



HAL
open science

Density and distribution of mountain-pine (*Pinus uncinata* Miller ex Mirbel) seed-consuming small vertebrates in the Osséja forest (eastern-Pyrenees)

Michel Génard, Françoise Lescourret

► To cite this version:

Michel Génard, Françoise Lescourret. Density and distribution of mountain-pine (*Pinus uncinata* Miller ex Mirbel) seed-consuming small vertebrates in the Osséja forest (eastern-Pyrenees). *Vie et Milieu / Life & Environment*, 1986, pp.27-36. <hal-03023771>

HAL Id: hal-03023771

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03023771v1>

Submitted on 25 Nov 2020

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.



HAL Authorization

ABONDANCE ET RÉPARTITION DES PETITS VERTÉBRÉS CONSOMMATEURS DE GRAINES DE PIN A CROCHETS (*PINUS UNCINATA* MILLER EX MIRBEL) EN FORÊT D'OSSÉJA (Pyrénées-Orientales)

Density and distribution of mountain-pine (Pinus uncinata Miller ex Mirbel) seed-consuming small vertebrates in the Osséja forest (eastern-Pyrenees)

Michel GÉNARD et Françoise LESCOURRET

Laboratoire de la Faune sauvage et de Cynégétique
C.R.A. Toulouse, BP 27, 31326 Castanet-Tolosan Cedex

OISEAUX
RONGEURS
CONSOMMATEURS DE GRAINES
PINUS UNCINATA
RÉPARTITION
ABONDANCE

RÉSUMÉ. — Des observations et des campagnes saisonnières d'échantillonnage, réalisées entre 1980 et 1985 permettent d'identifier les petits Vertébrés consommateurs de graines de Pin à crochets (*Pinus uncinata*) de la forêt d'Osséja (Pyrénées-Orientales), d'estimer leurs effectifs et leur répartition spatiale en fonction du cycle phénologique du Pin. En période enneigée, les consommateurs de graines dans le cône, alors granivores exclusifs (*Loxia curvirostra*, *Dendrocopos major*, *Sciurus vulgaris*) ou occasionnels (*Parus ater* et *Parus cristatus*, en période de déhiscence) forment un ensemble d'effectif élevé et largement réparti. A la même époque, seul *Fringilla caelebs*, sporadique et localisé, mange des graines disséminées. A la fonte des neiges, seul *L. curvirostra* continue à exploiter les cônes. En période déneigée, les consommateurs de graines disséminées, *Serinus citrinella*, *P. ater*, *P. cristatus*, *F. caelebs*, *Apodemus sylvaticus*, *Clethrionomys glareolus*, *Microtus agrestis* et *Microtus arvalis*, constituent un ensemble de fort effectif et à large répartition. Le groupe des consommateurs de graines est composé d'espèces qui ont donc des rapports très différents avec les cônes ou les graines. Les effectifs offrent, au moins pour les Oiseaux, une relative stabilité. On émet l'hypothèse que cette stabilité peut être mise en relation avec la relative constance de la production en graines du Pin à crochets dans ce secteur.

BIRDS
RODENTS
SEED-CONSUMER
PINUS UNCINATA
DISTRIBUTION
DENSITY

ABSTRACT. — Observations and seasonal field sampling, from 1980 to 1985 allowed us to identify mountain-pine (*Pinus uncinata*) seed-consuming small vertebrates in the Osséja forest (Eastern Pyrenees), and to estimate their numbers and their distribution according to the phenological cycle of pine. During the snowy season, the species which exploit cones, exclusively granivorous (*Loxia curvirostra*, *Dendrocopos major*, *Sciurus vulgaris*) or occasionally granivorous (*Parus ater* and *Parus cristatus*, during the time of dehiscence), form a large and widely distributed set. In the same period, *Fringilla caelebs* alone, in a sporadic and localized manner, eats scattered seeds. At snow-melting, *Loxia curvirostra* continues to exploit cones. After snow has melted, species which consume scattered seeds, *Serinus citrinella*, *P. ater*, *P. cristatus*, *F. caelebs*, *Apodemus sylvaticus*, *Clethrionomys glareolus*, *Microtus agrestis* and *Microtus arvalis*, constitute a large and widely distributed set. The seed-eating group is composed of species which show very different relationships with cones or seeds. The number of these seed-eaters is relatively stable, at least as regards birds, which might be related to the relative constancy of mountain-pine seed production in this area.

INTRODUCTION

Le Pin à crochets (*Pinus uncinata* Miller ex Mirbel), essence dominante de l'étage subalpin pyrénéen, a fait récemment l'objet de divers travaux d'écologie fonctionnelle, traitant d'aspects entomologiques (Torossian, 1977, 1981; Torossian *et al.*, 1984; Coudroy, 1983; Roques *et al.*, 1983), mycologiques (Durrieu *et al.*, 1981 et 1984), botaniques (Puig, 1982). Dans le cadre de ces recherches, les Vertébrés consommateurs de graines de Pin à crochets méritent une attention particulière dans la mesure où, en s'ajoutant au complexe des Insectes ravageurs du cône (Roques *et al.*, op. cit.), ils forment une guilda de granivores dont les membres se partagent une ressource nécessaire à la perpétuation de la pineraie. En outre, la sévérité des conditions climatiques en altitude peut s'accompagner d'une plus grande importance des granivores dans les communautés animales (Wiens & Nussbaum, 1975).

Une première étape nécessaire à la compréhension des relations entre ces Vertébrés granivores et les graines de Pin à crochets réside dans l'étude de leur organisation. Le présent travail s'attache ainsi à estimer leur abondance et leur répartition temporelle et spatiale dans une forêt des Pyrénées-Orientales.

MILIEU D'ÉTUDE

La forêt d'Osséja (42°23' N, 2° E), qui constitue le cadre de cette étude, est située sur le versant nord de la chaîne du Puigmal (Cerdagne, Pyrénées-Orientales). Elle est soumise à un climat montagnard à nette tendance continentale (Izard, 1977), dont la rigueur est quelque peu tempérée par un fort ensoleillement hivernal et une relative pluviosité estivale.

Installée de 1 400 à 2 300 m d'altitude, la forêt couvre 1 650 ha. Le Pin à crochets domine, mais on trouve du Pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.) aux parties basses et un hybride entre les deux essences, le Pin de Bouget (*Pinus bougeti* Flous) à la zone d'introgession (Probst, 1983).

Les caractéristiques des 4 principaux faciès forestiers du massif d'Osséja sont présentées Tableau I. La densité des Pins varie entre 0 dans les coupes rases et plus de 1 600 fûts/ha dans les perchis, mais les peuplements adultes comptent en moyenne moins de 700 tiges à l'hectare.

Enfin, pour comprendre la notion de disponibilité en graines pour les consommateurs, on a résumé tableau II les grandes lignes de la phénologie du cône de Pin à crochets en forêt d'Osséja. Celle du cône de Pin sylvestre est assez comparable.

Tabl. I. — Faciès forestiers du massif d'Osséja (d'après Puig, 1982).
Facies of the Osséja forest (after Puig, 1982).

Etage	Classe	Faciès	Espèce dominante	Remarques
Montagnard	<i>Quercus faginea</i> (Braun-Blanquet et Vigier, 1937)	<i>Hepatico nobilis-pinetum sylvestris</i> (Gruber, 1978)	<i>Pinus sylvestris</i>	Futaies assez denses, avec clairières et plages de régénération
			et <i>Pinus bougeti</i>	Futaies assez claires, en soulane, ou en ombrée dans les coupes. Dans ce dernier cas, on trouve divers stades d'évolution : coupe rase enherbée, îlots de régénération, larges plages de régénérations.
	<i>Pino juniperetea</i> (Rivas-Martinez, 1964)	<i>Veronico-pinetum sylvestris</i> (Rivas-Martinez, 1968)		Dans les coupes en ombrée (cf. ci-dessus)
Subalpin	<i>Vaccino piceetea</i> (Braun-Blanquet, 1939)	<i>Pino-vaccinietum myrtilli</i> (Kobzenda, 1930)	<i>Pinus uncinata</i>	Futaies assez denses, sans couvert bas au sol
				<i>Rhododendro-pinetum uncinatae</i> (Rivas-Martinez, 1968)

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

Phenology of the mountain-pine (Pinus uncinata) cone in the Osséja forest (Eastern Pyrenees) after Probst (1983).

époque	Apparition des cônelets mai à juillet	Fécondation des cônelets juin à juillet	Maturité des cônes et des graines septembre à octobre	Dissémination des graines principalement fin d'hiver, début de printemps
année	n	n + 1	n + 1	n + 2

MÉTHODES D'ÉTUDE

I. Récolte des données

1. Identification des consommateurs

Au cours d'une période de travail de terrain continu s'étalant entre l'automne 1980 et l'automne 1982, on a procédé à des observations :

— directes, des animaux se nourrissant. Pour les consommateurs de graines disséminées, nous avons fait des affûts près de secteurs où nous avons semé des graines de pin à crochets : 2 semis en ligne et trois en quadrat ont été ainsi suivis en période enneigée, et 10 en période déneigée.

— indirectes, des indices de prédation reconnaissables : cônes exploités de manière caractéristique par telle ou telle espèce avant la dissémination des graines; téguments de graines consommées après leur dissémination (les Oiseaux les font éclater en deux parties, les Rongeurs les rongent).

En outre, des individus des différentes espèces de Micromammifères rongeurs de la forêt d'Osséja ont été capturés puis maintenus en captivité. On leur a présenté des graines de Pin à crochets éparses et dissimulées dans un couvert herbacé épais prélevé directement sur le lieu de l'étude et couvrant le fond de leur cage.

2. Recueil d'indices de l'abondance des consommateurs

2.1. Cas des Oiseaux

Des relevés printaniers ont été effectués par Echantillonnage ponctuel simple ou E.P.S. (Spitz, 1974 a). Cette technique diffère des Indices Ponctuels d'Abondance ou I.P.A. (Blondel *et al.*, 1970) en ce sens qu'on fait un seul point d'écoute de 20 mn par station; elle est particulièrement adaptée à la montagne où la durée du printemps est courte.

Des relevés hivernaux ont été effectués par une technique mise au point en forêt d'Osséja, du même principe que l'E.P.S. mais de durée 5 mn par station et que nous appelons Echantillonnage ponctuel simple hivernal ou E.P.S.H. (Génard & Lescourret, 1984).

Au printemps, les stations d'écoute sont réalisées par échantillonnage systématique sur une grille de maille 500 m. En hiver, elles sont réalisées à skis sur des courbes de niveau distantes de 100 m de dénivelé. Au total 216 points printaniers et 559 points hivernaux ont été effectués de 1980 à 1985.

2.2. Cas des rongeurs

Pour l'Ecureuil commun (*Sciurus vulgaris* L.), les contacts directs ou les indices (cônes exploités,

traces dans la neige) ont fourni quelques renseignements sur les milieux occupés.

Pour les Micromammifères, aux indices de présence que constituent les traces dans la neige s'ajoutent les résultats de piégeages en ligne (Spitz, 1969; Le Louarn; 1974) et en quadrat avec marquage et recapture (Spitz, 1969).

La forêt a été prospectée en automne de 1980 à 1982 selon un échantillonnage stratifié basé sur les types de formation végétale présents. Un seul quadrat a été installé en période hivernale (février 1982). Au total 52 lignes et 10 quadrats ont été posés.

II. Traitement des données

1. Estimation des densités

Les indices d'abondance d'Oiseaux obtenus par E.P.S. ou E.P.S.H. sont convertis en densités spécifiques grâce à des coefficients de conversion établis dans les Alpes (Spitz, 1982) et testés par nous-mêmes dans le lieu d'étude, ou établis en forêt d'Osséja (Génard & Lescourret, 1984).

Les nombres de captures de Micromammifères par ligne de piège sont convertis en densités spécifiques grâce aux équations proposées par Spitz *et al.* (1974). Sur les quadrats de piégeage on obtient une estimation des densités par l'examen du calendrier des nouvelles captures (Spitz, 1969). Cependant, étant donné la taille relativement faible de nos quadrats (0,43 à 11,7 ha), on peut penser que les résultats obtenus sont des approximations par excès (Duplantier *et al.*, 1984).

2. Biotopes préférentiels

Pour l'Ecureuil, la mise en relation de la fréquence d'observation d'indices de présence avec la densité en fûts de peuplement arboré permet des indications grossières sur les types de peuplement préférés.

Pour les Oiseaux et les Micromammifères on utilise l'analyse des correspondances (Benzecri, 1973), selon une démarche adaptée à l'étude des préférences écologiques des espèces animales et qui repose sur l'examen des proximités entre des variables décrivant l'abondance animale et des variables décrivant le milieu (Spitz, 1972; Jacob *et al.*, 1977; Le Louarn & Spitz, 1974; Treussier, 1976; Janeau, 1980). Dans le tableau relevés x variables, les relevés sont les stations d'écoute pour les Oiseaux et les « tronçons » homogènes de lignes de pièges pour les Micromammifères, les critères d'homogénéité étant fournis par la végétation. Les variables sont d'une part des indices d'abondance animale, soit des nombres de contacts par espèce d'Oiseau et par point d'écoute, et des nombres de captures par espèce de Micromammifère et par tronçon, ramenés

à 100 m de ligne et d'autre part des descripteurs du milieu (cf. annexe). Le tableau est dressé sous forme disjonctive complète. Suivant la méthode de Treussier (*op. cit.*) et Janeau (*op. cit.*), on calcule la distance entre les variables décrivant l'abondance animale et celles qui décrivent le milieu dans un espace euclidien dimensionné par les facteurs de l'A.F.C. qui sont d'importance majeure (ici, qui extraient plus de l'inertie totale/nombre de facteurs). Le seuil fixé à la distance minimale en-deçà de laquelle 2 variables sont jugées proches est basé sur le calcul de la moyenne des distances 2 à 2 entre les 2 types de variables. On ne donnera pas dans l'exposé des résultats l'interprétation des facteurs de l'A.F.C., mais uniquement, sous forme de tableaux, la synthèse qualitative de ces calculs de distance, qui permet de définir les biotopes préférentiels saisonniers des espèces concernées.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

I. Abondance et répartition des consommateurs de graines en période enneigée

1. Cas des consommateurs de graines dans le cône

Au cœur de l'hiver, les cônes sont en majorité indéhiscents. Les espèces qui sont capables d'extraire les graines des cônes fermés sont le Beccroisé des Sapins (*Loxia curvirostra* L.), le Pic épeiche

(*Dendrocopos major* L.) et l'Écureuil commun (*Sciurus vulgaris* L.). Le Beccroisé, qui se nourrit exclusivement de graines à cette saison (Newton, 1972; Nethersole-Thompson, 1975), présente alors des densités assez élevées (Fig. 1) et habite de préférence les parties hautes du massif, dans les futaies claires de 100 à 300 fûts/ha (Tabl. III). Le Pic épeiche, également granivore exclusif en hiver (Pynönen, 1939; Cuisin, 1980) a des effectifs plus faibles que le Beccroisé (Fig. 1) et réside à des altitudes plus basses et dans des peuplements plus denses, de 300 à 700 fûts/ha (Tabl. III). Pour l'Écureuil, également granivore à cette saison (Shorten, 1954; Pulliainen, 1973, Purroy & Rey, 1974), on peut simplement indiquer qu'il fréquente toute l'année des peuplements arborés assez denses.

Au fur et à mesure que l'hiver s'avance, une proportion grandissante de cônes devient déhiscente. La Mésange noire (*Parus ater* L.) et la Mésange huppée (*Parus cristatus* L.), essentiellement insectivores toute l'année (Gibb, 1960), profitent alors de l'élimination de défenses structurales qu'elles seraient incapables de briser et viennent prélever quelques graines dans les cônes ouverts. Ce phénomène a également été noté dans des pineraies de Pin sylvestre par Gibb (*op. cit.*) et Nethersole-Thompson (1975). Ces deux espèces ont des effectifs hivernaux très élevés (Fig. 1). La Mésange noire, omniprésente, trouve son optimum dans les boisements moyennement denses de 300 à 400 fûts/ha, et la Mésange huppée dans des boisements plus denses allant jusqu'à 700 fûts/ha (Tabl. III).

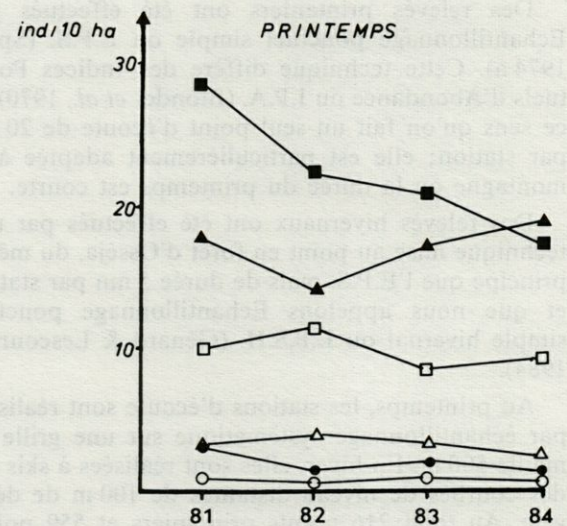
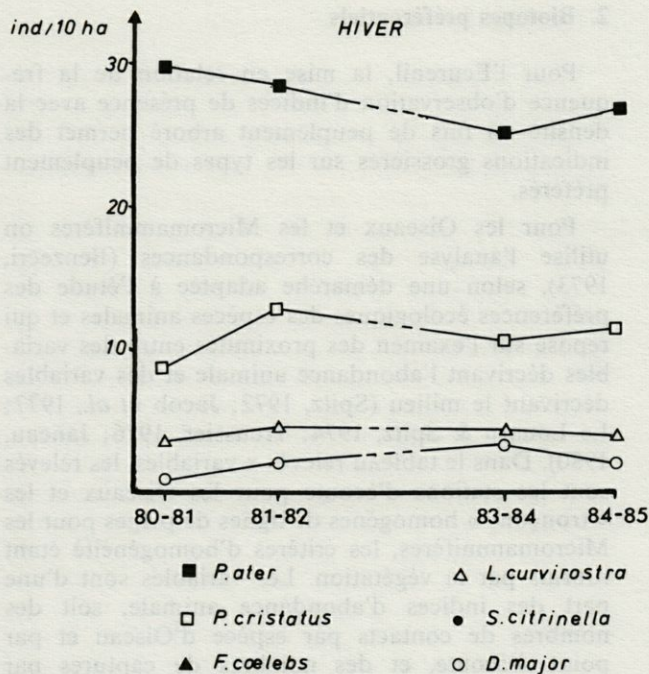


Fig. 1. — Evolution en forêt d'Osséja des densités hivernales et printanières des Oiseaux consommateurs de graines de Pin.

Development of the winter and spring densities of the avian pine seed consumers in the Osséja forest.

Tabl. III. — Biotopes préférentiels des Oiseaux consommateurs de graines de Pin en hiver et au printemps.
Preferential habitats of pine seeds avian consumers in Winter and in Spring.

	HIVER					PRINTEMPS		
	beccroisé <i>L. curvirostra</i>	pic épeiche <i>D. major</i> ⁽¹⁾	mésange noire <i>P. ater</i>	mésange huppée <i>P. cristatus</i>	pinson <i>F. coelebs</i>	beccroisé <i>L. curvirostra</i>	pinson <i>F. coelebs</i>	venturon <i>S. citrinella</i>
Orientation	N	N,NE	I	NE,NW	NW	N,NE	NE	NE
Altitude (m)	1900	1800-1900	I	I	> 2000	1800-2000 <u>1900-2000</u>	1500-2100 <u>1800-1900</u>	I
Pente (%)	0-50	0-50	I	I	I	0-50	0-50	0-50
Type de peuplement	FH	FH	FH	FH	I	FH	FH au contact avec clairière	C/B
Strate > 10 m (Nbre fûts/ha)	100-300	300-700	<u>100-700</u> <u>300-400</u>	300-700	100-300	100-700	300-700	I
Strate 4-10 m	0	0	0	0	I	0	0	0
Strate 1-4 m (% de recouvrement)	I	I	0	0-25	I	I	0-25	0-25
Strate < 1 m	*	*	*	*	*	I	0	0
Sol (% de recouvrement)	*	*	*	*	*	I	graminées 75-100	graminées 75-100

I : Indifférent ; FH : Futaie homogène ; C/B : Clairière/Boisement ; * : présence de neige

N.B. : Les soulignés correspondent à des optima.

(1) : En réalité, il s'agit du biotope préférentiel printanier. Le nombre de contacts n'a pas été suffisant pour autoriser l'analyse en hiver, mais les préférences écologiques de cette espèce très territoriale sont probablement peu variables d'une saison à l'autre.

Nous avons également observé des prélèvements de graines dans les cônes ouverts par 2 espèces présentes très épisodiquement en hiver dans la pineraie d'Osséja : le Venturon montagnard (*Serinus citrinella* L.) et le Tarin des aulnes (*Carduelis spinus* L.), connus pour opérer ainsi dans d'autres forêts de conifères (Newton, 1967 et 1972; Nethersole-Thompson, 1975).

2. Cas des consommateurs de graines disséminées

En janvier-février, il n'est pas rare de trouver des graines disséminées sur la neige. Les semis de graines en nature — en particulier dans la zone piégée — n'ont donné lieu à aucun prélèvement de la part des rongeurs. Pourtant la fréquence des traces après les chutes de neige attestent de la régularité de leurs déplacements en surface du manteau neigeux. Les résultats du piégeage indiquent en outre des effectifs non négligeables : neuf Mulots sylvestres (*Apodemus sylvaticus* L.) et un Campagnol roussâtre (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) pour 2,5 ha. En revanche le Pinson des arbres (*Fringilla coelebs* L.) s'avère un consommateur fréquent de graines sur le manteau neigeux. Sporadique à cette époque en forêt d'Osséja, il se cantonne en altitude, aux boisements clairs (100 à 300 fûts/ha) exposés au nord-ouest, soit les mieux ensoleillés de ce massif globalement orienté au nord (Tabl. III).

II. Abondance et répartition des consommateurs de graines en période déneigée

1. Cas des consommateurs de graines dans le cône

En avril, on ne trouve plus de cônes exploités par le Pic épeiche et l'Écureuil. Ces 2 espèces se tournent respectivement vers des Insectes (Pynönnen, 1939) et vers d'autres matières végétales (Shorten, 1954). Seuls les Beccroisés continuent à manger des graines, dans des cônes encore fermés ou dans des cônes déhiscents non encore vides. En effectifs légèrement inférieurs à ceux de l'hiver (Fig. 1), ils se concentrent à la fin du printemps aux altitudes élevées et dans des peuplements généralement plus denses que ceux fréquentés en hiver (Tabl. III) c'est-à-dire dans les secteurs les plus tardifs où ils trouvent encore des graines dans les cônes.

Dès le mois de juillet, les 3 espèces extractrices des graines du cône fermé, Beccroisé, Pic épeiche, Écureuil, s'attaquent aux cônes mûrissants. Leur répartition est alors comparable à celle déjà décrite pour l'hiver, quoique le Beccroisé privilégie alors les futaies les plus claires (Génard & Lescourret, 1984).

2. Cas des consommateurs de graines disséminées

2.1. Oiseaux

Les espèces consommatrices sont le Venturon montagnard, la Mésange noire, la Mésange huppée

et le Pinson des arbres. Le premier, d'effectifs faibles (Fig. 1) est souvent observé en troupes dans les zones ouvertes et les boisements à proximité des clairières (Tabl. III). Les trois suivants sont d'effectifs élevés (Fig. 1); les Mésanges ont les mêmes biotopes préférentiels qu'en hiver, et le Pinson privilégie les boisements denses (300 à 700 fûts/ha, Tab. III).

2.2. Rongeurs

La plupart des graines que nous avons semées ont été consommées par des rongeurs. Plus précisément, les expériences de nourrissage sur animaux captifs nous montrent que le Mulot sylvestre, le Campagnol roussâtre, le Campagnol agreste (*Microtus agrestis*

L.) et le Campagnol des champs (*Microtus arvalis* Pall.) sont tous consommateurs de graines de Pin à crochets, les 2 premiers étant de loin les consommateurs les plus fréquents. Le Mulot et le Campagnol roussâtre sont du reste souvent cités comme consommateurs de graines de conifères (Hansson & Zejda, 1977; Holisova & Obrtel, 1979; Obrtel & Holisova, 1979). Le Campagnol agreste et le Campagnol des champs sont cités comme consommateurs occasionnels (Myllymäki & Paasikallio, 1972, in Hansson & Zejda, 1977; Holisova & Obrtel, 1980).

Les résultats des piégeages automnaux (Tabl. IV), sont considérés comme représentatifs de la période déneigée, sur la base de données démographiques (Génard & Lescouret, 1984).

Tabl. IV. — Densités automnales moyennes des Rongeurs (individus/ha) par formation végétale de 1980 à 1982. *Average autumn densities of rodents (individuals/ha) by vegetal formation from 1980 to 1982.*

Formation végétale	Année	Nombre de sites échantillonnés	Effectifs par espèces				Effectif total		
			Mulot <i>A. sylvaticus</i>	Campagnol roussâtre <i>C. glareolus</i>	Campagnol agreste <i>M. agrestis</i>	Campagnol des champs <i>M. arvalis</i>			
Milieux ouverts	très enherbé	1980	—	—	—	—	0		
		1981	0,6	—	—	10	10,6		
		1982	3,8	—	—	6,7	10,5		
	<i>Veronico-pinetum sylvestris</i> en régénération	1980	3	4,2	0,5	—	4,7		
		1981	1	15,9	—	—	15,9		
		1982	1	10	10,7(1)	—	23,5		
	avec houppiers au sol	1982	1	2,3	5,3	7,9	—	15,5	
		<i>Rhododendro-pinetum uncinatae</i> (R-p u)	1980	1	—	5,8	5,3	—	11,1
			1981	3	1,2	8,8	—	—	10
1982	1		6,6	17,8	5,3	7,2(2)	36,9		
Lisière supérieure	1980	6	0,8	—	—	1,1	1,9		
Milieux fermés	<i>Pino-vaccinietum myrtilli</i> (P-v m)	1980	4	0,3	0,4	—	—	0,7	
		1981	1	0,4	0,2	—	0,3	0,9	
		1982	1	0,7	1	0,8	—	2,5	
	Faciès intermédiaire (R-p u /P-v m)	1980	3	1,7	3,8	—	—	5,5	
		1981	2	1,7	2,3	1,1	—	5,1	
	<i>Hepatico nobilis-pinetum sylvestris</i>	1981	3	5	2,9	2,7	—	10,6	
1982		1	3,8	5,8	2,7	—	12,3		

(1) La zone piégée comprend un secteur hétérogène et un secteur plus homogène couvert de régénérations. D'où l'abondance simultanée du Mulot et du Campagnol roussâtre.

(2) La zone piégée comprend une trouée (pelouse) dans le tapis de Rhododendron. D'où l'abondance du Campagnol des champs.

Milieux ouverts

(1) Les milieux très ouverts, bien enherbés et sur pente faible du *Veronico-pinetum sylvestris*, conviennent particulièrement au Campagnol des champs (Le Louarn *et al.*, 1970; Le Louarn, 1977; Janeau, 1980).

(2) Les parcelles en voie de régénération du *Veronico-pinetum sylvestris*, donc avec îlots de jeunes Pins parsemant le couvert herbacé, sont marqués par l'abondance du Mulot. Les arbustes de 1 à 4 m de haut, ici des Pins dont les branches descendent jusqu'à terre, lui sont très favorables (Tabl. V), comme dans d'autres forêts de plaine et de monta-

gne (Spitz, 1974 b; Le Louarn, 1977; Dassonville, 1978; Lemée, 1978).

(3) Les milieux dont le sol est abondamment couvert de végétation ou de débris volumineux sont riches en Campagnol roussâtre et à un moindre degré en Campagnol agreste. Les zones de coupes où subsistent au sol des houppiers encore verts (Tabl. IV), le *Veronico-pinetum sylvestris* avec nombreuses régénérations, le *Rhododendro-pinetum uncinatae*, avec son important tapis de rhododendron (Tabl. IV et V), fournissent à ces espèces un couvert bas formant abri mais laissant le sol praticable.

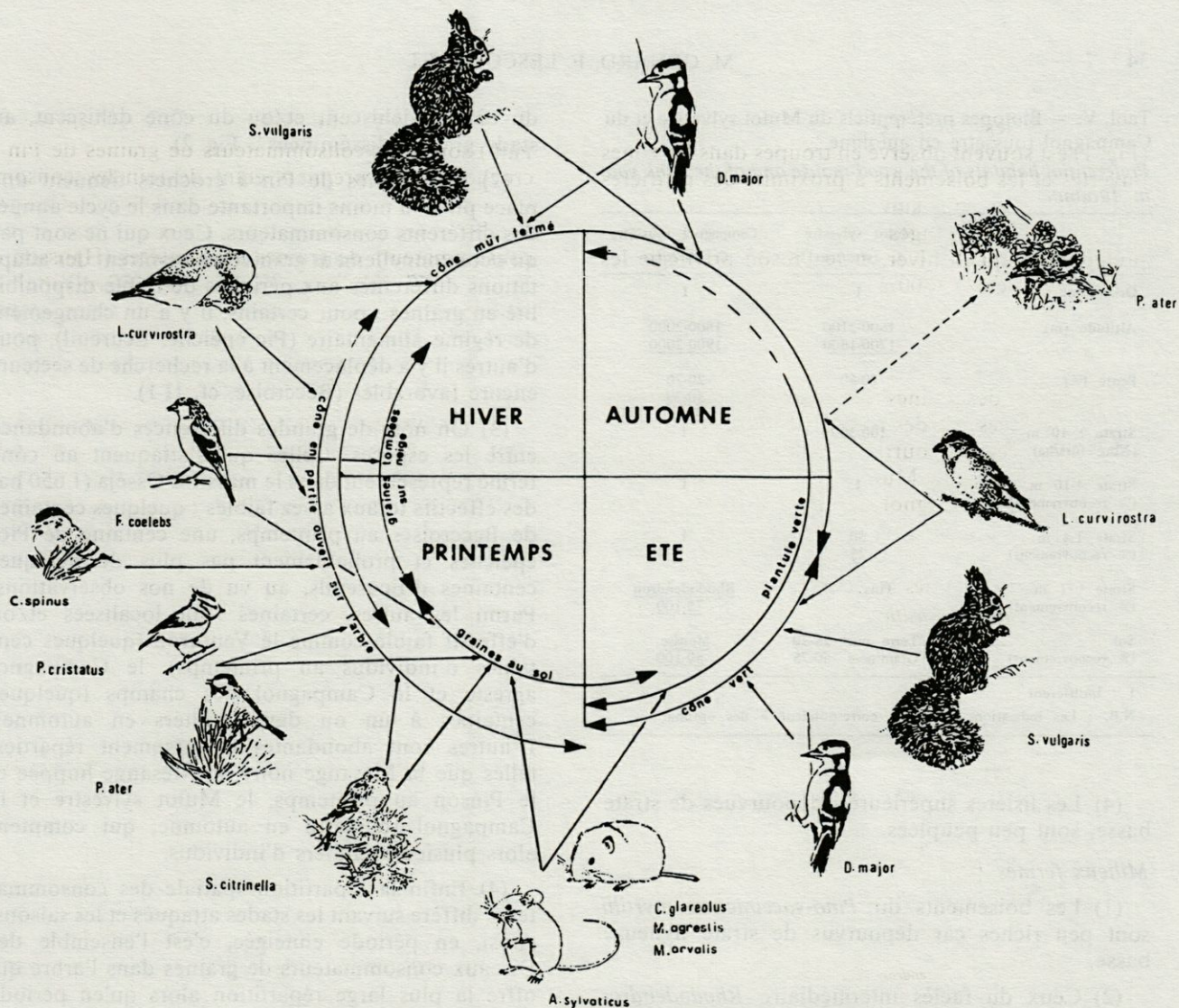


Fig. 2. — Intervention des petits Vertébrés sur les graines de Pin en fonction des saisons.
Intervention of small vertebrates upon pine seeds according to seasons.

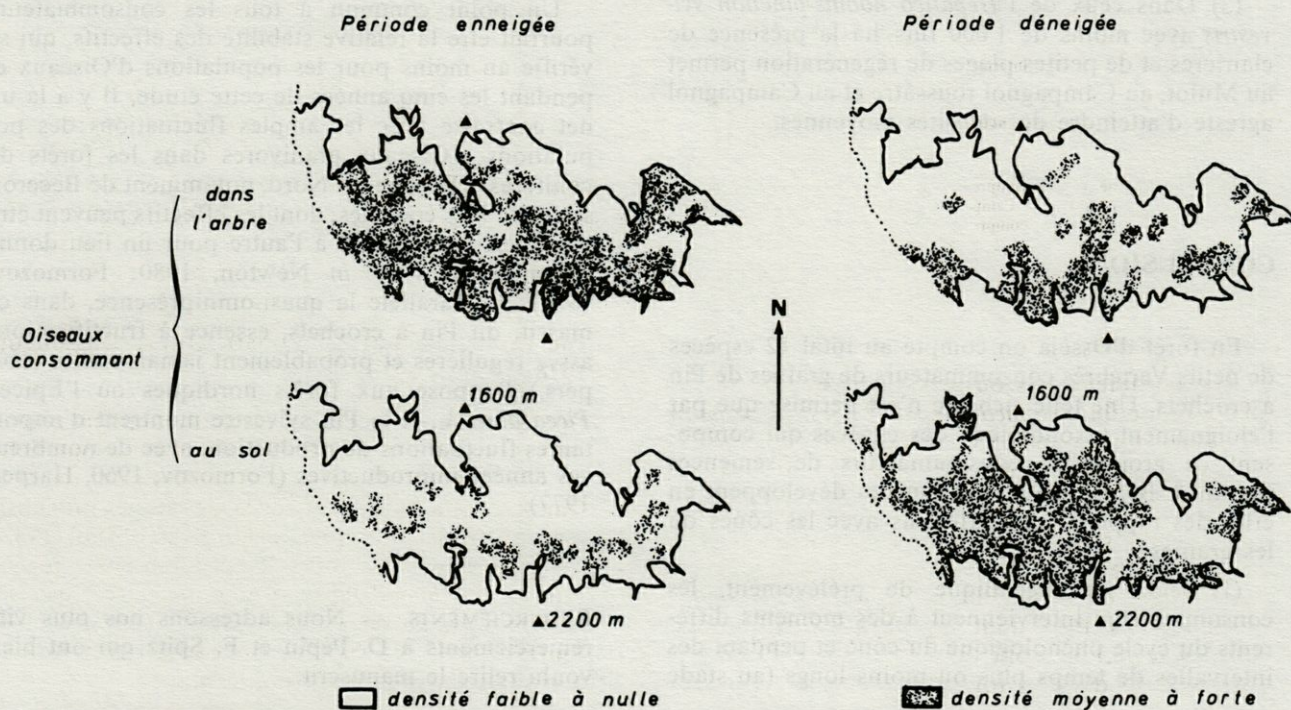


Fig. 3. — Répartition spatiale des Oiseaux consommateurs de graines de Pin en période enneigée et déneigée.
Distribution of avian pine seed consumers during the snowy season and after snow-melting.

Tabl. V. — Biotopes préférentiels du Mulot sylvestre et du Campagnol roussâtre en automne.

Preferential habitats of the wood-mouse and of the bank vole in Autumn.

	Mulot sylvestre <i>A. sylvaticus</i>	Campagnol roussâtre <i>C. glareolus</i>
Orientation	I	I
Altitude (m)	1500-2100 <u>1700-1800</u>	1800-2000 <u>1900-2000</u>
Pente (%)	20-50	20-70 <u>50-70</u>
Strate > 10 m (Nbre fûts/ha)	100-300	I
Strate 4-10 m (% recouvrement)	I	I
Strate 1-4 m (% recouvrement)	< 50 <u>25</u>	I
Strate < 1 m (% recouvrement)	Pins < 25	<u>Rhododendron</u> <u>75-100</u>
Sol (% recouvrement)	Terre nue 25-50 Graminées 50-75	<u>Mousse</u> <u>50-100</u>

I : Indifférent

N.B. : Les indications soulignées correspondent à des optima.

(4) Les lisières supérieures, dépourvues de strate basse, sont peu peuplées.

Milieux fermés

(1) Les boisements du *Pino-vaccinietum myrtilli* sont peu riches car dépourvus de strate ligneuse basse.

(2) Ceux du faciès intermédiaire *Rhododendro-pinetum uncinatae/Pino-vaccinietum myrtilli* sont plus riches, car pourvus de plages de rhododendron.

(3) Dans ceux de l'*Hepatico nobilis-pinetum sylvestris* avec moins de 1 000 fûts/ha la présence de clairières et de petites plages de régénération permet au Mulot, au Campagnol roussâtre et au Campagnol agreste d'atteindre des densités moyennes.

CONCLUSIONS

En forêt d'Osséja on compte au total 12 espèces de petits Vertébrés consommateurs de graines de Pin à crochets. Une telle richesse n'est permise que par l'éloignement taxonomique des espèces qui composent ce groupe de consommateurs de semences (Smith & Balda, 1979). Les espèces développent en effet des rapports très différents avec les cônes ou les graines :

(1) Selon leur technique de prélèvement, les consommateurs interviennent à des moments différents du cycle phénologique du cône et pendant des intervalles de temps plus ou moins longs (au stade

du cône indéhiscent et/ou du cône déhiscent, au stade graines disséminées... Fig. 2).

(2) Les graines de Pin à crochets tiennent une place plus ou moins importante dans le cycle annuel des différents consommateurs. Ceux qui ne sont pas qu'occasionnellement granivores montrent des adaptations différentes aux périodes de faible disponibilité en graines : pour certains, il y a un changement de régime alimentaire (Pic épeiche, Ecureuil), pour d'autres il y a déplacement à la recherche de secteurs encore favorables (Beccroisé, cf. II 1).

(3) On note de grandes différences d'abondance entre les espèces. Celles qui s'attaquent au cône fermé représentent dans le massif d'Osséja (1 650 ha) des effectifs totaux assez faibles : quelques centaines de Beccroisés au printemps, une centaine de Pics épeiches et probablement pas plus de quelques centaines d'Ecureuils, au vu de nos observations. Parmi les autres, certaines sont localisées et/ou d'effectif faible comme le Venturon (quelques centaines d'individus au printemps), le Campagnol agreste et le Campagnol des champs (quelques centaines à un ou deux milliers en automne). D'autres sont abondantes et largement réparties, telles que la Mésange noire, la Mésange huppée et le Pinson au printemps, le Mulot sylvestre et le Campagnol roussâtre en automne, qui comptent alors plusieurs milliers d'individus.

(4) Enfin la répartition spatiale des consommateurs diffère suivant les stades attaqués et les saisons. Ainsi, en période enneigée, c'est l'ensemble des Oiseaux consommateurs de graines dans l'arbre qui offre la plus large répartition alors qu'en période déneigée c'est le cas des Oiseaux consommateurs de graines au sol (Fig. 3).

Un point commun à tous les consommateurs pourrait être la relative stabilité des effectifs, qui se vérifie au moins pour les populations d'Oiseaux et pendant les cinq années de cette étude. Il y a là un net contraste avec les amples fluctuations des populations d'Oiseaux granivores dans les forêts de conifères d'Europe du Nord, notamment de Beccroisés et de Pics épeiches, dont les effectifs peuvent être décuplés d'une année à l'autre pour un lieu donné (Reinikanen, 1937 in Newton, 1980; Formozov, 1960). En parallèle la quasi-omniprésence, dans ce massif, du Pin à crochets, essence à fructifications assez régulières et probablement jamais nulles (obs. pers.) l'oppose aux forêts nordiques où l'*Epicea Picea abies* L. et le Pin sylvestre montrent d'importantes fluctuations de production, avec de nombreuses années improductives (Formozov, 1960, Harper, 1977).

REMERCIEMENTS. — Nous adressons nos plus vifs remerciements à D. Pépin et F. Spitz qui ont bien voulu relire le manuscrit.

ANNEXE. — Descripteurs du milieu utilisés pour l'étude des biotopes préférentiels des petits vertébrés.

Altitude : 1 500-1 600; 1 600-1 700; 1 700-1 800; 1 800-1 900; 1 900-2 000; 2 000-2 100.

Pente (%) : ≤ 20 ; 20-50; ≥ 50 .

Orientation : N NE NW

Type de peuplement : futaie homogène, clairière, lisière (présence-absence).

Strate > 10 m (Pins (*Pinus uncinata*, *P. sylvestris*, *P. bougeti*), nombre de fûts/ha) : 0-100; 100-300; 300-700; > 700.

(Pour les 5 strates suivantes, % de recouvrement au sol : 0; 0-25; 25-50; 50-100)

Strate 4-10 m (Pins). Strate 2-4 m (Pins). Strate 1-2 m (pins).

Strate < 1 m (Pins, Myrtille (*Vaccinium myrtillus*), Rhododendron (*Rhododendron ferrugineum*), Genêt purgatif (*Cytisus purgans*), Génévrier commun (*Juniperus communis*)).

Sol (Graminées (*Deschampsia flexuosa*, *Festuca gautieri*...), Mousses (*Hylocomium splendens*, *Rhytidadelphus triquetet*...), terre nue).

BIBLIOGRAPHIE

- BLONDEL J., C. FERRY et B. FROCHOT, 1970. La méthode des Indices Ponctuels d'Abondance (I.P.A.) ou des relevés d'avifaune par « stations d'écoute ». *Alauda*, **38** : 55-71.
- COUDROY J.P., 1983. La biocénose des insectes xylophages du pin à crochets (*Pinus uncinata* Ram.) dans la réserve du Néouvielle (H.P.) et le massif d'Anie. *Acta biol. mont.*, **2-3** : 77-86.
- CUISIN M., 1980. L'influence des Pics sur les milieux forestiers. In *Actualités d'Ecologie forestière*. P. Pesson, Gauthiers-Villars, Paris, 406-414.
- DASSONVILLE B., 1978. Etude des micromammifères du Briançonnais. Thèse d'Université, Rennes, 98 p.
- DUPLANTIER J.M., M. ORSINI, M. THOHARI, J. CASSAING & H. CROZET, 1984. Echantillonnage des populations de Muridés : Influence du protocole de piégeage sur l'estimation des paramètres démographiques. *Mammalia*, **48** (1) : 129-141.
- DURRIEU G., F. LISBONNA et X. BITEAU, 1981. L'armillaire en forêt d'Osséja, premières observations. 106^e Congrès National des Sociétés Savantes, Perpignan 1981, Sciences, fasc. II : 175-185.
- DURRIEU G., M. GENARD et F. LESCOURET, 1984. Les micromammifères et la symbiose mycorhizienne dans une forêt de montagne. *Bull. Ecol.*, **15** (4) : 253-263.
- FORMOZOV N., 1960. La production de graines dans les forêts de conifères de la taïga de l'U.R.S.S. et l'envahissement de l'Europe occidentale par certaines espèces d'oiseaux. *Proc. XII. Int. Ornithol. Congr.*, Helsinki 1958 : 216-229.
- GENARD M. et F. LESCOURET, 1984. Les petits vertébrés de la pineraie à crochets, fonction descriptive et rôle dans la régénération forestière. Thèse de docteur-ingénieur, Institut National Agronomique, Paris, 250 p.
- GIBB J.A., 1960. Populations of tits and goldcrests and their food supply in pine plantations. *Ibis*, **102** : 163-208.
- HANSSON L. and J. ZEJDA, 1977. Plant damage by bank voles (*Clethrionomys glareolus* [Schreber]) and related species in Europe. *E.P.P.O. Bull.*, **7** (2) : 223-242.
- HARPER J.L., 1977. Population biology of plants. Academic Press, London, 892 p.
- HOLISOVA V. and R. OBRTEL, 1979. The food eaten by *Clethrionomys glareolus* in a spruce monoculture. *Folia Zool.*, **28** (3) : 219-230.
- HOLISOVA V. and R. OBRTEL, 1980. Food resource partitioning among four myomorph rodent populations coexisting in a spruce forest. *Folia Zool.*, **29** (3) : 193-207.
- IZARD M., 1977. Comptabilité écologique à moyenne échelle. Application à la définition des régions écologiques. Donezan, Capcir, Cerdagne. *Bull. Ecol.*, **8** (3) : 219-230.
- JACOB C., C. ROUX, F. SPITZ and R. TOMASSONE, 1977. Analysis of the ecological niche of four species of the genus *Phylloscopus*. *J. Environm. Manag.*, **5** : 103-113.
- JANEAU G., 1980. Répartition écologique des micromammifères dans l'étage alpin de la région de Briançon. *Mammalia*, **44** (1) : 1-25.
- LE LOUARN H., 1974. Démographie des rongeurs forestiers. In *Ecologie forestière : la forêt, son climat, son sol, ses arbres, sa faune*. Edité par P. Pesson, Gauthiers-Villars, Paris, 343-351.
- LE LOUARN H., 1977. Les micromammifères et les oiseaux des Hautes-Alpes. Adaptation à la vie en montagne. Thèse d'Etat, Rennes, 129 p.
- LE LOUARN H. et F. SPITZ, 1974. Biologie et Ecologie du Lérot *Eliomys quercinus* L. dans les Hautes-Alpes. *Terre Vie*, **28** : 544-563.
- LE LOUARN H., F. SPITZ et B. DASSONVILLE, 1970. Répartition écologique des rongeurs dans les forêts de la région de Briançon (Hautes-Alpes). *Ann. Ecol. Anim.*, **2** (3) : 427-432.
- LEMÉE G., 1978. La hêtraie naturelle de Fontainebleau. In *Problèmes d'écologie : structure et fonctionnement des écosystèmes terrestres*. Edité par M. Lamotte et F. Bourlière, Masson, Paris, p. 75-128.
- NETHERSOLE-THOMPSON D., 1975. *Pine Crossbills. A scottish contribution*. T & A.D. Poyser, Berkhamsted, 189 p.
- NEWTON I., 1967. The adaptative radiation and feeding ecology of some british finches. *Ibis*, **109** : 33-95.
- NEWTON I., 1972. Finches. Collins, London, 225 p.
- NEWTON I., 1980. The role of food in limiting bird numbers. *Ardea*, **68** : 11-30.
- OBRTEL R. and V. HOLISOVA, 1979. The food eaten by *Adopemus sylvaticus* in a spruce monoculture. *Folia Zool.*, **28** (4) : 299-310.
- 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 p.

- PUIG J.N., 1982. Recherches sur la dynamique des peuplements forestiers en milieu de montagne : contribution à l'étude de la régénération en forêt d'Osséja. Thèse de 3^e cycle, Université Paul Sabatier, Toulouse, 188 p.
- PULLIAINEN E., 1973. Winter ecology of the red squirrel (*Sciurus vulgaris* L.) in northeastern Lapland in 1973. *Ann. Zool. Fennici*, 10 : 487-494.
- PURROY F.J. y J.M. REY, 1974. Estudio ecológico y sistemático de la ardilla (*Sciurus vulgaris*) en Navarra I) Distribución. Densidad de poblaciones. Alimentación. Actividad diaria y anual. *Bolet. Estac. central Ecol.*, 3 (5) : 71-82.
- PYNÖNNEN A., 1939. Biologie finnish Spechte. II. *Ann. Zool. Fennici*, 9 (4) : 1-60.
- ROQUES A., J.P. RAIMBAULT et F. GOUSSARD, 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.*, 2-3 : 331-347.
- SHORTEN M., 1954. Squirrels. Collins, London, 212 p.
- SMITH C.C. and R.P. BALDA, 1979. Competition among insects, birds and mammals for conifer seeds. *Amer. Zool.*, 19 : 1065-1083.
- SPITZ F., 1969. L'échantillonnage des populations de petits mammifères. In Problèmes d'écologie : l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres. Ed. M. Lamotte et F. Bourlière, Masson, Paris, 153-188.
- SPITZ F., 1972. Etude du déterminisme de la répartition de quatre espèces du genre *Phylloscopus* (Oiseaux, Passérimorphes) par l'analyse factorielle des correspondances. *C.R. Séanc. Hebd., Acad. Sc., Paris*, 275 : 857-860.
- SPITZ F., 1974a. Facteurs de répartition de l'avifaune en forêt de montagne. In *Ecologie forestière. La forêt : son climat, son sol, ses arbres, sa faune*. Edité par P. Besson, Gauthiers-Villars, Paris, 327-334.
- SPITZ F., 1974b. Répartition détaillée des rongeurs en forêt. In *Ecologie forestière. La forêt : son climat, son sol, ses arbres, sa faune*. Edité par P. Pesson, Gauthiers-Villars, Paris, 353-357.
- SPITZ F., 1982. Conversion des résultats d'échantillonnages ponctuels simples d'oiseaux en densité de population. *L'Oiseau et R.F.O.*, 52 (1) : 1-14.
- SPITZ F., H. LE LOUARN, A. POULET, B. DASSONVILLE, 1974. Standardisation des piégeages en ligne pour quelques espèces de rongeurs. *Terre Vie*, 28 : 564-578.
- TOROSSIAN C., 1977. Les fourmis rousses des bois (*Formica rufa*), indicateurs biologiques de dégradation des forêts de montagne des Pyrénées orientales. *Bull. Ecol.*, 8(3) : 333-348.
- TOROSSIAN C., 1981. Les peuplements hyperdenses à *Formica lugubris* (Zett.) de Haute Cerdagne Orientale (Région d'Osséja et de Guils). Leur signification écologique. *Vie milieu*, 31 (2) : 177-182.
- TOROSSIAN C., L. ROQUES et P. COLOMBEL, 1984. Dynamique des populations de la fourmi rousse *Formica lugubris* dans différents biotopes forestiers montagnards. *Acta biol. mont.*, 4 : 127-148.
- TREUSSIÉ M., 1976. Répartition de quelques micromammifères et principalement du Mulot (*Apodemus sylvaticus* L.) dans plusieurs milieux de l'Aigoual et des Causses. *Terre Vie*, 30 : 377-394.
- WIENS J.A. and K.A. NUSSBAUM, 1975. Model estimation of energy flow in northwestern coniferous forest bird communities. *Ecology*, 56 : 547-561.

Reçu le 11 mai 1985; received May 11, 1985.

Accepté le 25 septembre 1985; accepted September 25, 1985