyrénées-Orientales, on a procédé, dans le massif cerdan d'Osséja (42° 23' N., 2° E.), à des estimations de la production en graines et à des comptages d'indices de prédation (cônes exploités, « ailes » de graines) convertibles en nombre de graines mangées par chaque consommateur reconnu. Le travail s'est déroulé entre les automnes 1981 et 1982 dans cinq secteurs de densités en fûts différentes. Le Bec-croisé des sapins (*Loxia curvirostra*), responsable majeur des prélèvements (15 à 31 % de la production de 1981), granivore quasi-exclusif, s'adapte par ses déplacements à la variabilité spatiale et temporelle du stock de graines ; il a exercé un impact majeur sur la production de semences dans les coupes légèrement boisées. Le Pic épeiche (*Dendrocopos major*) et l'Ecureuil commun (*Sciurus vulgaris*), granivores exclusifs pendant la seule période enneigée, sont plus stables dans l'espace et exploitent de préférence les futaies assez denses ou à fort volume foliaire. Leur impact respectif n'a concerné que 1 à 4 % de la production. La Mésange noire (*Parus ater*) et la Mésange huppée (*Parus cristatus*) n'ont opéré que des prélèvements négligeables. Le taux de prédation total sur la

production de graines en 1981 a varié de 20,5 % dans le secteur le plus dense à 32 % dans le secteur le plus clair. Le partage le plus équitable de la ressource en graines eut lieu en hiver, dans les habitats les plus favorables au Pic épeiche et à l'Écureuil.

SUMMARY

The consumption of Mountainpine seeds (*Pinus uncinata*) by small vertebrates before their dispersal was studied in a forest of the Eastern Pyrénées (Osséja, 42° 23' N, 2° E). Seed production was estimated, and predation signs (exploited cones, seed wings) convertible into numbers of seeds eaten by each identified consumer, were counted. The field work was carried out between Autumn 1981 and Autumn 1982, in five areas with different tree densities. The Common Crossbill (*Loxia curvirostra*), which was responsible for the largest consumption (15 to 31 % of the 1981 production) and is almost exclusively granivorous, adapted its movements to the spatial and temporal variability of the seed supply, and had a major impact on seed production in the forest clearings. The Spotted woodpecker (*Dendrocopos major*) and the Red squirrel (*Sciurus vulgaris*), which are exclusively granivorous only during the snowy season, were more sedentary and tended to occupy and exploit fairly thick or heavy-leaved timbers. Their respective impact only affected 1 to 4 % of the production. The Coal tit (*Parus ater*) and the Crested tit (*Parus cristatus*) had a negligible impact. The total rate of predation on the 1981 production ranged from 20 % in the densest areas to 32 % in the clearings. Seed resources were utilized most equitably in winter time in the habitats most favoured by the Spotted woodpecker and the Squirrel.

REMERCIEMENTS

Nous adressons nos plus vifs remerciements à D. Pépin, F. Spitz et A. Gautier-Hion qui ont relu le manuscrit et y ont apporté leurs critiques.

BIBLIOGRAPHIE

- ACHERAR, M. (1981). — *La colonisation des friches par le Pin d'Alep (Pinus halepensis Mill.) dans les basses garrigues du Montpellierais*. Thèse de 3^e cycle, USTL Montpellier, 210 pp.
- ACHERAR, M., LEPART, J. et DEBUSSCHE, M. (1984). — La colonisation des friches par le Pin d'Alep (*Pinus halepensis* Miller) en Languedoc méditerranéen. *Oecol. Plant.*, 5 : 179-189.
- ANNILA, E. (1981). — Kuusen käpy-ja siementuholaisten kannanvaihtelu. *Commun. Inst. For. Fenn.*, 101. Summary : Fluctuations in cone and seed insect populations in Norway spruce : 30-32.
- BENKMAN, C.W., BALDA, R.P. et SMITH, C.C. (1984). — Adaptations for seed dispersal and the compromises due to seed predation in Timber pine. *Ecology*, 65 : 632-642.
- BLACK, H.C. (1969). — Fate of sown or naturally seeded coniferous seeds. In Black H.C. (Ed.), *Wildlife and reforestation on the Pacific Northwest*, Oregon State University, Corvallis, pp. 42-51.
- BLONDEL, J. (1969). — Méthodes de dénombrement des populations d'oiseaux. In Lamotte M. et Bourlière F. (Eds), *Problèmes d'écologie : l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres*. Masson, Paris, pp. 97-151.

- BREWER, R. (1972). — An evaluation of winter bird population studies. *Wilson Bull.*, 84 : 261-277.
- BREWER, R. (1978). — A comparison of three methods of estimating winter bird populations. *Bird-banding*, 49 : 252-261.
- CROCQ, C. (1978). — *Ecologie du Casse-noix (Nucifraga caryocatactes L.) dans les Alpes françaises du Sud. Ses relations avec l'Arolle (Pinus cembra L.)*. Thèse d'Université, Aix-Marseille, 189 pp.
- CUISIN, M. (1980). — L'influence des pics sur les milieux forestiers. In *Pesson P. (Ed.), Actualités d'Ecologie forestière*, Gauthiers-Villars, Paris, pp. 406-414.
- FERRY, C. et FROCHOT, B. (1982). — Les oiseaux et la dissémination des plantes forestières. *Le Jean-le-Blanc*, 21 : 3-12.
- FROCHOT, B. (1971). — *Ecologie des oiseaux forestiers de Bourgogne et du Jura*. Thèse de doctorat ès Sciences, Dijon, 144 pp.
- GENARD, M. et LESCOURRET, F. (1984 a). — *Les petits vertébrés de la pineraie à crochets ; fonction descriptive et rôle dans la régénération forestière. L'exemple du massif d'Osséja (Pyrénées-Orientales)*. Thèse de docteur-ingénieur, Institut National Agronomique Paris-Grignon, 250 pp.
- GENARD, M. et LESCOURRET, F. (1984 b). — *Consommation des graines de pin à crochets (Pinus uncinata) par les petits vertébrés au vallon d'Estibère (Réserve naturelle du Néouvielle, Hautes-Pyrénées)*. Rapport d'activité sur la contribution au programme engagé par le Parc National des Pyrénées-Occidentales.
- GIBB, J.A. (1960). — Populations of tits and goldcrests and their food supply in pine plantations. *Ibis*, 102 : 163-208.
- GUITTET, J. et LABERCHE, J.C. (1974). — L'implantation naturelle du Pin sylvestre sur pelouse xérophile en forêt de Fontainebleau. *Oecol. Plant.*, 9 : 111-130.
- HARPER, J.L. (1977). — *Population biology of plants*. Academic Press, London, xxiv et 892 pp.
- ILLY, G. et LEMOINE, B. (1970). — Densité de peuplement, concurrence et coopération chez le Pin maritime. *Ann. Sci. Forest*, 27 : 127-155.
- IZARD, M. (1977). — Comptabilité écologique à moyenne échelle. Application à la définition des régions écologiques. Donezan, Capcir, Cerdagne. *Bull. Ecol.*, 8 : 219-230.
- JANZEN, D.H. (1970). — Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am. Nat.*, 104 : 501-528.
- JUUTINEN, P. (1953). — Pikkukäpylinnum (*Loxia curvirostra* L.) ravinnosta ja metsätaloudellisesta merkityksestä. *Commun. Inst. For. Fenn.*, 41 (3). Referat : Über Nahrung und Forstwirtschaftliche Bedeutung des Fichtenkreuzschnabels (*Loxia curvirostra* L.) : 40-41.
- NETHERSOLE-THOMPSON, D. (1975). — *Pine crossbills. A scottish contribution*. T. et A.D. Poyser, Berkhamsted.
- NEWTON, I. (1972). — *Finches*. Collins, London.
- PROBST, A. (1983). — *Variation intraspécifique et introgression entre Pinus uncinata Ram. et Pinus sylvestris L. en forêt d'Osséja (Pyrénées-Orientales)*. Thèse de 3^e cycle, Toulouse, 221 pp.
- PYNÖNEN, A. (1939). — Biologie finnishier Spechte. II. *Ann. Zool. Fennici*, 9 (4) : 1-60.
- RADVANYI, A. (1973). — Seed losses to small mammals and birds. In Cayford J.H. (Ed.), *Direct seeding symposium*, Timmins, Ontario, pp. 67-75.
- ROQUES, A. (1977). — Etude du complexe entomogique lié aux cônes de Pin sylvestre en forêt de Fontainebleau. *Bull. Ecol.*, 8 : 415-434.
- ROQUES, A., RAIMBAULT, J.P. et GOUSSARD, F. (1983). — Impact des insectes ravageurs des cônes et graines sur la régénération naturelle du Pin à crochets dans quelques forêts de montagne des Alpes du Sud et des Pyrénées-Orientales. *Acta biol. mont.*, 2 : 331-347.
- ROQUES, A., RAIMBAULT, J.P. et DELPLANQUE, A. (1984). — Les Diptères Anthomiidae du genre *Lasiomma* Stein. ravageur des cônes et graines de mélèzes d'Europe (*Larix decidua* Mill.) en France. II. — Cycles biologiques et dégâts. *Z. ang. Ent.*, 98 : 350-367.
- SHORTEN, M. (1954). — *Squirrels*. Collins, London.

- SMITH, C.C. et BALDA, R.P. (1979). — Competition among insects, birds and mammals for conifer seeds. *Amer. Zool.*, 19 : 1065-1083.
- SORK, V.L. (1983). — Mammalian seed dispersal of Pignut hickory during three fruiting seasons. *Ecology*, 64 : 1049-1056.
- SULLIVAN, T.P. (1979). — The use of alternative foods to reduce conifer seed predation by the Deer mouse (*Peromyscus maniculatus*). *J. appl. Ecol.*, 16 : 475-495.
- THIOLLAY, J.M. (1980). — L'évolution des peuplements d'oiseaux le long d'un gradient altitudinal dans l'Himalaya central. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 34 : 199-269.
- TOMBACK, D.F. (1982). — Dispersal of Whitebark pine seeds by Clark's nutcracker : a mutualism hypothesis. *J. anim. Ecol.*, 51 : 451-467.
- TONKIN, J.M. (1983). — Activity patterns of the Red squirrel (*Sciurus vulgaris*). *Mammal Rev.*, 13 : 99-111.
- TOROSSIAN, C. (1980). — *Les fourmis du groupe Formica rufa, indicateur biologique de dégradation de l'écosystème forestier montagnard sous l'action humaine*. Contrat Faune et Flore, 77/105, Ministère de l'Environnement, 186 pp.
- TROSSET, L. (1984). — Productivité et régénération des pessières subalpines dans les Alpes Nord-Occidentales. *Acta Biol. mont.*, 4 : 101-114.
- WIENS, J.A. et NUSSBAUM, K.A. (1975). — Model estimation of energy flow in north-western coniferous forest bird communities. *Ecology*, 56 : 547-561.