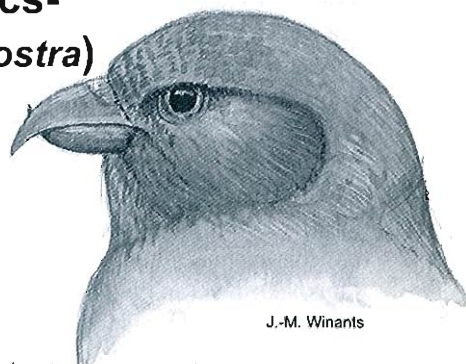


# Le choix de l'habitat par les Becs-croisés des sapins (*Loxia curvirostra*) issus de l'invasion de 2002 : un exemple au bois du Hatrai à Sart-lez-Spa

Luc SCHMITZ



J.-M. Winants

**RÉSUMÉ** - Des comptages mensuels de becs-croisés territoriaux, ou en train de se nourrir ont été effectués de novembre 2002 à avril 2003 le long d'un parcours de 22,4 km dans une forêt de 1.100 ha dominée par l'épicéa et contenant également des pins sylvestres et des mélèzes. Les becs-croisés ont sélectionné les peuplements de mélèzes de novembre à janvier, puis les pins en février et mars; les épicéas, qui manquaient de cônes, n'ont jamais été sélectionnés. Ceci confirme l'importance des mélèzes pour les becs-croisés en hiver. Les pins n'ont été exploités que pendant une courte période, probablement en rapport avec les conditions de sécheresse en février, ayant favorisé la dispersion des graines. Cette période de sécheresse et le manque de cônes d'épicéas sont sans doute responsables de la rareté des becs-croisés nicheurs en 2003 en Ardenne, malgré l'afflux qui avait précédé.

## Introduction

Les becs-croisés (*Loxia* spp.) sont des consommateurs spécialisés de graines de conifères devenus incapables d'exploiter d'autres ressources (BENKMAN, 1988). Leur efficacité alimentaire varie en fonction des espèces consommées (BENKMAN, 1987) et ils peuvent sélectionner les cônes sur la base de leurs variations morphologiques intraspécifiques (SUMMERS & PROCTOR, 1999; BENKMAN *et al.*, 2001; PARCHMAN & BENKMAN, 2002). En Amérique du Nord, où le peuplement de conifères est plus diversifié qu'en Eurasie, les becs-croisés ont évolué en morphes adaptés à une des espèces de résineux fructifiant le plus régulièrement, en fonction des caractéristiques combinées de la taille de leurs graines et de la structure de leurs cônes (BENKMAN, 1993).

Les Becs-croisés des sapins (*Loxia curvirostra*) médio-européens dépendent essentiellement des fructifications, espacées dans le temps, de l'épicéa commun (*Picea abies*). Le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) et le mélèze d'Europe (*Larix*

*decidua*), auxquels s'ajoutent désormais plusieurs résineux exotiques ou de production tels que le sapin de Douglas (*Pseudotsuga menziesii*), le mélèze du Japon (*Larix kaempferi*) et son hybride avec l'espèce européenne (*L. X marschlii*)... sont exploités dans les intervalles (GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER, 1997; GATTER, 1993). Des suivis réguliers ont mis en évidence ces variations dans le temps de l'alimentation en fonction de l'abondance des fructifications des principales espèces de conifères, aux Pays-Bas (BIJLSMA, 1982 & 1994 in GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER, 1997), dans le Harz (NOTHDURFT *et al.*, 1988), en Basse-Saxe (THIES, 1996) et en Ecosse (MARQUISS & RAE, 2002).

A l'occasion de l'invasion de 2002, des comptages ont été effectués dans un massif forestier d'Ardenne liégeoise de façon à tester statistiquement la sélection de l'habitat alimentaire en fonction de l'offre.



## Observations

Le bois du Hatrai couvre environ 1.100 ha entre les Hautes-Fagnes et Spa (5°56'E ; 50°29'N). L'altitude varie de 345 à 565 m. Les observations y ont été réalisées mensuellement de novembre 2002 à avril 2003 le long d'un trajet de 22,4 km au total. Celui-ci a été parcouru en trois matinées au cours des quatre premiers mois. En mars et en avril, l'allongement de la photopériode a permis le parcours en deux matinées. Tous les contacts de becs-croisés ont été cartographiés en distinguant les oiseaux en vol des becs-croisés posés. Pour ces derniers, qui représentent des oiseaux cantonnés ou s'alimentant, l'essence dominante ou la nature du mélange forestier a été notée.

La composition du couvert forestier a été estimée par l'identification des essences dominantes en 448 points aléatoires situés dans une bande couvrant 100 m de part et d'autre du parcours. Les futaies en âge de fructifier (> 50 ans, 217 points retenus) sont dominées par l'épicéa commun suivi, parmi les conifères, du pin sylvestre et des mélèzes (Fig. 1). En l'absence de fructification de l'épicéa commun en 2002 (Tableau 1), ces données permettent de suivre l'exploitation par les becs-croisés des essences forestières réputées alternatives.

La faiblesse des effectifs dénombrés (Fig. 2), par comparaison, par exemple, avec des données obtenues par la même méthode dans un massif forestier proche au cours des années 1980 (SCHMITZ, 1989) confirme le caractère mineur de l'invasion de 2002 en Ardenne, en liaison manifeste avec l'extrême rareté des cônes d'épicéas pendant cette période (SCHMITZ, 2001). En Drenthe, VAN EERDE (2002) note également une diminution du nombre de becs-croisés à partir de novembre 2002.

L'analyse du choix de l'habitat a été limitée aux trois conifères dominants et à un type de peuplement mélangé. Aucune observation n'a été réalisée dans les parcelles de feuillus du bois du Hatrai pendant ces comptages et, pour la même période dans le nord de l'Ardenne, je n'ai pu noter qu'un groupe de 13 ex. consommant des morceaux de bois mort dans des chênes sessiles (*Quercus petraea*) et des hêtres (*Fagus sylvatica*) du Raenerwald. La fréquence relative des becs-croisés par type d'habitat, qui est l'information publiée jusqu'ici à l'issue de tels suivis (cf. Introduction), indique une utilisation dominante des mélèzes pendant les trois premiers mois et de l'épicéa pendant les trois mois suivants (Fig. 3).

Tableau 1 - Niveau de fructification des principales essences forestières du bois du Hatrai en 2002-2003. Limites de classes suivant HÖLZINGER (1997). Les bouleaux (*Betula alba*, *B. pendula* et *B. X rhombifolia*), dont les graines sont dispersées dès la fin de l'été, ne sont pas pris en compte. - Crop level of the major tree species in the bois du Hatrai during 2002-2003. Class limits following HÖLZINGER (1997). Birches (*Betula alba*, *B. pendula* et *B. X rhombifolia*) were not considered as their seeds are dispersed at the end of the summer.

Fructification	nulle	éparse	moyenne	massive
% arbres porteurs	< 10	10 - 30	40 - 60	> 60
Chênes ( <i>Quercus petraea</i> , <i>Q. robur</i> )				
Epicéa commun ( <i>Picea abies</i> )				
Epicéa de Sitka ( <i>Picea sitchensis</i> )				
Hêtre ( <i>Fagus sylvatica</i> )				
Mélèzes ( <i>Larix sp.</i> )				
Pin sylvestre ( <i>Pinus sylvestris</i> )				
Sapin de Douglas ( <i>Pseudotsuga menziesii</i> )				

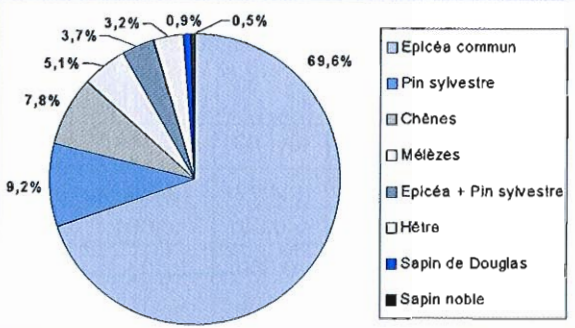


Fig. 1 - Proportions des principaux types de futaies sur le parcours de 22,4 km dans le bois du Hatrai. - Proportions of the major mature stand species along the 22,4 km route in the bois du Hatrai.

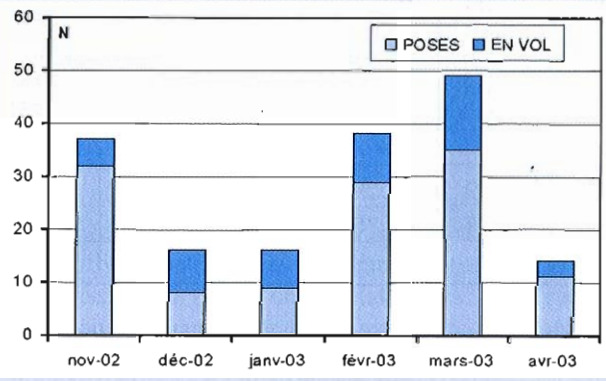


Fig. 2 - Effectifs mensuels des becs-croisés dénombrés, en vol et posés (s'alimentant ou cantonnés). - Monthly crossbills numbers, in flight and standing (feeding or territorial).

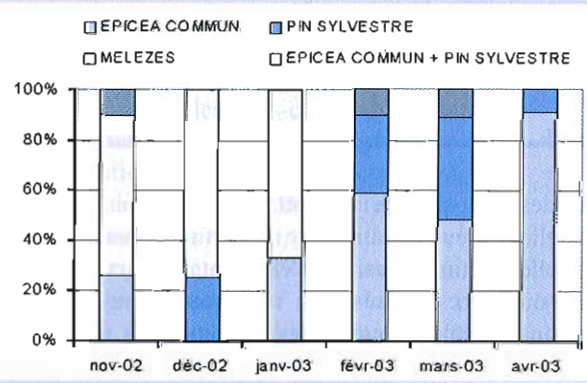


Fig. 3 - Proportions mensuelles de becs-croisés utilisant les quatre principaux types de futaies résineuses du bois du Hatrai. - Monthly proportions of crossbills using the four major conifers mature stands types in the bois du Hatrai.

En raison de l'interdépendance possible des relevés mensuels, la sélection de l'habitat a été analysée mois par mois. Un test  $\chi^2$  d'homogénéité indique une hétérogénéité très hautement significative de la distribution des becs-croisés par rapport à l'offre d'habitat pour les mois de novemb-

re à mars ; pour avril, le seuil de signification est moindre (Tableau 2). La sélection positive ou négative d'un type de peuplement forestier a été testée en calculant des intervalles de confiance simultanés au niveau  $p=0,09$  (suivant MARCUM & LOFTSGARDEN, 1980). Cette analyse confirme

Tableau 2 - Sélection des principaux types de futaies résineuses par les becs-croisés de novembre 2002 à avril 2003 (test d'homogénéité et intervalles de confiance simultanés au niveau  $p=0,09$  ; + = préférence, - = rejet; NS = non significatif). - Selection of major types of mature conifers stands by the crossbills from November 2002 to April 2003 (  $\chi^2$  test of homogeneity and simultaneous confidence intervals at level  $p = 0.09$ ; + = preference; - = rejection; NS = non significant).

		nov-02	déc-02	janv-03	févr-03	mars-03	avr-03
	Chi-2	372,41	107,19	92,14	134,72	194,54	8,14
	p (3 dl)	<<0,001	<<0,001	<<0,001	<<0,001	<<0,001	0,0376
EPICEA COMMUN	Intconfmin	0,347	0,729	0,100	-0,009	0,107	-0,321
	Intconfmax	0,726	0,861	0,823	0,426	0,511	0,092
	<b>Sélection</b>	-	-	-	<b>NS</b>	-	<b>NS</b>
PIN SYLVESTRE	Intconfmin	0,055	-0,494	0,055	-0,406	-0,489	-0,188
	Intconfmax	0,156	0,205	0,156	-0,005	-0,101	0,217
	<b>Sélection</b>	-	<b>NS</b>	-	<b>+</b>	<b>+</b>	<b>NS</b>
MELEZES	Intconfmin	-0,785	-1,040	-0,966	0,020	0,020	0,020
	Intconfmax	-0,389	-0,344	-0,252	0,096	0,096	0,096
	<b>Sélection</b>	<b>+</b>	<b>+</b>	<b>+</b>	-	-	-
EPICEA COMMUN + PIN SYLVESTRE	Intconfmin	-0,179	0,009	0,009	-0,193	-0,198	0,009
	Intconfmax	0,070	0,075	0,075	0,071	0,054	0,075
	<b>Sélection</b>	<b>NS</b>	-	-	<b>NS</b>	<b>NS</b>	-

la préférence des becs-croisés pour les mélèzes de novembre à janvier. Par contre, par la suite, les seules préférences significatives concernent le pin sylvestre en février et en mars. Durant toute la période, l'épicéa commun est moins fré-

quenté qu'il n'est disponible, sauf en avril où le résultat n'est pas significatif (en février, la situation observée frise le seuil de signification de la sélection négative).

## Discussion

L'approche utilisée ici confirme l'importance des mélèzes pour les becs-croisés en hiver telle qu'elle est mise en évidence dans l'aire naturelle du mélèze d'Europe (ZINK & BAIRLEIN, 1995) ou dans les zones touchées par les invasions (MATTHE & BERCKVENS, 1981; plusieurs auteurs ci-dessus). Sans présenter de données chiffrées, PFENNIG (1986) avait également relevé, dans le Sauerland, que le niveau de préférence des becs-croisés pour les mélèzes est du même ordre que celui des épicéas; cette équivalence est confirmée dans les forêts de Lorraine belge (J.-P. Jacob, com. pers.).

La période de préférence du pin sylvestre est brève et hâtive par rapport aux observations traditionnelles, qui s'étendent de mars à juin. Les Beccs-croisés des sapins sont moins aptes à exploiter ces cônes plus robustes et ne le font généralement que lors des périodes de dissémination, quand les cônes sont entrouverts (MARQUISS & RAE, 2002). Le profil de l'humidité atmosphérique relative indique une période sèche inhabituellement étendue et marquée à partir de la seconde décennie de février 2003 (Fig. 4). Elle pourrait expliquer la réduction dans le temps de l'exploitation du pin sylvestre et l'abandon des mélèzes dès le début de février.

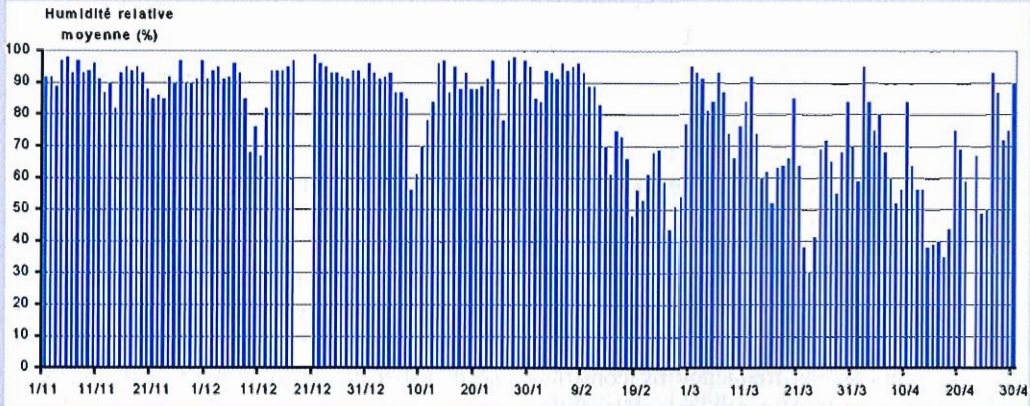


Fig. 4 - Humidité atmosphérique relative à l'aérodrome de Spa-Malchamps, situé en lisière ouest du bois du Hatrai (altitude 483 m), de novembre 2002 à avril 2003. Données manquantes : 18-20/12/02 et 22/04/03. Relative atmospheric moisture at the airport of Spa-Malchamps, on the western edge of the bois du Hatrai (altitude 483 m), from November 2002 to April 2003. Missing values : 18-20/12/02 and 22/04/03.

HERREMANS (1982 & 1988) a mis en évidence la participation de morphes distincts aux invasions de 1979/80 et 1984/85 en Moyenne Belgique. MARQUISS & RAE (2002) ont constaté qu'une alimentation fluctuant entre plusieurs espèces de conifères est caractéristique des plus petits becs-croisés de leurs échantillons écossais. Ces oiseaux correspondent vraisemblablement aux becs-croisés traditionnellement identifiés comme appartenant à l'espèce *curvirostra* (ces spécialistes écossais évitent ostensiblement de déterminer à vue les becs-croisés, conséquence de la systématique incertaine du genre *Loxia* et de la situation particulière de l'Ecosse, où trois espèces - si l'on peut encore le dire ainsi - sont représentées : *curvirostra*, *pytyopsittacus* et *scotica*). Au cours de ces six mois dans le bois du Hatrai, la préférence pour un résineux à petits cônes puis pour une espèce à cônes beaucoup plus robustes pourrait dès lors aussi s'expliquer soit par la succession dans le temps, soit par des périodes de séjours différentes, de deux ou plusieurs formes de Becs-croisés des sapins morphologiquement mieux adaptées à chacune de ces ressources. L'analyse des enregistrements de becs-croisés réalisés par J.P. Fouarge (en prép.) dans le but de contrôler la présence de différentes cryptoespèces (au sens de GROTH, 1993

et ROBB, 2000) au cours de l'invasion de 2002 pourrait étayer ce scénario en apportant également une clarification quant à une éventuelle présence de Becs-croisés perroquets (*Loxia pytyopsittacus*). En dehors de l'Ecosse, l'aire de reproduction de cette espèce ne semble toutefois pas s'étendre durablement en Europe occidentale (HUSTINGS & VAN WINDEN, 2002) mais ses nidifications peuvent facilement passer inaperçues en dehors de son aire de répartition traditionnelle (GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER, 1997).

La nidification des becs-croisés est conditionnée par l'abondance des ressources alimentaires, ce que traduit le lien entre le rythme d'ingestion des graines de conifères et la phénologie de la reproduction (BENKMAN, 1990). En fin d'hiver et au printemps 2003, les observations de reproductions réussies ont été relativement peu fréquentes en Wallonie pour une période suivant directement une invasion. L'absence de cônes d'épicéas et le stock limité de graines disponibles dans les cônes du pin sylvestre, après une fructification moyenne et une période de sécheresse inhabituellement marquée qui a favorisé la dispersion de ses semences, n'y sont sans doute pas étrangers.

**SUMMARY : Habitat choice in the Common Crossbill (*Loxia curvirostra*) following the 2002 invasion : an example in the bois du Hatrai at Sart-lez-Spa.**

Monthly counts of feeding and territorial Common Crossbills were carried along a 22.4 km route running through a 1100 ha forest dominated by Norway spruce (*Picea abies*), east of Spa from November 2002 to April 2003. Secondary conifer species were Scots pines (*Pinus sylvestris*) and larches (*Larix sp.*) (Fig. 1). The monthly crossbills habitat distributions were tested against species or species mixture of mature conifers stands frequency by constructing simultaneous confidence intervals following MARCUM & LOFTSGARDEN (1980). From November to January, crossbills selected larches stands; thereafter, Scots pines were preferred in

February and March. Spruce, which was lacking any cones during this time (Tab. 1), was never selected by the crossbills (Tab. 2). This test of habitat selection confirms the importance of larch during winter for the Common Crossbill. The period during which pine cones were consumed was short and appeared early in the year, probably owing to the dry weather occurring from February onwards and favouring seed dispersal. This drought and the lack of spruce cones were probably responsible for 2003 being an almost poor breeding year for the Common Crossbill in the Ardenne despite occurring after an influx.

## Bibliographie

- BENKMAN, C. W. (1987) : Crossbill foraging behavior, bill structure, and patterns of food profitability. *Wilson Bull.*, 99 : 351 - 368.
- BENKMAN, C. W. (1988) : Seed handling ability, bill structure, and the cost of specialization for crossbills. *Auk*, 105 : 715 - 719.
- BENKMAN, C. W. (1990) : Intake rates and the timing of crossbill reproduction. *Auk*, 107 : 376 - 386.
- BENKMAN, C. W. (1993) : Adaptation to Single Resources and the Evolution of Crossbill (*Loxia*) Diversity. *Ecol. Monogr.*, 63 : 305-325.
- BENKMAN, C. W., HOLIMON, W. C. & SMITH, J. W. (2001) : The influence of a competitor on the geographic mosaic of coevolution between crossbills and lodgepole pine. *Evolution*, 55 : 282 - 294.
- BIJLSMA, R.G. (1982) : Kruisbekken op de Zuiwest-Veluwe. *Limosa*, 55 : 85 - 92.
- BIJLSMA, R.G. (1994) : Habitatgebruik, broed-dichtheid en broedsucces van Kruisbek en Grote Kruisbek in West-Drenthe in 1991. *Drentse Vogels*, 7 : 59- 69.
- GATTER, W. (1993) : Explorationsverhalten, Zug und Migrationsevolution beim Fichtenkreuzschnabel *Loxia curvirostra*. *Vogelwelt*, 114 : 38 - 55.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U.N. & BAUER, K.M. (1997) : *Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd 14. Passeriformes. Teil 5. 2. Fringillidae.* Aula Verlag, Wiesbaden.
- GROTH, J. G. (1993) : Call matching and Positive Assortative Mating in Red Crossbills. *Auk*, 110 : 398 - 401.
- HERREMANS, M. (1982) : Note on measurements and moult of irruptive Common Crossbills (*Loxia curvirostra curvirostra*) in central Belgium. *Gerfaut*, 72 : 243 - 254.
- HERREMANS, M. (1988) : Measurements and moult of irruptive Common Crossbills (*Loxia curvirostra curvirostra*) in central Belgium. *Gerfaut*, 78 : 243 - 260.
- HÖLZINGER, J. (1997) : *Die Vögel Baden-Württembergs. Band 3.2: Singvögel 2. Passeriformes - Sperlingsvögel: Muscicapidae (Fliegenschnäpper) und Thraupidae (Ammertangaren).* Verlag E. Ulmer, Stuttgart.

- HUSTINGS, F. & VAN WINDEN, E. (2002): De Grote Kruisbek : een blijvertje of niet. *Sovon-Nieuws*, 15 : 11 - 12.
- MARCUM, C.L. & LOFSTGARDEN, D.O. (1980) : A nonmapping technique for studying habitat preferences. *J. Wild. Manage.*, 44 : 963 - 968.
- MARQUISS, M. & RAE, R. (2002) : Ecological differentiation in relation to bill size among sympatric, genetically undifferentiated crossbills *Loxia sp.* *Ibis*, 144 : 494 - 508.
- MATTHE, L. & BERCKVENS, L. (1981) : Invasie van de Kruisbek (*Loxia curvirostra*) in Vlaanderen 1979. Resultaten en algemene beschouwing. *Wielewaal*, 47 : 225 - 240.
- NOTHDURFT, W., KNOLLE, F. & ZANG, H. (1988) : Zum Vorkommen des Fichtenkreuzschnabels (*Loxia curvirostra*) im niedersächsischen Teil des Harzes. *Vogelkdl. Ber. Niedersachsen*, 20 : 33 - 85.
- PARCHMAN, L.T. & BENKMAN, C.W. (2002) : Diversifying coevolution between crossbills and black spruce on Newfoundland. *Evolution*, 56 : 1663 - 1672.
- PFENNIG, H.G. (1986) : Zum Verhalten des Fichtenkreuzschnabels (*Loxia curvirostra*). *Charadrius*, 22 : 221 - 226.
- ROBB, M.S. (2000) : Introduction to vocalizations of crossbills in north-western Europe. *Dutch Birding*, 22 : 61 - 107.
- SCHMITZ, L. (1989) : Le Beccroisé des sapins (*Loxia curvirostra*) dans le nord-est de l'Ardenne belge, de juillet 1983 à décembre 1987. *Aves*, 26 : 73 - 87.
- SCHMITZ, L. (2001) : Invasion du Bec-croisé des sapins (*Loxia curvirostra*) en 2002 : phénologie du passage actif pendant la phase estivale. *Aves*, 38 : 179 - 186.
- SUMMERS, R. W. & PROCTOR, R. (1999) : Tree and cone selection by crossbills *Loxia sp.* and Red Squirrels *Sciurus vulgaris* at Abernethy forest, Strathspey. *Forest Ecol. Manage.*, 118 : 173 - 182.
- THIES, H. (1996) : Zum Vorkommen des Fichtenkreuzschnabels (*Loxia curvirostra*) und anderer *Loxia*-Arten im Segeberger Forst 1970-1995 mit besonderer Erörterung der Zugphänologie. *Corax*, 16 : 305 - 334.
- VAN EERDE, K. (2002) : Onderzoek Kruisbek in het Dwingerderveld. <http://home.planet.nl/~eerde024/Kruisbek/kruisbek2002.htm>
- ZINK, G. & BAIRLEIN, F. (1995) : *Der Zug europäischer Singvögel. Ein Atlas der Wiederfunde beringter Vögel. Band 3. Fringillidae, Passeridae, Sturnidae.* Aula Verlag, Wiesbaden.

Luc SCHMITZ  
 Chemin des Morts, 216 B  
 B - 4845 Sart-les-Spa  
 Luc.Schmitz@ulg.ac.be

