

ÉCOLE PRATIQUE DES HAUTES ÉTUDES – SORBONNE
ÉCOLE DOCTORALE DE L'ÉCOLE PRATIQUE DES HAUTES ÉTUDES

THESE

Mention : Systèmes Intégrés, Environnement et Biodiversité
Discipline : Analyse et modélisation des systèmes biologiques

SOUTENUE PAR PASQUALE MONEGLIA

La sittelle corse (*Sitta whiteheadi*) et le pin laricio de Corse (*Pinus nigra ssp. laricio var. corsicana*) : Ressource alimentaire et impact du feu

Thèse dirigée par Roger Prodon

Soutenue le 9 décembre 2010

Jury :

Roger PRODON, Directeur d'études, EPHE

Directeur de Thèse

Françoise LESCOURRET, Directrice de recherche, INRA

Rapporteur

Vanina PASQUALINI, Professeur, Université de Corse

Rapporteur

Christopher CARCAILLET, Directeur d'études, EPHE

Examineur

Jacques LEPART, Ingénieur de recherche, CNRS

Examineur

Thèse préparée au Laboratoire de Biogéographie et Écologie des Vertébrés de l'École Pratique des Hautes Études (EPHE).

Adresse : 1919, route de Mende, F-34293 Montpellier Cedex 5

Tel. : 04 67 61 32 94

Fax : 04 67 41 21 38

Web : www.ephe.sorbonne.fr

Directeur du laboratoire Biogéographie et Écologie des Vertébrés : Roger Prodon

Le laboratoire EPHE Biogéographie et Écologie des Vertébrés fait partie de l'UMR 5175 : Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive (CEFE).

Adresse : 1919, route de Mende, F-34293 Montpellier Cedex 5

Tel. : 04 67 61 32 01

Fax : 04 67 41 21 38

Web : www.cefe.cnrs.fr

LA SITTELLE CORSE (*SITTA WHITEHEADI*) ET LE PIN LARICIO DE CORSE (*PINUS NIGRA* SSP. *LARICIO* VAR. *CORSICANA*) : RESSOURCE ALIMENTAIRE ET IMPACT DU FEU.

Résumé :

La sittelle corse (*Sitta whiteheadi*) est une espèce commensale du pin laricio de Corse (*Pinus nigra* subsp. *laricio*, var. *corsicana*). Le présent travail est une contribution à la connaissance des relations entre ces deux endémiques. Il porte sur la disponibilité et l'éventuel effet limitant de la ressource alimentaire principale de la sittelle en hiver : les graines de pin laricio, et sur l'impact des incendies sur la sittelle.

Nos résultats montrent une grande variabilité spatio-temporelle de la production de graines, qui peut occasionnellement placer la sittelle, espèce sédentaire, dans une situation difficile au point de vue trophique. Nous montrons que la sittelle a développé une stratégie alimentaire (caches de graines et domaine vital de grande superficie) qui lui permet de supporter sur place les fluctuations de la ressource en graines.

Le pin laricio constitue une ressource-habitat pour laquelle le feu représente une perturbation majeure qui affecte par voie de conséquence la sittelle corse. Nos suivis des populations de sittelle après incendie montrent un déclin pouvant atteindre 67% de l'effectif initial. Nous montrons que ce déclin est durable, et que le degré d'altération de la canopée (la sévérité du feu) est le facteur clé du maintien ou non des sittelles sur leur territoire après perturbation.

De part sa spécialisation et son endémisme, la sittelle corse peut être considérée comme un excellent indicateur biologique de l'état de l'écosystème pin laricio. Nos travaux permettent de définir des orientations de conservation s'agissant du maintien ou de l'amélioration de la qualité de son habitat, et de l'accroissement de sa surface.

Mots clés :

Sitta whiteheadi ; *Pinus nigra laricio* ; production de cônes et de graines ; oiseaux forestiers ; écologie alimentaire des oiseaux ; endémique ; sévérité du feu ; coupes de récupération ; conservation des oiseaux ; commensalisme ; Corse.

CORSICAN NUTHATCH (*SITTA WHITEHEADI*) AND CORSICAN PINE (*PINUS NIGRA* SSP. *LARICIO* VAR. *CORSICANA*): FOOD RESOURCE AND FIRE IMPACT.

Abstract:

The Corsican nuthatch (*Sitta whiteheadi*) is a commensal species of the Corsican pine (*Pinus nigra* subsp. *laricio* var. *corsicana*). The present study is a contribution to the knowledge of the relationships between these two endemics. It focuses on the availability and the possible limiting effect of the main food resource for nuthatch in winter, the Corsican pine seeds, and on the impact of fires on the nuthatch.

Our results show a large temporal and spatial variability of seed production, which can occasionally place nuthatches in very difficult situations. However, we show that the nuthatch has developed a strategy (hoarding behavior and large home range) that allows her to tolerate the fluctuations of the food resource.

Corsican pine is a habitat-resource for which the fire represents a major disturbance that consequently affects the Corsican nuthatch. Our postfire monitoring shows a decline up to 67% of nuthatch population after fire. We show that this decline is long-lasting, and that the degree of alteration of the canopy (fire severity) is the key factor of the maintenance of the bird within its home range after fire.

Due to its endemism and to its specialization, the Corsican nuthatch can be considered as a good biological indicator of the condition of the laricio pine ecosystem. Our work helps to define guidance for maintaining or increasing the surface and the quality of nuthatch habitat.

Key words:

Sitta whiteheadi; *Pinus nigra laricio*; seed and cone production; forest birds; feeding ecology of birds; commensal; endemic; fire severity; salvage logging; bird conservation; Corsica.

REMERCIEMENTS

Je souhaite remercier en premier lieu Roger Prodon et Jean-Claude Thibault qui m'ont permis de réaliser ma thèse, ainsi que toute l'équipe du laboratoire de Biogéographie et Écologique des Vertébrés, en particulier Aurélien Besnard.

Je tiens à exprimer mes remerciements à l'Office National des Forêts pour sa collaboration, en particulier Denis Soulé, André Lefebvre, Didier Hacquemand, Rudolphe Montus, Richard Moulenc, Germain Paolacci et Laurent Riche.

Je remercie également Roger Pantallacci, Marie-Luce Castelli et Jean-François Celio de l'Office de l'Environnement de la Corse, Bernard Recorbet de la DREAL Corse qui ont soutenu ce travail de recherche.

Je remercie enfin pour leur soutien mes parents et toute ma famille, ma compagne Amandine Burguet-Moretti et sa famille, et puis les amis, Emmanuelle Philippe, Laetitia, Saïd, Jessica, Gregory, Valérie et Delphine.

A ringraziavi a tutti !

Mes sincères remerciements !

TABLE DES MATIERES

1 INTRODUCTION	13
1.1 LE MODELE SITTELLE CORSE - PIN LARICIO, UN SYSTEME ENDEMIQUE INSULAIRE MENACE.....	13
1.2 LA CONSOMMATION DE GRAINES PAR LES OISEAUX FORESTIERS ET LE COMPORTEMENT DE CACHE	14
1.2.1 <i>Les granivores dans les futaies de pin laricio de Corse.....</i>	14
1.2.2 <i>Aspects énergétiques : besoins métaboliques.....</i>	14
1.2.3 <i>« Stratégies alimentaires » chez les oiseaux forestiers</i>	15
1.2.4 <i>Granivores généralistes vs. spécialistes.....</i>	16
1.3 L'IMPACT DU FEU SUR LES OISEAUX FORESTIERS	16
1.4 PROBLEMATIQUE GENERALE ET QUESTIONS POSEES	18
1.5 REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	19
2 ESPECES ETUDIEES	22
2.1 LA SITTELLE CORSE	22
2.1.1 <i>Place de l'espèce dans le genre Sitta.....</i>	22
2.1.2 <i>Répartition et effectif.....</i>	22
2.1.3 <i>Habitat.....</i>	24
2.1.4 <i>Sédentarité.....</i>	25
2.1.5 <i>Écologie de la reproduction</i>	25
2.1.6 <i>Menaces sur la sittelle corse</i>	26
2.1.7 <i>Régime et quête alimentaires</i>	27
2.2 LE PIN LARICIO ET SES GRAINES	28
2.2.1 <i>Le complexe Pinus nigra</i>	28
2.2.2 <i>Répartition du pin laricio en Corse.....</i>	28
2.2.3 <i>Cycle de reproduction de Pinus nigra, formation des cônes et des graines et germination</i>	29
2.2.4 <i>Variabilité intra-spécifique de la qualité des graines dans le genre Pinus</i>	30
2.2.5 <i>Variation de la production de cônes et de graines chez les Pinus</i>	30
2.3 REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	32

3 LA PRODUCTION DE CONES ET DE GRAINES DU PIN LARICIO DE CORSE DANS SON AIRE NATURELLE	36
3.1 INTRODUCTION	36
3.2 MATERIELS ET METHODES	36
3.2.1 Sites d'étude	36
3.2.2 Caractéristiques des cônes et des graines.....	38
3.2.3 La production de cônes par arbre.....	40
3.2.4 Analyses statistiques des données	44
3.3 RESULTATS.....	48
3.3.1 Production de cônes par arbre.....	48
3.3.2 Production de cônes en zone incendiée.....	57
3.3.3 Caractéristiques des cônes et des graines.....	60
3.4 DISCUSSION.....	65
3.4.1 Variations de la production de cônes.....	65
3.4.2 Variations du nombre et de la masse des graines par cône.....	67
3.5 REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	68
4 LES GRAINES DE PIN LARICIO COMME RESSOURCE ALIMENTAIRE DE LA SITTELLE CORSE : ASPECTS ENERGETIQUES.....	71
4.1 INTRODUCTION	71
4.2 MATERIELS ET METHODES	72
4.2.1 Mesure de la valeur énergétique des graines de pin laricio.....	72
4.2.2 Estimation de la disponibilité de graines sur des territoires de sittelle corse	73
4.3 RESULTATS.....	74
4.3.1 Estimation du besoin quotidien en graines de la sittelle corse.....	75
4.3.2 Estimation de la disponibilité des graines	76
4.4 DISCUSSION.....	81
4.4.1 Besoin alimentaire.....	81
4.4.2 Disponibilité de la ressource en graines.....	81
4.5 REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	83

5	CONSEQUENCES DU FEU SUR L’EFFECTIF DE DEUX POPULATIONS DE SITTELE CORSE	85
5.1	INTRODUCTION	85
5.2	MATERIELS ET METHODES	86
5.2.1	<i>Sites d’étude</i>	86
5.2.2	<i>Cartographie des territoires</i>	87
5.3	RESULTATS.....	88
5.4	DISCUSSION	91
5.5	REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	92
6	HABITAT SELECTION OF THE CORSICAN NUTHATCH (SITTA WHITEHEADI) AFTER A FIRE.....	94
6.1	INTRODUCTION	94
6.2	METHODS	95
6.2.1	<i>Study areas</i>	95
6.2.2	<i>Plot sampling</i>	96
6.2.3	<i>Habitat measurements</i>	96
6.2.4	<i>Data analysis</i>	97
6.3	RESULTS	98
6.3.1	<i>Heterogeneity of the burn</i>	98
6.3.2	<i>Impact of fire on nuthatch abundance</i>	98
6.3.3	<i>Which habitat features influenced the presence of nuthatch territory after fire?</i>	99
6.4	DISCUSSION	100
6.5	REFERENCES.....	102
7	DISCUSSION GENERALE ET IMPLICATIONS EN GESTION FORESTIERE	105
7.1	INTRODUCTION	105
7.2	LA SITTELE CORSE ET LES GRAINES DE PIN LARICIO : LES BESOINS ET LA RESSOURCE.....	105
7.2.1	<i>Les graines de pin laricio en tant que ressource</i>	105
7.2.2	<i>Taille et qualité du territoire</i>	110
7.2.3	<i>Les graines peuvent-elles être un facteur limitant ?</i>	112

7.2.4	<i>Stratégie générale d'un endémique insulaire sédentaire dans un habitat aux ressources alimentaires variables</i>	113
7.2.5	<i>Impact de la consommation de graines par les sittelles corses sur le pin laricio. Y a-t-il coévolution entre la sittelle corse et le pin laricio ?</i>	120
7.3	PERTURBATION DU SYSTEME SITTELLE CORSE-PIN LARICIO : LE CAS DU FEU	123
7.3.1	<i>Réponse de la sittelle corse au feu</i>	123
7.3.2	<i>Dégradation de la ressource-habitat à moyen et long terme</i>	125
7.4	CONSERVATION	128
7.4.1	<i>La sittelle corse comme indicateur biologique ou " espèce parapluie " des forêts de pin laricio</i>	128
7.4.2	<i>Quelle stratégie pour la conservation de la sittelle ?</i>	129
7.5	REFERENCES BIBLIOGRAPHIES	133

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Relation entre le taux métabolique (FMR) et la masse corporelle pour 229 espèces de vertébrés terrestres.....	15
Figure 2. Arbre phylogénétique le plus parcimonieux pour dix espèces du genre <i>Sitta</i>	23
Figure 3. Répartition quantitative de la sittelle corse	23
Figure 4. Comparaison de la répartition des « centroïdes » des fragments abritant des sittelles et de l'aire du pin laricio décrite par l'IFN.....	24
Figure 5. Types de troncs de laricio utilisés par la sittelle corse pour nicher	26
Figure 6. Localisation des sites d'études de suivi de la production de cônes et de graine.....	38
Figure 7. Effet du secteur géographique selon l'année, sur la production de cônes par arbre. 55	
Figure 8. Effet de l'altitude et du diamètre du tronc sur la production de cônes par arbre en 2005 et en 2006	56
Figure 9. Effets de la hauteur de tronc noirci (HTN), du diamètre (D), de l'année, de l'altitude et de leurs interactions sur la production de cônes par arbre (NC.....	59
Figure 10. Effet du diamètre (D) sur la masse individuel des graines (WGP), en fonction du nombre de graines vides par cône (NGV) et du nombre total de graines par cône (NTG).....	62
Figure 11. Effet de la longueur du cône sur la masse de graines par cône en fonction de l'année avec un nombre de graines vides NGV=15 et un nombre total de graines NTG=44.....	64
Figure 12. Illustrations de graines saines et de graines vides de pin laricio de Corse	68
Figure 13. Coupe longitudinale d'une graine mature de <i>Pinus</i> pour montrer le tégument, le mégagamétophyte et l'embryon.....	73
Figure 14. Surface minimale pour nourrir les sittelles corses et les mésanges noires, en fonction de la production de cônes	78
Figure 15. Surface minimale utile calculées sur 13 territoires de sittelle corse dans la vallée d'Asco en 2005 et 2006.....	80
Figure 16. Cartographie des territoires de sittelle corse dans la forêt de Corte-Restonica	89
Figure 17. Cartographie des territoires de sittelle corse dans la forêt de Tartagine-Melaja.....	90
Figure 18. Distribution of the Corsican pine in Corsica and location of the study area	95
Figure 19. Locations of nests and/or territorial individuals of Corsican nuthatch before and after the fire in the Tartagine-Melaja forest.....	99
Figure 20. Probability of occurrence of the Corsican Nuthatch as a function of the smallest length of Corsican pine crown burned (with 90% confidence intervals).....	100

LISTE DES TABLEAUX

Tableau I. Échantillonnage de cônes de pin laricio : détail de l'échantillon 2.....	39
Tableau II. Formules publiées utilisées pour estimer le nombre de cônes par arbre en utilisant la méthode des facteurs de conversion	41
Tableau III. Plan d'échantillonnage pour la quantification de la production de cônes	43
Tableau IV. Distribution des données des comptages de cônes par année et par forêt à une altitude de 1120-1490m [forêts d'Asco, de Petrapiana, d'Aitone-Lindinosa, de Vizzavona] .	49
Tableau V. Distribution des données des comptages de cônes par année sur 318 pins laricio matures répartis sur l'ensemble de l'aire de répartition de l'espèce, à une altitude de 1120-1490 m.....	50
Tableau VI. Nombres de cônes par arbre en fonction de la catégorie des semenciers (petits, moyens et gros producteurs de cônes) (forêts d'Asco, de Petrapiana, d'Aitone-Lindinosa, de Vizzavona)	50
Tableau VII. Productions de cônes dans la forêt d'Asco de 2000 à 2006 et de Vizzavona de 2002 à 2006	51
Tableau VIII. Test de l'effet secteur sur la production de cônes (jeu de données 1).....	52
Tableau IX. Test de l'effet année sur la production de cônes (jeu de données 1).....	52
Tableau X. Test de l'effet année, secteur et leur interaction sur la production de cônes.....	54
Tableau XI. Test des effets du diamètre (D), de l'altitude (ALT), de l'altitude au carré ($ALTC=ALT^2/100$ (pour avoir des estimateurs corrects)) et leurs interactions avec le diamètre sur la production de cônes pour les années 2005 et 2006 (jeu de données 2).....	55
Tableau XII. Production de cônes après incendie dans les vallées de Tartagine (2003 à 2006) et de la Restonica (2001 à 2006)	57
Tableau XIII. Test des effets du diamètre (D), de l'année (AN), de l'altitude (ALT), de l'altitude au carré ($ALTC=ALT^2/1000$ (pour avoir des estimateurs corrects)), de la hauteur de tronc noirci par le feu (HTN) et leurs interactions sur la production de cônes. (jeu de données de la forêt brûlée de Tartagine)	58
Tableau XIV. Masse des graines (en mg) de pin laricio de la vallée d'Asco, durant l'hiver 2002-2003	60
Tableau XV. Production de graines par cône dans la vallée d'Asco hiver 2002-2003.....	60
Tableau XVI. Caractéristiques générales des cônes et des graines en 2004 et 2005	60
Tableau XVII. Test des effets du diamètre (D), du nombre de graines vides/cônes (NGV), du nombre total de graines/cône (NTG) et leurs interactions avec le diamètre sur la masse individuelle des graines (échantillon 1)	61

Tableau XVIII. Test des effets de l'année (AN), de l'altitude (ALT), du diamètre (D), de la longueur du cône (LON), du nombre de graines vides/cônes (NGV), du nombre total de graines/cône (NTG) et leurs interaction, sur la masse de graines par cône (échantillon 2)	63
Tableau XIX. Test des effets de l'année (AN), du diamètre (D), du nombre total de graines/cône (NTG), et des interactions avec l'année, sur la longueur des cônes (LON), (échantillon 2) ...	64
Tableau XX. Rapport tégument/endosperme des graines de pin laricio	75
Tableau XXI. Proportion d'eau des graines de pin laricio	75
Tableau XXII. Pouvoir calorifique inférieur (PCI) des graines de pin laricio	75
Tableau XXIII. Bilan du besoin en graines de pin laricio d'un individu de sittelle corse	76
Tableau XXIV. Bilan du besoin en graines de pin laricio d'un individu de mésange noire....	77
Tableau XXV. Estimations de la production de cônes par ha, et de la superficie nécessaire à un couple de sittelle corse, calculées sur 13 territoires de la vallée d'Asco en 2005 et 2006.....	80
Tableau XXVI. Comparaison du nombre de territoires de sittelle corse avant vs. après feu...	91
Tableau XXVII. Calcul du nombre de graines produites selon les densités de différents diamètres seuils lié à la présence de la sittelle corse d'après Villard <i>et al.</i> (2007) (à une altitude de 1200 m).....	130

1 INTRODUCTION

1.1 LE MODELE SITTELLE CORSE - PIN LARICIO, UN SYSTEME ENDEMIQUE INSULAIRE MENACE

Dans le genre *Pinus*, le pin noir (*Pinus nigra*) est une espèce aux populations fragmentées autour de la méditerranée. On distingue un certain nombre de sous-espèces et de variétés, dont le pin laricio de Corse (*Pinus nigra* subsp. *laricio*, var. *corsicana*), variété endémique à la Corse. Afzal-Rafii et Dodd (2007) ont mis en évidence la présence de *Pinus nigra* en Corse au cours des derniers épisodes glaciaires. Cette persistance de *Pinus nigra* au travers des fluctuations climatiques pléistocènes pourrait expliquer la différenciation d'une avifaune forestière endémique des étages montagnard et subalpin (Prodon *et al.*, 2002), et la survie sur le long terme de la sittelle corse. La distribution de cette espèce paléo-endémique a pu être plus vaste dans un lointain passé comme le suggère sa parenté étroite avec une espèce de sittelle asiatique (*Sitta villosa*), mais actuellement elle est uniquement présente en Corse et dans les peuplements de pin laricio. Cet oiseau s'est adapté à la biologie et l'écologie du pin laricio, au point qu'il a pu être défini comme une espèce commensale de cette essence (Thibault *et al.*, 2002). En effet, si la reproduction de l'arbre hôte semble indépendante de l'oiseau, par contre la sittelle ne peut se passer du pin laricio, pour lequel elle présente des adaptations morphologiques (Prodon et Thibault, 2007) et des exigences écologiques très précises (site de nids, alimentation, cache de graines, sédentarité) (Thibault *et al.*, 2002 ; Thibault *et al.*, 2006). Mais cette dépendance devient un facteur de fragilité face aux perturbations affectant son habitat. Au cours de l'holocène, les perturbations et l'action de l'Homme sur la végétation (défrichage, utilisation du feu) ont affecté la répartition et la structure des habitats forestiers (Carcaillet *et al.*, 1997 ; Reille, 1975 ; Reille *et al.*, 1997 ; Thinon, 1998). L'exploitation des pinèdes de laricio a entraîné, surtout au cours des deux derniers siècles, un rajeunissement des peuplements qui est préjudiciable aux sittelles, et donc une diminution de son habitat optimal. A l'exploitation sylvicole s'ajoutent les incendies, essentiellement d'origine humaine. Leur fréquence élevée, les vastes étendues parcourues et probablement l'interaction avec l'élevage, ont abouti à une fragmentation des peuplements de pin laricio et à une détérioration des peuplements surtout aux plus basses altitudes, réduisant significativement l'habitat des sittelles, d'autant que la régénération de *Pinus nigra* après incendie est généralement médiocre (Retana *et al.*, 2002 ; Rodrigo *et al.*, 2004 ; Trabaud et Campant, 1991). Des comptages et estimations récents permettent d'estimer que l'effectif de la sittelle corse a diminué de 10% au cours des dix dernières années en raison des incendies et de l'exploitation forestière (Thibault *et al.*, sous presse).

1.2 LA CONSOMMATION DE GRAINES PAR LES OISEAUX FORESTIERS ET LE COMPORTEMENT DE CACHE

1.2.1 Les granivores dans les futaies de pin laricio de Corse

Plusieurs espèces d'oiseaux régulièrement ou plus ou moins occasionnellement granivores fréquentent les futaies de pin laricio de Corse : le pic épeiche (*Dendrocopos major*), la sittelle corse, le roitelet huppé (*Regulus regulus*), le roitelet triple-bandeau (*Regulus ignicapillus*), la mésange bleue (*Cyanistes caeruleus*), la mésange charbonnière (*Parus major*), la mésange noire (*Periparus ater*), le pinson des arbres (*Fringilla coelebs*), le bec-croisé des sapins (*Loxia curvirostra*), le venturon corse (*Carduelis corsicana*), le tarin des aulnes (*Carduelis sspinus*) (Arrizabalaga *et al.*, 2002 ; Thibault et Bonaccorsi, 1999). Cependant, abondances et stratégies alimentaires (cf. paragraphe 1.2.3) varient fortement d'une espèce à l'autre et entre les saisons. La mésange noire est la plus abondante, avec des densités de couples nicheurs pouvant atteindre 20,8 couples/10ha, soit environ 24% de l'avifaune nicheuse présente (Arrizabalaga *et al.*, 2002). Tous les *Paridae* peuvent consommer des graines de conifères, mais c'est surtout le cas de la mésange noire, qui est connue pour son comportement de cache des graines. D'après Sherry (1989), les mésanges peuvent stocker plusieurs milliers de graines par automne. Le bec-croisé des sapins est un grand prédateur de graines de conifères (Castro *et al.*, 1999 ; Lescourret et Genard, 1986a, 1986b). Les beccroisés possèdent une adaptation morphologique du bec aux cônes et une chronologie de reproduction (période de reproduction très étalée : de la fin de l'été à l'hiver) calquées sur la disponibilité des graines (Benkman, 1993).

1.2.2 Aspects énergétiques : besoins métaboliques

Les animaux doivent consommer suffisamment de nourriture chaque jour pour répondre à leurs besoins énergétiques quotidiens (*field metabolic rate* ou FMR). Mais pour l'animal sauvage, les ressources sont en général limitées par leur disponibilité, leur accessibilité, et/ou leur richesse énergétique. Ces ressources peuvent devenir un facteur limitant durant des périodes cruciales du cycle de vie pendant lesquelles les besoins énergétiques sont les plus importants (reproduction, hivernage, migration, mue). La masse corporelle (*body mass*) de l'animal est le principal déterminant des besoins énergétiques et alimentaires quotidiens (Nagy, 2005). Des relations allométriques existent entre la masse corporelle et le taux métabolique (*metabolic rate*) (Nagy *et al.*, 1999 ; Nagy, 2005) des vertébrés terrestres (Figure 1).

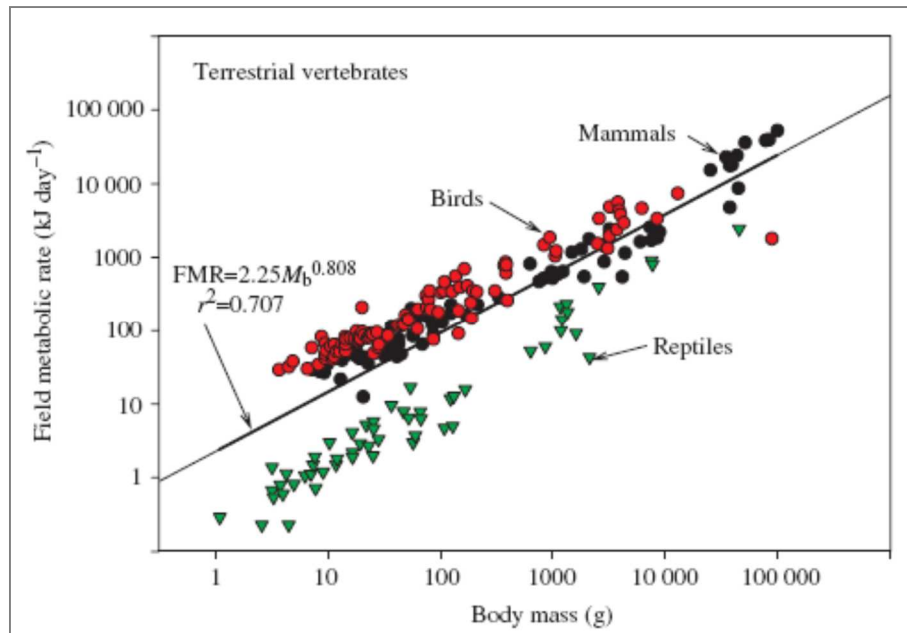


Figure 1. Relation entre le taux métabolique (FMR) et la masse corporelle pour 229 espèces de vertébrés terrestres (Nagy, 2005). La droite correspond à la régression aux moindres carrés pour toutes les données. Les espèces de mammifères sont représentées par des cercles pleins, les oiseaux par des cercles rouges, les reptiles par des triangles inversés.

1.2.3 « Stratégies alimentaires » chez les oiseaux forestiers

On peut distinguer trois grandes « stratégies alimentaires » chez les oiseaux forestiers de nos régions :

- Les insectivores stricts se nourrissent d’invertébrés toute l’année. Ils quittent leur site de reproduction durant la saison hivernale en réponse à la diminution de la ressource en insectes (migration ou transhumance altitudinale). Il s’agit par exemple en Corse, du gobemouche gris (*Muscicapa striata*), et de la fauvette à tête noire (*Sylvia atricapilla*) ;
- Les granivores stricts se nourrissent de graines toute l’année. Ils présentent des adaptations morphologiques du bec plus ou moins marquées (Benkman, 1987), un calendrier de reproduction synchronisé à la disponibilité des graines (Shaw, 1990 ; Benkman, 1993), une capacité de se déplacer si la ressource en graines diminue (Newton, 2006). C’est par exemple le cas du beccroisé des sapins et du tarin des aulnes.
- Les oiseaux sédentaires s’adaptent à la disponibilité des ressources alimentaires. Ils sont insectivores quand les insectes sont abondants (printemps-été) et granivores quand les graines sont mures (automne-hiver). C’est le cas, en Corse, de la sittelle corse, de la mésange noire, du pic épeiche et du pinson des arbres. Cependant, ces espèces doivent s’accommoder de la forte variabilité de la production de cônes et de graines (variations spatio-temporelles) et de l’accessibilité des graines (fluctuations journalières : cônes ouverts/fermés). Pour pallier au moins en partie à cette contrainte, certaines espèces adoptent un comportement de cache de graines (sittelle corse, mésange noire).

1.2.4 Granivores généralistes vs. spécialistes

Parmi les oiseaux granivores, on peut distinguer les généralistes et les spécialistes. En Corse, on peut ranger parmi les spécialistes : d'une part le beccroisé des sapins et la sittelle corse, d'autre part le pic épeiche et la mésange noire quand ces derniers habitent les pinèdes de laricio. Ces espèces sont principalement tributaires des graines de conifères. Par spécialiste nous entendons des espèces qui présentent des adaptations morphologiques, comportementales, écologiques et/ou biologiques à cette ressource, bien qu'elles puissent aussi s'alimenter d'insectes, notamment quand les graines sont absentes (printemps-été), inaccessibles (cônes fermés), ou rares (années de mauvaise production). Les généralistes que sont les *Paridae* (autres que la mésange noire), le pinson des arbres, les *Carduelis* (tarin des aulnes, venturon montagnard en Corse), consomment les graines selon leur disponibilité, car c'est une ressource alimentaire riche en énergie, facile d'accès et abondante. Toutes ces espèces sauf le beccroisé et le pic épeiche n'ont accès aux graines que lorsque les cônes sont ouverts, juste avant la dispersion, ou après celle-ci quand les graines sont au sol. De nombreuses études traitent de la prédation des graines et de ses conséquences sur la régénération (Lescourret et Génard, 1985 ; Castro *et al.*, 1999 ; Worthy *et al.*, 2006). Elles montrent qu'une proportion importante de la production de graines peut-être consommée par les oiseaux. Par exemple, Worthy *et al.* (2006) ont montré que 45% des graines [soit 20% avant la dispersion et 25% après] d'un peuplement de *Pinus sylvestris* peuvent être consommées par les beccroisés, écureuils roux (*Sciurus vulgaris*), fourmis et autres prédateurs. Castro *et al.* (1999) estiment que 80% des graines sont prédatées avant la dispersion par les beccroisés, et que les *Parus* et *Carduelis* consomment selon les années jusqu'à 51% des graines qui ont échappé à la prédation des beccroisés. Les mêmes auteurs estiment qu'après la dispersion, 60 à 96% des graines peuvent être consommées par les différents prédateurs (fourmis, rongeurs, oiseaux).

1.3 L'IMPACT DU FEU SUR LES OISEAUX FORESTIERS

L'incendie correspond très bien à la notion de perturbation quelle que soit la définition adoptée, destruction de la biomasse ou altération de la structure de l'écosystème. Le feu est un facteur de perturbation pour les populations et écosystèmes. Ses conséquences sur la faune et la flore sont très variables et de nombreux paramètres sont mis en cause (Bazzaz, 1983).

Les conséquences d'un feu sur les oiseaux sont variables selon les espèces et les habitats affectés, la saison et la dynamique du feu, elle-même généralement liée à la topographie et aux conditions météorologiques. Les incendies peuvent provoquer la mort directe d'individus ou leur départ. Les preuves de mortalité directe sont peu nombreuses chez les oiseaux, qui peuvent généralement échapper aux flammes et quitter les zones incendiées (Lawrence 1966). Certains reviennent durant les heures et les jours suivants l'incendie, mais d'autres peuvent ne jamais revenir sur les sites incendiés car ils ne retrouvent plus les ressources nécessaires pour survivre

et se reproduire. Les réponses spécifiques sont très variables. Elles sont de plus fonction de la fréquence des feux et de la macrostructure de la végétation : densité des arbres et arbustes, volume de feuillage et proportion d'arbres morts sur pied (Pons et Prodon, 1996 ; Davis *et al.*, 2000).

Suite à un incendie, il y a généralement un changement brutal de la composition spécifique de l'avifaune (Lawrence, 1966 ; Herrando *et al.*, 2002). Les zones incendiées supportent un assemblage d'espèces distinct de celui des forêts non brûlées (Morissette *et al.*, 2002). Certaines espèces sont inféodées aux zones incendiées (Moreira *et al.*, 2001). Mais un incendie n'entraîne pas obligatoirement un renouvellement total de la composition du peuplement (Smith, 1989).

Même à composition à peu près constante, l'abondance de l'avifaune peut être fortement affectée par un incendie. Elle peut chuter rapidement suite au feu mais se rétablir quelques années plus tard (Pylypec, 1991). La réponse des oiseaux à la perturbation feu varie selon les espèces : certaines espèces déclinent (Pylypec, 1991 ; Smith, 1989 ; Lawrence, 1966 ; Davis *et al.*, 2000) alors que d'autres augmentent (Lawrence, 1966 ; Herrando *et al.*, 2002 ; Davis *et al.*, 2000). Par exemple, Hutto (1995) a noté 15 espèces plus abondantes en zone incendiée que dans n'importe quel autre habitat. Mais en général, en forêt, la destruction de l'habitat par le feu est à l'origine d'une diminution de l'abondance des oiseaux. Des insectivores se nourrissant dans la canopée peuvent diminuer à cause de la disparition de celle-ci et des proies qu'elle accueillait (Davis *et al.*, 2000). La destruction du feuillage peut également entraîner une exposition plus forte des oiseaux à la prédation (Lawrence 1966).

L'impact de l'incendie sur les ressources trophiques des oiseaux est mal connu. On a noté que des oiseaux pouvaient être attirés par les ressources alimentaires offertes par les brûlis, et immigrer vers les zones incendiées :

- Les insectes peuvent être plus abondants dans les zones incendiées (Prodon *et al.*, 1984). Ainsi, des concentrations de martinets et hirondelles sont observées au-dessus des brûlis (Prodon *et al.*, 1984). Stuart-Smith *et al.* (2002) ont montré que la richesse spécifique et l'abondance de l'avifaune étaient corrélées à la biomasse d'arthropodes suite à un incendie. Les pics sont particulièrement pyrophiles. Ainsi, une augmentation d'effectifs a été observée après incendie chez de nombreuses espèces de pics (Hutto, 1995 ; Saab et Dudley, 1998 ; Davis *et al.*, 2000). Ceux-ci profitent d'une source de nourriture abondante à la suite de l'invasion des peuplements récemment incendiés par les insectes xylophages (Hutto, 1995).
- De la même manière, les oiseaux granivores sont souvent attirés par les zones incendiées. Le développement de graminées dans les brûlis accroît la disponibilité en graines (Bock *et al.*, 1976), et la nourriture est plus facile à trouver sur un sol mis à nu par le feu (Lawrence, 1966 ; Prodon *et al.* 1984).
- Une augmentation des espèces omnivores se nourrissant au sol et dans le bas de la canopée a également été observée (Davis *et al.*, 2000).

- Après feu le nombre d’oiseaux prédateurs augmente (Lawrence, 1966), les rapaces sont souvent favorisés par un incendie en trouvant dans les zones incendiées des proies et cadavres plus exposés et plus abondants.

Outre l’effet direct du feu sur l’oiseau, les effets sur l’habitat peuvent être importants et avoir de fortes répercussions sur les populations animales, jusqu’à menacer une petite population si l’espèce a une répartition et une mobilité limitée, et une forte spécialisation pour son habitat. Ce cas pourrait être celui de la sittelle corse. C’est la thèse suggérée par Prodon (2000) qui estime que la sittelle corse est un des rares oiseaux d’Europe pour qui le feu constitue une menace réelle.

1.4 PROBLEMATIQUE GENERALE ET QUESTIONS POSEES

La sittelle corse, sujet central de notre travail de recherche, est assidument étudiée depuis les années quatre vingt dix. Les études et suivis montrent que sa conservation est préoccupante. Les textes régissant la conservation des espèces et les programmes d’actions considèrent de façon variable les enjeux de conservation pesant sur la sittelle corse :

- l’espèce a été soumise à un plan de restauration du ministère de l’environnement de 2001 à 2009, et un nouveau plan est envisagé,
- elle est inscrite en annexe I de la directive « oiseaux » 79/409/CEE,
- elle est classée en France parmi les espèces “quasi menacées”, c’est-à-dire qu’une tendance générale défavorable se dégage, sans pour autant atteindre le seuil de 30% de déclin en 10 ans qui placerait l’espèce dans la catégorie “vulnérable”,
- antérieurement classée dans la catégorie « préoccupation mineure » dans la liste rouge des espèces menacées de l’UICN faute d’informations précises sur l’évolution de ses effectifs, son statut vient d’être réévalué au vu des informations récentes (Thibault *et al.* sous presse) : *Status: Vulnerable CI+2a(ii) IUCN redlist 2010.*

C’est dans ce contexte que s’inscrit notre travail, et dans un cadre général de contribution à la connaissance des relations entre la sittelle corse (espèce commensale) et le pin laricio (espèces hôte). Il porte sur deux facteurs clés de la conservation de l’espèce, pour lesquels les données scientifiques étaient quasi absentes, alors qu’elles sont indispensables pour mettre en œuvre des mesures de conservation, et notamment de gestion forestière, favorables à sa conservation. C’est ainsi que nous avons consacré notre travail de recherche aux deux points suivants : (i) la disponibilité de la ressource alimentaire hivernale principale de la sittelle corse : les graines de pin laricio (production de cônes et de graines, qualité des graines, disponibilité de la ressource) ; (ii) l’impact des incendies sur l’espèce (effectif et sélection de l’habitat).

Dans ce cadre, nous nous poserons trois questions :

- La ressource en graines peut-elle constituer un facteur limitant pour la sittelle corse ?
- Quel est l'impact du feu sur l'oiseau, et plus précisément sur ses effectifs et sur la sélection de l'habitat ?
- Quelles conséquences peut-on en déduire pour la conservation de la sittelle, et notamment quelles implications pour la gestion forestière ?

1.5 REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Afzal-Rafii Z., Dodd R. 2007. Chloroplast DNA supports a hypothesis of glacial refugia over postglacial recolonization in disjunct populations of black pine (*Pinus nigra*) in western Europe. *Molecular Ecology*, 16 : 723-736.

Arrizabalaga P., Fournier P., Prodon R., Seguin J.-F., Thibault J.-C. 2002. L'avifaune reproductrice des futaies de pin laricio en Corse. *Revue Forestière Française*, 54 : 131-142.

Bazzaz F. A. 1983. Characteristics of populations in relation to disturbance in natural and man-modified ecosystems. In: *Disturbance and ecosystems. Components of response.* ed. by Mooney H. A., Godron M. 1983. Springer-Verlag, p. 259-277.

Benkman C. W. 1987. Crossbill foraging behavior, bill structure, and patterns of food profitability. *The Wilson Bulletin*, 99 : 351-368.

Benkman, C. W. 1993. Adaptation to single resources and the evolution of Crossbill (*Loxia*) diversity. *Ecological Monographs*, 63 : 305-325.

Bock C. E., Lepthien L. W. 1976. Synchronous eruptions of boreal seed-eating birds. *The American Naturalist*, 110 : 559-571.

Carcaillet C., Barakat H. N., Panaïotis C., Loisel R. 1997. Fire and late-Holocene expansion of *Quercus ilex* and *Pinus pinaster* on Corsica. *Journal of Vegetation Science*, 8 : 85-94.

Castro J., Gomez J. M., Garcia D., Zamora R., Hodar J. A. 1999. Seed predation and dispersal in relict Scots pine forests in southern Spain. *Plant Ecology*, 145 : 115-123.

Davis M. A., Peterson D. W., Reich P. B., Crozier M., Query T., Mitchell E., Huntington J., Bazakas P. 2000. Restoring Savanna Using Fire: Impact on the Breeding Bird Community. *Restoration Ecology*, 8 : 30-40.

Herrando S., Brotons L., Del Amo R., Llacuna S. 2002. Bird community succession after fire in a dry Mediterranean shrubland. *Ardea*, 90 : 303-310.

Hutto R. L. 1995. Composition of bird communities following stand-replacement fires in Northern Rocky Mountain (U.S.A.) conifer forests. *Conservation biology*, 9 : 1041-1058.

Lawrence G. E. 1966. Ecology of vertebrate animals in relation to Chaparral fire in the Sierra Nevada Foothills. *Ecology*, 47 : 278-291.

Lescourret F., Genard M. 1985. Les petits vertébrés et la régénération du pin à crochets (*Pinus uncinata* Miller ex-Mirbel) dans les Pyrénées Orientales : consommation des graines après la dissémination. *Acta Oecologica*, 6 : 381-392.

- Lescourret F., Genard M. 1986a. Consommation des graines de pin à crochets (*Pinus uncinata* Miller ex Mirbel) par les petits vertébrés en Néouvielle (Hautes-Pyrénées). Approche quantitative et variation spatiale. *Bulletin d'Écologie*, 17 : 11-19.
- Lescourret F., Genard M. 1986b. Consommation des graines de pin à crochets (*Pinus uncinata* Miller ex Mirbel) avant leur dissémination par les petits vertébrés dans les Pyrénées-Orientales. *La Terre et la Vie - Revue d'Écologie*, 41 : 219-236.
- Moreira F., Ferreira P. G., Rego F. C., Bunting S. 2001. Landscape changes and breeding bird assemblages in northwestern Portugal: the role of fire. *Landscape Ecology*, 16 : 175-187.
- Morissette J. L., Cobb T. P., Brigham R. M., James P. C. 2002. The response of boreal forest songbird communities to fire and post-fire harvesting. *Canadian Journal of Forest Research*, 32 : 2169-2183.
- Nagy K. A., Girard I. A., Brown T. K. 1999. Energetics of free-ranging mammals, reptiles and birds. *Annual Review of Nutrition*, 19 : 247-277.
- Nagy K. A. 2005. Review: Field metabolic rate and body size. *The Journal of Experimental Biology*, 208 : 1621-1625.
- Newton I. 2006. Movement patterns of Common Crossbills *Loxia curvirostra* in Europe. *Ibis*, 148 : 782-788.
- Pons P., Prodon R. 1996. Short-term temporal patterns in a Mediterranean shrubland bird community after wildfire. *Acta Oecologica*, 17 : 29-41.
- Prodon R., Thibault J.-C., Dejaifve P.-A. 2002. Expansions vs. Compression of bird altitudinal ranges on a Mediterranean island : interaction of climate and history. *Ecology*, 83 : 1294-1306.
- Prodon R. 2000. Landscape dynamics and bird diversity in the Mediterranean basin: Conservation issues. In: *Life and Environment in the Mediterranean*. ed. by Trabaud L. 2000. Wit Press, p. 261-299.
- Prodon R, Fons R, Peter A. M. 1984. L'impact du feu sur la végétation, les oiseaux et les micromammifères dans diverses formations méditerranéennes des Pyrénées-Orientales : premiers résultats. *Vie et Milieu - Life & Environment*, 39 : 129-158.
- Prodon R., Thibault J.-C. 2007. Ecomorphologie de la sittelle corse : adaptation du bec des sittelles à la prédation des grains de pins. DIREN de Corse/Laboratoire de Biogéographie et Ecologie des Vertébrés, EPHE, Montpellier/Parc Naturel Régional de la Corse, Ajaccio.
- Pylypec B. 1991. Impacts of fire on bird populations in a fescue prairie. *Canadian Field Naturalist*, 105 : 346-349.
- Reille M. 1975. Contribution pollenanalytique à l'histoire tardiglaciaire et holocène de la végétation de la montagne de Corse. Thèse de doctorat d'État ès Science, Université d'Aix-Marseille III, Marseille.
- Reille M., Gamsans J., Andrieu-Ponel V., de Beaulieu J.-L. 1997. The late-glacial at Lac de Creno (Corsica, France): a key site in the western Mediterranean basin. *New Phytologist*, 135 : 547-559.
- Retana J., Espelta J. M., Habrouk A., Ordoñez J. L., de Solà-Morales F. 2002. Regeneration patterns of three Mediterranean pines and forest changes after a large wildfire in northeastern Spain. *Ecoscience*, 9 : 89-97.
- Rodrigo A., Retana J., Pico F.-X. 2004. Direct regeneration is not the only response of Mediterranean forests to large fires. *Ecology*, 85 : 716-729.

- Saab V. A., Dudley J. G. 1998. Responses of cavity-nesting birds to stand replacement fire and salvage logging in ponderosa pine/Douglas-fir forests of southwestern Idaho. Res. Pap. RMRS-RP-11. Ogden, UT: USDA, Forest Service, Rocky Mountain Research Station.
- Shaw G. 1990. Timing and fidelity of breeding for Siskins *Carduelis spinus* in Scottish conifer plantations. *Bird Study*, 37 : 30-35.
- Sherry D. F. 1989. Food storing in the *Paridae*. *The Wilson Bulletin*, 101 : 289-304.
- Smith P. 1989. Changes in a forest bird community during a period of fire and drought near Bega, New South Wales. *Australian Journal of Ecology*, 14 : 41-54.
- Stuart-Smith K., Adams I. T., Larsen K. W. 2002. Songbird communities in a pyrogenic habitat mosaic. *International Journal of Wildland Fire*, 11 : 75-84.
- Thibault J.-C., Hacquemand D., Moneglia P., Pellegrini H., Prodon R., Recorbet B., Seguin J.-F., Villard P. (sous presse). Distribution and population size of the Corsican Nuthatch *Sitta whiteheadi*. *Bird Conservation International*.
- Thibault J.-C., Seguin J.-F., Villard P., Prodon R. 2002. Le Pin laricio (*Pinus nigra laricio*) est-il une espèce clé pour la sittelle corse (*Sitta whiteheadi*). *La Terre et la Vie - Revue d'Ecologie*, 57 : 329-341.
- Thibault J.-C., Prodon R., Villard P., Seguin J.-F. 2006. Habitat requirements and foraging behaviour of the Corsican nuthatch *Sitta whiteheadi*. *Journal of Avian Biology*, 37 : 477-486.
- Thibault J.-C., Bonaccorsi G. 1999. *The Birds of Corsica*. British Ornithologists' Union. 171 p.
- Thinon M. 1998. Etude de l'aire potentielle du Pin laricio en Corse, approche pèdoanthracologique. Programme LIFE de la Commission des communautés Européennes "Conservation des habitats naturels et des espèces végétales d'intérêt communautaire prioritaire".
- Trabaud L., Campant C. 1991. Difficulté de recolonisation naturelle du pin de salzmann *Pinus nigra* Arn. Ssp. *salzmannii* (Dunal) Franco après incendie. *Biological Conservation*, 58 : 329-343.
- Worthy F. R., Law R., Hulme P. E. 2006. Modelling the quantitative effects of pre- and post-dispersal seed predation in *Pinus sylvestris* L. *Journal of Ecology*, 94 : 1201-1213.

2 ESPECES ETUDIEES

2.1 LA SITTELLE CORSE

2.1.1 Place de l'espèce dans le genre *Sitta*

La sittelle corse est un oiseau appartenant à l'ordre des Passériformes et à la famille des *Sittidae*. Cette famille regroupe 21 espèces réparties en Eurasie, Amérique du Nord et Afrique du Nord (Harrap et Quinn 1996). Pasquet (1998) a établi l'arbre phylogénétique de dix espèces de sittelles (Figure 2) dans lequel s'individualise le groupe *Sitta canadensis* qui comporte la sittelle à poitrine rousse (*S. canadensis*), la sittelle corse, la sittelle chinoise (*S. villosa*), la sittelle de Krueper (*S. krueperi*) et la sittelle kabyle (*S. ledanti*). Au sein de ce groupe deux lignées différentes apparaissent : la lignée *S. krueperi* - *S. ledanti*, et la lignée *S. canadensis* - *S. whiteheadi* - *S. villosa*. La divergence entre ces deux lignées pourrait correspondre à la période d'assèchement de la mer Méditerranée (crise messinienne) il y a environ 5 millions d'années, à la fin du Miocène (Pasquet, 1998). La séparation entre les deux espèces sœurs, la sittelle corse et la sittelle chinoise, aurait eu lieu il y a environ un millions d'années à la suite d'épisodes glaciaires et interglaciaires qui auraient fragmenté leur distribution (Pasquet, 1998). La sittelle corse et la sittelle chinoise sont des espèces vicariantes, c'est-à-dire qu'elles se trouvent dans un habitat naturel similaire, à savoir les forêts de *Pinus*, mais séparées géographiquement, la sittelle corse ayant trouvée refuge dans les pinèdes de Corse et la sittelle chinoise à l'extrême est du paléarctique.

2.1.2 Répartition et effectif

La zone altitudinale occupée par les sittelles est comprise entre 600 et 1740 m (Thibault *et al.*, sous presse ; Bricchetti et Di Capi, 1987). La répartition de la sittelle corse correspond assez bien à celle du pin laricio cartographiée par l'IFN (Figure 4) (Thibault *et al.* sous presse ; Bricchetti et Di Capi, 1987). La sittelle occupe un nombre relativement important de bosquets isolés. Sa présence est marginale dans les autres conifères, seules quelques petites populations existent dans les peuplements de *Pinus pinaster* et de *Abies alba*, et elle est absente des hêtraies-sapinières (Thibault *et al.* sous presse). Thibault *et al.* (sous presse) ont récemment estimé au plus précis l'effectif de la sittelle corse grâce à (i) un recensement de tous les fragments forestiers de pin laricio avec comptage des sittelles présentes, (ii) une estimation fine de la surface des peuplements favorables de pin laricio, (iii) des valeurs de densité mesurées sur des quadrats. Il s'agit donc d'une méthodologie mixant des comptages exhaustifs sur le terrain et des estimations par extrapolation pour les massifs forestiers non intégralement prospectés mais cartographiés sous SIG. Ils estiment ainsi l'effectif total à 1 879 (1 557-2 201) territoires occupant une superficie de 185 km² environ (Figure 3 et Figure 4).

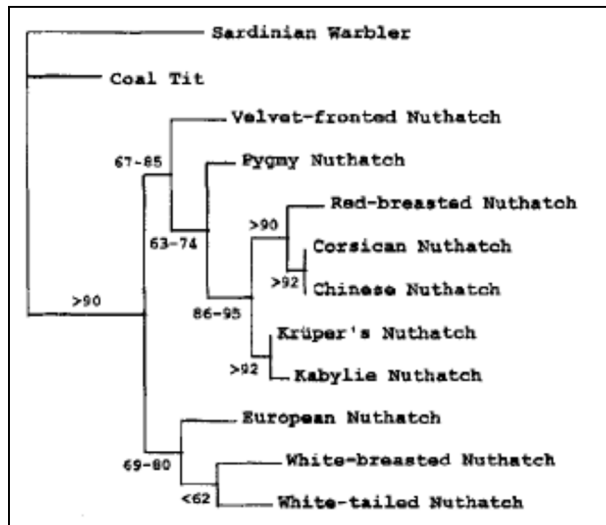


Figure 2. Arbre phylogénétique le plus parcimonieux pour dix espèces du genre *Sitta* (Pasquet, 1998). Les nombres représentent les pourcentages de *bootstrap* (valeurs moyennes ou extrêmes). La fauvette mélanocéphale (=Sardinian Warbler) (*Sylvia mélanocéphala*) et la mésange noire (=Coal tit) sont en *outgroups*.

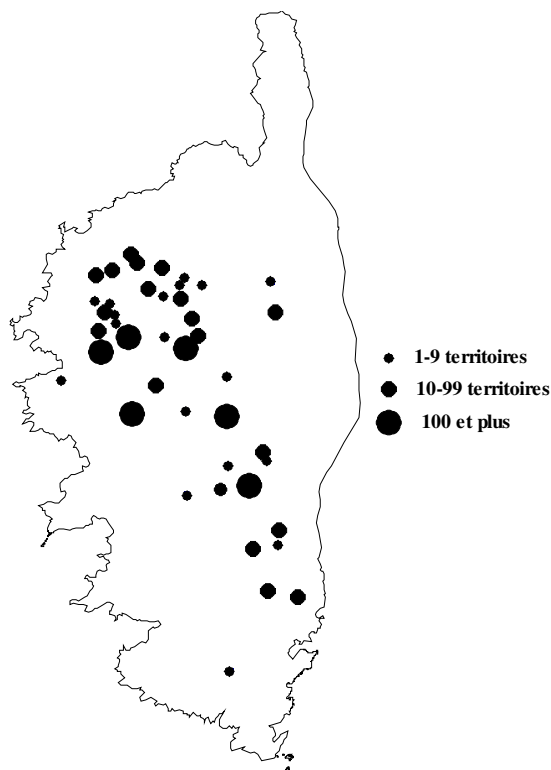


Figure 3. Répartition quantitative de la sittelle corse (Thibault *et al.*, sous presse)

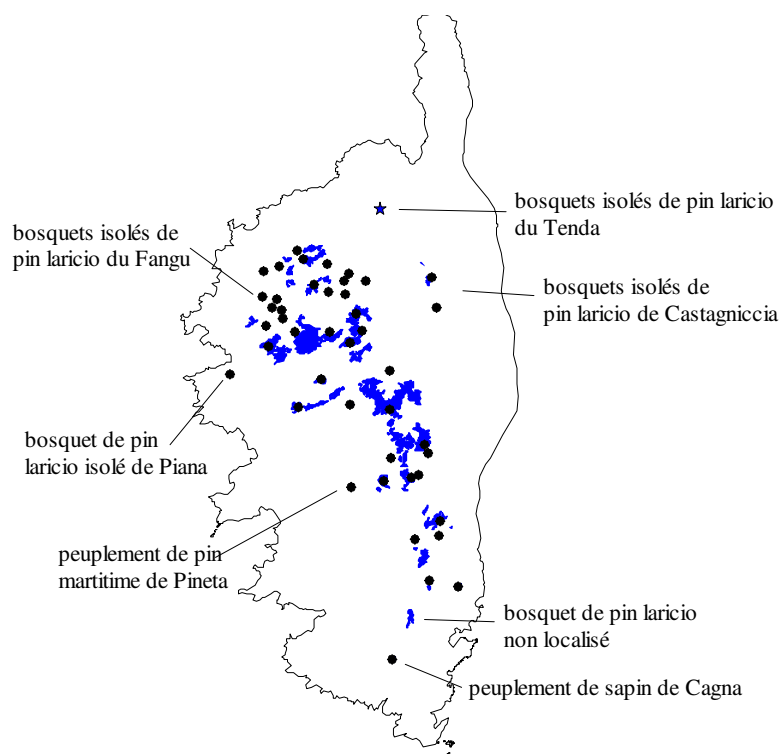


Figure 4. Comparaison de la répartition des « centroïdes » des fragments abritant des sittelles et de l'aire du pin laricio décrite par l'IFN (d'après Anon. 1988). [En bleu : l'aire du pin laricio décrite par l'IFN ; les points noir : « centroïdes » des fragments abritant des sittelles]. Thibault *et al.*, (sous presse) ont identifié 45 fragments forestiers avec sittelles séparé par une distance variant de 250 m à 16 km (moyenne : 2.67 km \pm 2.93, médiane : 2 km). La superficie des fragments varie de 7 à 3159 ha (moyenne = 418 ha). Le nombre moyen de territoires par fragment est de 42 (\pm 67,06). Il y a 19 fragments avec moins de 10 territoires, 20 avec 10 à 99 territoires, et seulement 6 avec plus de 100 territoires totalisant 60% de l'effectif total.

2.1.3 Habitat

La sittelle corse est dépendante du pin laricio de Corse. Ses plus fortes densités sont observées dans les peuplements purs et âgés de pin laricio. A l'inverse, les plus faibles densités sont enregistrées dans les jeunes peuplements et dans les peuplements mixtes où le pin laricio est mélangé avec *Pinus pinaster*, *Fagus sylvatica* ou *Abies alba* (Brichetti et Di Capi, 1987 ; Thibault *et al.*, 2002 ; Thibault *et al.*, 2006). Les sittelles sont complètement absentes des peuplements de feuillus purs. On ne les observe que si la proportion de feuillus est inférieure à 50 % (en surface terrière) (Villard *et al.*, 2007).

Dans les peuplements de pin laricio, la présence de la sittelle est liée aux grands pins, avec un fort diamètre et un volume de houppier important, ainsi qu'à la disponibilité d'arbres morts sur pied (chandelles) pour nicher (Brichetti et Di Capi, 1985 ; Löhr 1960, 1961 ; Thibault *et al.*, 2002 ; Thibault *et al.*, 2006). Elles occupent des territoires dont une partie des pins laricio ont

un diamètre égal ou supérieur à 50 cm (Thibault *et al.* 2006, Villard *et al.*, 2007). L'habitat leur est défavorable si le diamètre des pins est inférieur à ce seuil. Il est favorable ou neutre avec des pins dont le diamètre est compris entre 60 cm et 80 cm. Il devient nettement favorable, avec 75% de chances qu'il soit occupé par des sittelles, lorsque les pins ont un diamètre supérieur à 90 cm (ce sont les « gros bois » des forestiers) (Villard *et al.* 2007). Villard *et al.* (2007) estiment que l'habitat optimum sur un territoire de sittelle (soit trois hectares environ) est une futaie pure de laricio comprenant au moins 24 gros pins (de diamètre de 80 cm au minimum), qui sont répartis dans un peuplement de pins plus jeunes distants entre eux d'une trentaine de mètres environ. Cet habitat doit abriter plusieurs arbres porteurs potentiels de nids par hectare (chandelles ou arbres morts branchus, de préférence écorcés au moins en partie) ; en outre ces chandelles doivent avoir un diamètre supérieur ou égal à 30-40 cm environ et être éloignées de moins de 20 mètres d'un arbre ou bouquet d'arbres. En outre, le peuplement de pins doit être relativement dense (ca. 200 brins/ha).

2.1.4 Sédentarité

La sittelle corse est strictement sédentaire, bien que des individus soient observés hors période de reproduction à l'extérieur de la zone de répartition. Aucun mouvement altitudinal saisonnier n'est observé (Thibault et Bonaccorsi 1999 ; Thibault *et al.*, 2006). Le couple de sittelle corse occupe son territoire toute l'année, y compris durant toute la saison hivernale (Brichetti et Di Capi, 1987 ; Thibault *et al.*, 2006). Les territoires sont réoccupés d'une année sur l'autre, même si leur forme et leurs « frontières » soient susceptibles de changer (Thibault et Villard, 2005).

2.1.5 Écologie de la reproduction

La reproduction a été étudiée par Brichetti et Di Capi (1987), puis Thibault et Villard (2005).

La sittelle corse est monogame, la femelle pond entre 4 et 6 œufs du 5 avril au 5 juin. Des pontes de remplacement peuvent intervenir du 28 mai au 16 juin. Le succès reproducteur est de 3 à 6 jeunes à l'envol. La principale cause d'échec de la couvée est la prédation par le pic épeiche. L'abondance de cônes l'hiver précédent influence la date de ponte, l'altitude et la température agissent également sur la phénologie de la reproduction.

C'est dans un arbre mort (chandelle) que les sittelles creusent une loge qui accueillera le nid. Le même support de nidification (chandelle) peut-être réutilisé d'une année sur l'autre. Le diamètre moyen des arbres avec un nid est seulement de 57 cm, une petite minorité seulement des nids (12 %) est située sur des troncs de diamètres supérieurs à 80 cm, mais si on rapporte ce nombre à la disponibilité des troncs dans le peuplement, il apparaît une sélection positive des gros troncs, la sélection la plus forte étant pour le diamètre de 90 cm (Villard *et al.*, 2007). La Figure 5 schématise les types de troncs de pin laricio utilisés par la sittelle corse pour nicher (Brichetti et Di Capi, 1987).



Figure 5. Types de troncs de laricio utilisés par la sittelle corse pour nicher. (Brichetti et Di Capi, 1987). Pour les types A (58.3% des cas) et B (22.2%), le graphe montre à gauche la relation entre la hauteur de la chandelle (A) et la hauteur de l'entrée du nid (O). Les troncs de type C et D sont rares (respectivement dans 8.3 et 5.5% des cas). Les autres cas (5.5%), ne sont pas figurés. Les types A et B sont dessinés à l'échelle à leurs hauteurs moyennes respectives (A, tronc 14,6 m, min-max 7-22 m, nid 9-7 m, min-max 4-17 m ; B, tronc 7,5 m, min-max 3,5-15 m, nid 5,6 m, min-max 2,7-10 m).

2.1.6 Menaces sur la sittelle corse

La sittelle corse est menacée par la réduction de la superficie et de la qualité de son habitat, provoquée d'une part par l'exploitation forestière, et d'autre part, par les incendies.

Tous les auteurs s'accordent sur l'impact négatif d'une exploitation forestière en futaie régulière et coupes rases, sur la conservation de la sittelle corse (Brichetti et Di Capi, 1987 ; Villard *et al.*, 2007). Villard *et al.* (2007) estiment par exemple qu'une vingtaine de territoires occupés par des sittelles ont disparu de la forêt de Melu en dix ans à la suite de coupes. Les coupes réalisées dans les futaies régulières sont défavorables à plusieurs titres pour les sittelles. La coupe d'ensemencement laisse certes de gros pins riches en cônes et donc attractifs, mais leur isolement et leur éloignement (plusieurs dizaines de mètres) les rendent peu attractifs et exploitables par les sittelles, et augmentent les risques de prédation. Après la phase suivante,

c'est-à-dire la coupe définitive, la parcelle ne peut pas être réoccupée par les sittelles avant un siècle environ, le temps que des peuplements âgés se reconstituent.

Le feu est la l'autre cause majeure de diminution et de fragmentation de l'habitat des sittelles (Brichetti et Di Capi, 1987 ; Thibault *et al.*, 2004 ; Prodon, 2000 ; Moneglia *et al.*, 2009 ; ce travail). En endommageant la pinède, il compromet sa régénération (Rodrigo *et al.*, 2004 ; Ordóñez *et al.*, 2006). Même dans les cas où cette dernière est possible, il rend la forêt durablement inhabitable en remplaçant de vieux peuplements favorables par de jeunes peuplements défavorables.

2.1.7 Régime et quête alimentaires

Les graines de pin laricio constituent une grande partie de la ressource alimentaire de la sittelle corse. En hiver les graines sont sa principale voire son unique ressource (Thibault *et al.*, 2006). Durant la saison de reproduction, les sittelles nourrissent leurs jeunes avec des arthropodes, mais les adultes peuvent aussi se nourrir de graines récupérées dans les caches ou encore présentes dans les cônes quand la production a été abondante l'année précédente (Thibault *et al.*, 2006). Durant la saison hivernale, les sittelles se nourrissent à 98,5% sur les pins laricio, et 62% des comportements alimentaires se déroulent sur les cônes et correspondent à la récolte des graines (Thibault *et al.*, 2006 ; Villard *et al.*, 2003), mettant en évidence l'importance du temps alloué à la récolte des graines de pin laricio quand celles-ci sont disponibles. Les graines récoltées sont, soit ingurgitées immédiatement, soit cachées dans les interstices de l'écorce des troncs et des branches généralement dans les parties hautes du pin. Un comptage a montré qu'au moins la moitié des comportements alimentaires observés sur les cônes ouverts étaient suivis par une activité de caches des graines (*hoarding activity*) (Thibault *et al.*, 2006). Les oiseaux profitent des périodes ensoleillées (quand les cônes sont ouverts) pour récolter et cacher les graines. Ces stocks de graines seront disponibles quand les graines ne seront plus accessibles dans les cônes durant les temps froids et/ou humides (cônes fermés), et hors période de dispersion des graines.

Il apparaît que les besoins alimentaires de la sittelle corse dépendent largement de la disponibilité des graines de pin laricio. Villard *et al.* (2003) ont montré que sa quête alimentaire se distingue suivant les substrats, les structures de végétation et les strates exploitées, auxquelles se superposent des différences entre la saison hivernale et printanière :

- Les substrats exploités : Durant la reproduction, les oiseaux glanent des proies majoritairement dans les arbres, mais également par des captures en vol. Pour répondre à une forte demande de la nichée, la chasse en vol exige que les insectes volants soient assez abondants pour être énergétiquement rentable (Cuadrado, 1994). En hiver, les oiseaux glanent presque exclusivement dans les arbres.
- Les structures de végétation exploitées : Durant la reproduction, les sittelles s'alimentent dans la végétation, fréquentant surtout les grosses branches, les troncs et les lichens. En hiver, les oiseaux fréquentent essentiellement les cônes qui leur procurent des graines en

abondance, les troncs et les grosses branches. Ainsi, tout au long de l'année, la sittelle prospecte les structures de végétation de grosse taille (branches, tronc) à la recherche à la fois de petits invertébrés et des graines qu'elles y ont cachées (Thibault *et al.*, en prép.).

- Les strates exploitées pendant la reproduction : La cime des pins est fréquentée d'une façon marginale, alors que le tronc l'est davantage ; les oiseaux exploitent essentiellement le centre de la couronne, la zone de transition tronc-couronne, et la périphérie de la couronne.
- Différences entre la période de reproduction et l'hivernage dans l'exploitation des substrats et des structures de végétation : En hiver, les oiseaux ne s'alimentent pas en vol, mais essentiellement sur les cônes. Ils fréquentent les structures de végétation de petite taille (aiguilles, rameaux, petites branches, lichens), davantage durant la reproduction qu'en hiver.

2.2 LE PIN LARICIO ET SES GRAINES

2.2.1 Le complexe *Pinus nigra*

Le pin laricio de Corse est un conifère de la famille des *Pinaceae* et du genre *Pinus*, qui comprend 111 espèces (Richardson, 1998). Parmi les *Pinus*, les pins méditerranéens sont divisés en (i) un petit groupe d'espèces de la sub-section *Canarienses* (*P. canariensis*), *Halepenses* (*P. halepensis* et *P. Brutia*), et *Pinaea* (*P. pinaea*), qui correspond au groupe des pins du littoral et des îles, et (ii) en un deuxième groupe très large comprenant une part des *Pinus* de montagne (*P. heldreichii*, *P. mugo*, *P. nigra*, *P. pinaster*, *P. sylvestris* et *P. uncinata*) (Barbero *et al.*, 1998).

Pinus nigra, espèce collective, tire probablement son origine de *Pinus laricioides* Menzel, fossile connu au Miocène et au Pliocène (Vernet *et al.*, 2005). Cette espèce avait une aire de répartition vaste dans les régions circumméditerranéennes. Celle-ci a été morcelée, sous l'effet de différents événements climatiques, et notamment des glaciations, donnant naissance à un certain nombre de sous-espèces et de variétés, dont *Pinus nigra* subsp. *laricio*, var. *corsicana*, taxon endémique à la Corse. La variété *Corsicana* est extrêmement proche du pin de Calabre (*Pinus nigra* subsp. *laricio*, var. *calabrica*), avec lequel il a été parfois confondu. Mais une étude récente a montré qu'il en est néanmoins génétiquement distinct (Afzal-Rafii et Dodd, 2007). Le pin laricio corse est donc bien un endémique qui s'est différencié dans l'île et qui a dû affronter les glaciations sur place. Il n'a donc pas été introduit après celles-ci comme cela avait été suggéré d'après des analyses paléopalynologiques (Reille *et al.*, 1997).

2.2.2 Répartition du pin laricio en Corse

Actuellement, le pin laricio de Corse est considéré comme une espèce caractéristique des étages supra-méditerranéen et montagnard (Gamisans, 1991), les plus beaux massifs sont situés entre 900 et 1300 m d'altitude (Debazac, 1964). Il est localement présent à l'étage subalpin (Saïd, 2000) jusqu'à 1800 m d'altitude (Debazac, 1964). Le pin laricio est également présent à basse altitude, il pénètre localement dans les vallons et ubacs du méso-méditerranéen (Gamisans, 1991), jusqu'à 450 m d'altitudes à l'exposition nord (Debazac, 1964). Il existe des bouquets (< 2 ha) de pin laricio isolés qui apparaissent spontanés à de très basses altitudes, comme celui de Ponte Castirla et Francardo à 300 m d'altitude, ou celui de la basse vallée du Tavignano à seulement 150 m (Moneglia, obs. pers.). Ces bouquets sont des reliques de la répartition de l'espèce au cours de l'holocène, qui a varié notamment sous l'action anthropique (Thinon, 2003 ; Panaiotis, 1996 ; Carcaillet *et al.*, 1997). C'est ainsi que Carcaillet *et al.*, (1997) signalent la présence à basse altitude du pin laricio dans la vallée du Fango (Ouest Corse) vers 2500-2000 BP, aujourd'hui remplacé par *Quercus ilex* et *Pinus pinaster*.

La pinède de laricio s'étend sur 45 000 hectares, dont 21 000 ha en futaies pures représentant 25% de la couverture forestière de l'île (Roman-Amat et Arbez, 1988). Dans cette zone, le climat est caractérisé par une forte sécheresse estivale, une bonne pluviosité annuelle (800-1800 mm), une température moyenne annuelle comprise entre 6 et 12°C et une moyenne des minima positive (Thibault *et al.*, 2000).

Rameau (1993) explique que le pin laricio est une espèce héliophile qui préfère une ouverture du milieu forestier pour pouvoir se régénérer. Il fait partie du groupe fonctionnel des post-pionnières nomades, c'est-à-dire qu'il est capable à la fois de structurer des phases pionnières forestières, des phases transitoires, mais aussi de subsister en phase de maturation compte tenu de sa longévité.

2.2.3 Cycle de reproduction de *Pinus nigra*, formation des cônes et des graines et germination

Le cycle de développement du pin laricio s'étend sur trois années (Cameford et Boué, 1993 ; Mercier, non publiée) :

- Au printemps de l'année N : initiation florale (ou induction des bourgeons reproducteurs).
- Au printemps de l'année N+1, les grains de pollen, disséminés par le vent, pénètrent entre les écailles des inflorescences femelles (cônes) de première année. Ils sont entraînés à l'intérieur des ovules où ils germent. C'est la pollinisation.
- Au printemps de l'année N+2, a lieu la fécondation et la formation de l'embryon qui se différencie ensuite en une plantule. A la fin de cette évolution, il subit une déshydratation importante, corrélative de l'entrée en vie ralentie. L'ovule est ainsi transformé en une graine véritable.
- Entre l'année N+2 et N+3 (de novembre à mars) a lieu la dissémination des graines. L'écartement des écailles des cônes femelles libère les graines dont la dissémination par le vent est favorisée par une ailette ;

- Au printemps de l'année N+3, la germination des graines intervient.

2.2.4 Variabilité intra-spécifique de la qualité des graines dans le genre *Pinus*

La qualité des graines varie évidemment selon les espèces de *Pinus*. Ainsi, Benkman (1995) a analysé 27 espèces de *Pinus* nord américains et a montré une large échelle de masse des graines (de 3,5 à 909 mg, soit un facteur 260). Par contre, au niveau intra-spécifique, la variabilité des caractéristiques des graines est moindre et plus complexe. Smith et Balda (1979) évoque l'uniformité des graines à l'intérieur d'un cône, d'un arbre ou d'une population ; ils ont montré que le nombre total de graines viables dans un seul cône, à l'intérieur d'une seule production annuelle pour un arbre ou une population, est plus variable que la dimension (masse) ou la qualité de la graine (valeur calorimétrique). Debain (2003) signale des variations intra-spécifiques de la masse des graines de *Pinus sylvestris*. Gil *et al.* (2002) ont mis en évidence des variations spatiales des traits morphologiques des cônes et des graines de *Pinus canariensis*.

Les facteurs influençant la dimension des graines mais surtout leur nombre par cône sont multiples. Pour davantage de précisions, nous pourrions nous reporter aux études et synthèses de Smith et Balda (1979), Owens *et al.* (2005), Owens (1994), Debain (2003), Karlsson (2000), Karlsson et Örlander (2002), Bramlett (1972). On peut citer :

- La pollinisation qui peut être perturbée par des conditions météorologiques défavorables ;
- L'intensité de la lumière, la température, le stress hydrique, et les nutriments sont connus pour affecter la floraison et la maturation de la graine ;
- Les insectes qui pondent dans le cône lors de la pollinisation, et les maladies qui détruisent beaucoup d'ovules et de jeunes graines ;
- La localisation des cônes dans la canopée, leur hauteur et l'orientation des cônes, ainsi que leur morphologie peuvent également influencer sur la qualité des graines et leur nombre.

2.2.5 Variation de la production de cônes et de graines chez les *Pinus*

La production de cônes chez les conifères, et chez les *Pinus* particulièrement, présente des variations interannuelles (Boyer, 1986 ; Bramlett, 1972 ; Herrera *et al.*, 1998 ; Koenig et Knops, 2000 ; Leikola et Pukkala, 1982 ; Sirois, 2000 ; Eis *et al.*, 1965 ; Calama et Montero, 2007 ; Debain, 2003 ; Mencuccini *et al.*, 1995 ; Karlsson, 2000 ; Hagner, 1958 ; Houle et Filion, 1993) et spatiales (Boyer, 1986 ; Mencuccini *et al.*, 1995 ; Simpson et Powell, 1981 ; Sirois, 2000 ; Krannitz et Duralia, 2004 ; Houle et Filion, 1993 ; Jacobsen, 1985). Les variations interannuelles entraînent une variation corrélative du nombre de graines par cône. Lorsque les arbres produisent leur plus petite production de cônes, ils produisent aussi leur plus petite production de pollen (Smith et Balda, 1979), influant par là-même négativement le nombre de graines produites. Les variations interannuelles de la production de cônes s'observent non seulement chez les arbres individuellement mais aussi dans une population entière, voire même

dans des groupes d'espèces qui poussent ensemble dans une localité et parfois sur de grandes superficies (Smith et Balda, 1979). Les productions de cônes peuvent être synchrones entre les populations d'une même espèce (Houle et Fillion, 1993 ; Lamontagne et Boutin, 2007), et entre les arbres d'espèces différentes situées dans le même habitat, certaines années, tous les arbres peuvent être dépourvus de cônes (Smith et Balda, 1979). Les différents individus d'une même espèce et les différentes espèces peuvent présenter les mêmes variations de production en réponse aux mêmes conditions environnementales (Smith et Balda, 1979) ou météorologiques (Houle et Fillion, 1993). Par contre, comme nous l'avons noté précédemment, des variations spatiales de la production de cônes et de graines parfois très importantes sont courantes chez les *Pinus*. Les facteurs et contraintes pouvant perturber la production de cônes et de graines sont nombreux (Matthews, 1963). Les principaux facteurs sont :

- des contraintes physiologiques (Arista et Talavera, 1996 ; Owens, 1994). Owens (1994) a identifié chez les arbres des forêts tempérées notamment, différentes contraintes physiologiques résultants d'irrégularités dans le développement des structures reproductives. Il peut en résulter des avortements, des anomalies, ou des retards de développement, affectant ainsi la production de cônes et de graines. Le taux de pollinisation peut expliquer l'avortement des ovules et ensuite des cônes. Il a été estimé que si plus de 20% des ovules dans un cône de pin avortent, le cône avortera (Sarvas 1962). Arista et Talavera (1996) ont observé chez *Abies alba* un effet négatif de l'autopollinisation, engendrant une réduction de la production de graines due à une mauvaise fécondation des ovules, un faible pourcentage de maturation, une réduction de la masse des graines, une forte proportion de graines non viables, une faible germination des graines et une faible vigueur des semis.
- la prédation par les granivores (oiseaux, insectes, mammifères) avant la dispersion (Worthy *et al.*, 2006 ; Castro *et al.*, 1999 ; Owens et Morris, 1998, Smith et Balda, 1979). La prédation des graines par les oiseaux avant la dispersion peut être importante. Worthy *et al.* (2006) ont montré que les oiseaux avaient prélevé 20% des graines de *Pinus sylvestris*. Castro *et al.* (1999) ont observé des prélèvements, chez *Pinus sylvestris*, de 80% de la part du beccroisé, auxquels s'ajoutent les *Parus* et les *Carduelis* qui récoltaient respectivement 16 et 51% des graines épargnées par les beccroisés. Owens et Morris (1998) ont observé que chez *Abies amabilis*, les causes majeures de pertes de graines étaient les dégâts occasionnés par les insectes pendant l'ovulation et le développement de la graine.
- un effet de compétition entre les semenciers (densité du boisement, isolement de l'arbre, disponibilité de la lumière) (Debain, 2003 ; Karlsson, 2000 ; Greene *et al.*, 2002). Debain (2003) a montré que les arbres isolés sont plus producteurs que les arbres en peuplement. Greene *et al.* (2002) ont quant à eux démontré l'effet positif de la disponibilité de lumière sur la production de cônes pour les arbres en bordure de peuplement. Karlsson (2000) a montré que suite à une coupe d'éclaircie dans un peuplement de *Pinus sylvestris*, les semenciers produisaient davantage de cônes.
- les caractéristiques édaphiques (Matthews, 1963). Matthews (1963) suggère que le stress hydrique chez *Pinus palustris* peut devenir un facteur limitant, l'irrigation augmentant la production de cônes. Il présente également la qualité du sol (éléments minéraux) comme

facteur affectant la production de cônes et de graines de *Picea abies*, *Pinus resinosa* et *Pinus sylvestris*.

- l'altitude (Mencuccini *et al.*, 1995 ; Jacobsen, 1985). Mencuccini *et al.* (1995) ont montré chez *Picea abies* que la production diminuait avec l'altitude, et que cette tendance était associée avec une diminution de la fréquence et de l'importance des *mast productions*. Jacobsen (1985) a mis en évidence l'effet de l'altitude sur la fréquence des productions de cônes chez *Pinus ponderosa* et *Pseudotsuga menziesii*. Mais il est difficile d'identifier les facteurs précis responsables de la diminution altitudinale de la production.

2.3 REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Afzal-Rafii Z., Dodd R. 2007. Chloroplast DNA supports a hypothesis of glacial refugia over postglacial recolonization in disjunct populations of black pine (*Pinus nigra*) in western Europe. *Molecular ecology*, 16 : 723-736.

Anonyme 1988. Inventaire forestier national - Département de Haute-Corse et de Corse du Sud. Ministère de l'Agriculture et Développement Rural, Direction de l'Espace Rural et Forestier, Paris.

Arista M., Talavera S. 1996. Density effect on the fruit-set, seed crop viability and seedling vigour of *Abies alba*. *Annals of Botany*, 77 : 187-192.

Barbero M, Loisel R., Quézel P., Richardson D. M., Romane F. 1998. Pines of the Mediterranean Basin. In: *Ecology and biogeography of Pinus*. ed. by Richardson D. M. 1998. Cambridge University Press, p. 153-170.

Benkman C. W. 1995. Wind dispersal capacity of pine seeds and the evolution of different seed dispersal modes in pines. *Oikos*, 73 : 221-224.

Boyer W. D. 1986. Annual and geographic variations in cone production by longleaf pine. In: *Proceedings of the fourth biennial southern silvicultural research conference*, Atlanta, Georgia, 4-6, 1986. Actes réunis par Phillips D. R. 1987. Gen. Tech. Rep. SE-42. Asheville, NC: USDA, Forest Service, Southeastern Forest Experiment Station.

Bramlett D. L. 1972. Cone crop development records for six years in Shortleaf Pine. *Forest Science*, 18 : 31-33.

Brichetti P., Di Capi C. 1985. Distribution, population and breeding ecology of the Corsican nuthatch, *Sitta whiteheadi* Sharpe. *La Rivista Italiana di Ornitologia*, 55 : 3-26.

Brichetti P., Di Capi C. 1987. Conservation of the Corsican Nuthatch *Sitta whiteheadi* Sharpe, and proposals for habitat management. *Biological Conservation*, 39 : 13-21.

Calama R., Montero G. 2007. Cone and seed production of *Pinus pinea* in Spain. *European Journal of Forest Research*, 126 : 23-35.

Camefort H., Boué H. 1993 (2^{ème} éd.). *Reproduction et biologie des végétaux supérieurs. Bryophytes, pteridophytes, spermaphytes*. Doin, 436 p.

Castro J., Gomez J. M., Garcia D., Zamora R., Hodar J. A. 1999. Seed predation and dispersal in relict Scots pine forests in southern Spain. *Plant Ecology*, 145 : 115-123.

- Cuadrado M., 1994. Flycatching behavior in some passerines during the late breeding season at Ammarnäs, Swedish Lapland. *Ornis Svecica*, 4 : 25-30.
- Debain S. 2003. L'expansion de *Pinus sylvestris* et de *Pinus nigra* sur le Causse Méjean : paramètres démographiques et interactions biotiques. Thèse de doctorat, École Nationale Supérieure Agronomique, Montpellier.
- Eis S., Garman E. H., Ebell L. F. 1965. Relation between cone production and diameter increment of Douglas Fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco), Grand Fir (*Abies grandis* (Dougl.) Lindl.), and Western White Pine (*Pinus monticola* Dougl.). *Canadian Journal of Botany*, 43 : 1553-1559.
- Gil L., Climent N., Nanos N., Mutke S., Ortiz I., Schiller G. 2002. Cone morphology variation in *Pinus canariensis* Sm. *Plant Systematics and Evolution*, 235 : 35-51.
- Greene D. F., Messier C., Asselin H., Fortin M.-J. 2002. The effect of light availability and basal area on cone production in *Abies balsamea* and *Picea glauca*. *Canadian Journal of Botany*, 80 : 370-377.
- Hagner S. 1958. On the production of cones and seed in Swedish coniferous forest. *Meddelanden Från Statens Skogsforskningsinstitut*.
- Harrap S., Quinn D. 1996. Chickadees, Tits, Nuthatches & Treecreepers. Princeton University Press, 392 p.
- Herrera C. M., Jordano P., Guitián J., Traveset A. 1998. Annual variability in seed production by woody plants and the masting concept : Reassessment of principles and relationship to pollination and seed dispersal. *The American Naturalist*, 152 : 576-594.
- Houle G., Filion L. 1993. Interannual variations in the seed production of *Pinus banksiana* at the limit of the species distribution in northern Quebec, Canada. *American Journal of Botany*, 80 : 1242-1250.
- Jacobsen G. L. 1985. Are you getting Ponderosa pine and Douglas-fir cone crops at high elevation. USDA Forest Service. *Silvics of forest trees of the United States*.
- Karlsson C., Orlander G. 2002. Mineral nutrients in needles of *Pinus sylvestris* seed trees after release cutting and their correlations with cone production and seed weight. *Forest Ecology and Management*, 166 : 183-191.
- Karlsson C. 2000. Seed production of *Pinus sylvestris* after release cutting. *Canadian Journal of Forest Research*, 30 : 982-989.
- Koenig W. D., Knops J. M. H. 2000. Patterns of annual seed production by northern hemisphere trees: A global perspective. *The American Naturalist*, 155 : 59-69.
- Krannitz P. G., Duralia T. E. 2004. Cone and seed production in *Pinus ponderosa*: a review. *Western North American Naturalist*, 64 : 208-218.
- Lamontagne J. M., Boutin S. 2007. Local-scale synchrony and variability in mast seed production patterns of *Picea glauca*. *Journal of Ecology*, 95 : 991-1000.
- Leikola M., Pukkala J. R. T. 1982. Prediction of the variations of the seed crop of Scots pine and Norway spruce. *Folia Forestalia*, 537 : 1-43.
- Löhrl H. 1960. Vergleichende Studien über Brutbiologie und Verhalten der Kleiber *Sitta whiteheadi* Sharpe und *Sitta canadensis* L. *Journal of Ornithology*, 101 : 245-264.

- Löhrl H. 1961. Vergleichende Studien über Brutbiologie und Verhalten der Kleiber *Sitta whiteheadi* Sharpe und *Sitta canadensis* L. II. *Sitta canadensis*, verglichen mit *Sitta whiteheadi*. *Journal of Ornithology*, 102 : 111-132.
- Matthews J. D., 1963. Factors affecting the production of seed by forest trees. *Forestry Abstracts*, 24 : 1-13.
- Mencuccini M., Piussi P., Zanzi Sulli A. 1995. Thirty years of seed production in a subalpine Norway spruce forest: patterns of temporal and spatial variation. *Forest Ecology and Management*, 76 : 109-125.
- Mercier S. (non publiée). La reproduction sexuée : mécanisme de reproduction sexuée des conifères et utilisation de ces connaissances dans la reproduction de graines améliorées. Direction de la recherche forestière, ministère des Ressources naturelles du Québec.
- Moneglia P., Besnard A., Thibault J.-C., Prodon R. 2009. Habitat selection of the Corsican nuthatch (*Sitta whiteheadi*) after a fire. *Journal of Ornithology*, 150 : 577-583.
- Ordóñez J. L., Molowny-Horas R., Retana J. 2006. A model of the recruitment of *Pinus nigra* from unburned edges after large wildfires. *Ecological Modeling*, 197 : 405-417.
- Owens J. N. 1994. Constraints to seed production : temperate and tropical trees. *Tree Physiology*, 15 : 477-484.
- Owens J. N. 2004. The reproductive biology of western white pine. *Forest Genetics Council of British Columbia extension note*, 04.
- Owens J. N., Bennett J., L'Hirondelle S. 2005. Pollination and cone morphology affect cone and seed production in lodgepole pine seed orchards. *Canadian Journal of Forest Research*, 35 : 383-400.
- Owens J. N., Morris S. J. 1998. Factors affecting seed and cone development in Pacific silver fir (*Abies amabilis*). *Canadian Journal of Forest Research*, 28 : 1146-1163.
- Pasquet E. 1998. Phylogeny of the nuthatches of the *Sitta canadensis* group and its evolutionary and biogeographic implications. *Ibis*, 140 : 150-156.
- Prodon R. 2000. Landscape dynamics and bird diversity in the Mediterranean basin: Conservation issues. In: *Life and Environment in the Mediterranean*. ed. by Trabaud L. 2000. Wit Press, p. 261-299.
- Reille M., Gamsans J., Andrieu-Ponel V., de Beaulieu J.-L. 1997. The late-glacial at Lac de Creno (Corsica, France) : a key site in the western Mediterranean basin. *New Phytologist*, 135 : 547-559.
- Richardson D. M. 1998. *Ecology and biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, 527 p.
- Rodrigo A, Retana J, Pico F.X. 2004. Direct regeneration is not the only response of Mediterranean forests to large fires. *Ecology*, 85 : 716-729.
- Sarvas R. 1962. Investigations on the flowering and seed crop of *Pinus sylvestris*. *Communicationes Instituti Forestale Fennica*, 53 : 1-198.
- Simpson J. D., Powell G. R. 1981. Some factors influencing cone production on young Black Spruce in New Brunswick. *The Forestry Chronicle*, 57 : 267-269.
- Sirois L. 2000. Spatiotemporal variation in Black Spruce cone and seed crops along a boreal forest - tree line transect. *Canadian Journal of Forest Research*, 30 : 900-909.

- Smith C. C., Balda R. P. 1979. Competition among insects, birds and mammals for conifer seeds. *American Zoologist*, 19 : 1065-1083.
- Thibault J.-C., Hacquemand D., Moneglia P., Pellegrini H., Prodon R., Recorbet B., Seguin J.-F., Villard P. (sous presse). Distribution and population size of the Corsican Nuthatch *Sitta whiteheadi*. *Bird Conservation International*.
- Thibault J.-C., Seguin J.-F., Villard P., Prodon R. 2002. Le pin laricio (*Pinus nigra laricio*) est-il une espèce clé pour la sittelle corse (*Sitta whiteheadi*). *La Terre et la Vie - Revue d'Ecologie*, 57 : 329-341.
- Thibault J.-C., Prodon R., Moneglia P. 2004. Estimation de l'impact des incendies de l'été 2000 sur l'effectif d'un oiseau endémique menacé : la sittelle corse (*Sitta whiteheadi*). *Ecologia Mediterranea*, 30 : 195-203.
- Thibault J.-C., Prodon R., Villard P., Seguin J.-F. 2006. Habitat requirements and foraging behaviour of the Corsican nuthatch *Sitta whiteheadi*. *Journal of Avian Biology*, 37 : 477-486.
- Thibault J.-C., Villard P. 2005. Reproductive ecology of the Corsican Nuthatch *Sitta whiteheadi*. *Bird Study*, 52 : 282-288.
- Thibault J.-C., Bonaccorsi G. 1999. *The Birds of Corsica*. British Ornithologists' Union. 171 p.
- Vernet J.-L., Meter A., Zéraïa L. 2005. Premières datations de feux holocènes dans les Monts de Saint-Guilhem-le-Désert (Hérault, France), contribution à l'histoire de la forêt relique de *Pinus nigra* Arnold ssp *Salzmanni* (Dun.) Franco. *C. R. Geoscience*, 337 : 533-537.
- Villard P., Besnard A., Prodon R., Thibault J.-C. 2007. Choix de l'habitat par la sittelle corse dans les forêts de production. DIREN de Corse/Laboratoire de Biogéographie et Ecologie des Vertébrés, EPHE, Montpellier/Parc Naturel Régional de la Corse, Ajaccio/Office national des forêts, Corte.
- Villard P., Bichelberger S., Seguin J.-F., Thibault J.-C. 2003. La quête alimentaire de la sittelle corse (*Sitta whiteheadi*) dans les pins laricio (*Pinus nigra laricio*). *Vie et Milieu - Life & Environment*, 53 : 27-32.
- Worthy F. R., Law R., Hulme P. E. 2006. Modelling the quantitative effects of pre- and post-dispersal seed predation in *Pinus sylvestris* L. *Journal of Ecology*, 94 : 1201-1213.

3 LA PRODUCTION DE CONES ET DE GRAINES DU PIN LARICIO DE CORSE DANS SON AIRE NATURELLE

3.1 INTRODUCTION

Concernant *Pinus nigra*, la littérature sur la production de cônes et de graines, concerne surtout la dynamique de régénération (Tíscar Oliver, 2007), notamment après incendie (Tapias *et al.*, 2001 ; Ordonez et Retana, 2004 ; Ordonez *et al.*, 2005 ; Ordonez *et al.*, 2006). Ainsi, dans ce chapitre, nous nous proposons de contribuer à la description de la production de cônes et de graines de cette espèce :

- en décrivant les aspects quantitatifs de la production de cônes et de graines,
- en décrivant les caractéristiques morphométriques et numériques des cônes et des graines,
- en décrivant les variations dans le temps (variations inter-annuelles) et dans l'espace (variations altitudinales, inter- et intra-forestières) de la production de cônes,
- en identifiant les variables dendrométriques et de sévérité du feu influant sur la production de cônes.

3.2 MATERIELS ET METHODES

3.2.1 Sites d'étude

L'étude a été menée sur huit secteurs géographiques [Vallée d'Asco (NS1), forêt de Petrapiana-Poggio di Nazza (NS2), forêt d'Aitone-Lindinosa (NS3), forêt de Vizzavona (NS4), vallée de la Restonica (NS5), vallée de Tartagine (NS6), basse vallée du Golo (NS7), basse vallée du Tavignano (NS8)] (Figure 6) distribués sur l'ensemble de l'aire de répartition naturelle du pin laricio de Corse. Les altitudes de ces sites d'étude varient de 150 à 1400 m, couvrant presque toute l'amplitude altitudinale de l'espèce sur l'île. En outre, nous avons échantillonné des semenciers dans deux sites incendiés en 2000 et 2003, respectivement la vallée de la Restonica (NS5) et la vallée de Tartagine (NS6).

Parmi ces sites, on peut distinguer :

- les peuplements purs et homogènes de pin laricio d'altitude (alt. > 1000 m), qui correspondent à l'habitat optimal actuel de cette espèce,
- des bouquets de pin laricio situés à basses altitudes (c'est-à-dire en dessous de 1000 m), reliques de la répartition de l'espèce au cours de l'holocène. Nous appellerons bouquet, un groupe de pins laricio localisé sur une superficie inférieure à 5 ha, pouvant être mélangé à d'autres essences (*Pinus pinaster* et *Quercus ilex*), mais toujours en tant

qu'espèce dominante, c'est à dire représentant plus de 90% de la canopée. La plupart des bouquets échantillonnés sont situés en limite inférieure de grands massifs de pin laricio (entre 700 et 800 m), mais certains sont en dessous de 400 m.

Sites des bouquets de pin laricio échantillonnés, situés à basses altitudes (alt. < 1000 m) :

- Vallée d'Asco : les peuplements homogènes s'étendent au-dessus de 800 m d'altitude. Mais des semenciers et des bouquets de pin laricio sont présents tout au long de la vallée jusqu'à seulement 300 m d'altitude.
- Forêt de Petrapiana-Poggio di Nazza : les peuplements homogènes s'étendent au-dessus de 700 m d'altitude. En dessous de cette altitude le peuplement homogène se fragmente et se mélange avec *Quercus ilex*. Des bouquets de pin laricio sont présents jusqu'à 400 m d'altitude.
- Forêt d'Aitone-Lindinosa : le pin laricio est présent jusqu'à des altitudes d'environ 800 m, à cette altitude le pin laricio est en mélange avec *Quercus ilex* et *Pinus pinaster*.
- Forêt de Vizzavona : les peuplements homogènes s'étendent au-dessus de 800 m d'altitude. Mais le pin laricio est présent souvent en mélange à des altitudes inférieures à 800 m.
- Basse vallée du Golo : c'est un secteur de basse altitude du Centre Corse situé entre 350 et 450 m d'altitude, où se développent des bouquets de pin laricio, souvent en mélange avec *Pinus pinaster*.
- Basse vallée du Tavignano : c'est un secteur de basse altitude où est présent un bosquet de pin laricio à une altitude de 150 m, il s'agit du bosquet le plus bas de Corse, sa superficie est d'environ 2 ha. Dans la basse vallée sont présents des bouquets de pin laricio et des semenciers isolés.
- Vallée de la Restonica : elle a été incendiée en aout 2000. Le pin laricio y est présent jusqu'à 500 m d'altitude.
- Vallée de Tartagine : elle a été incendiée en aout 2003. Le pin laricio y est présent jusqu'à 700 m d'altitude.

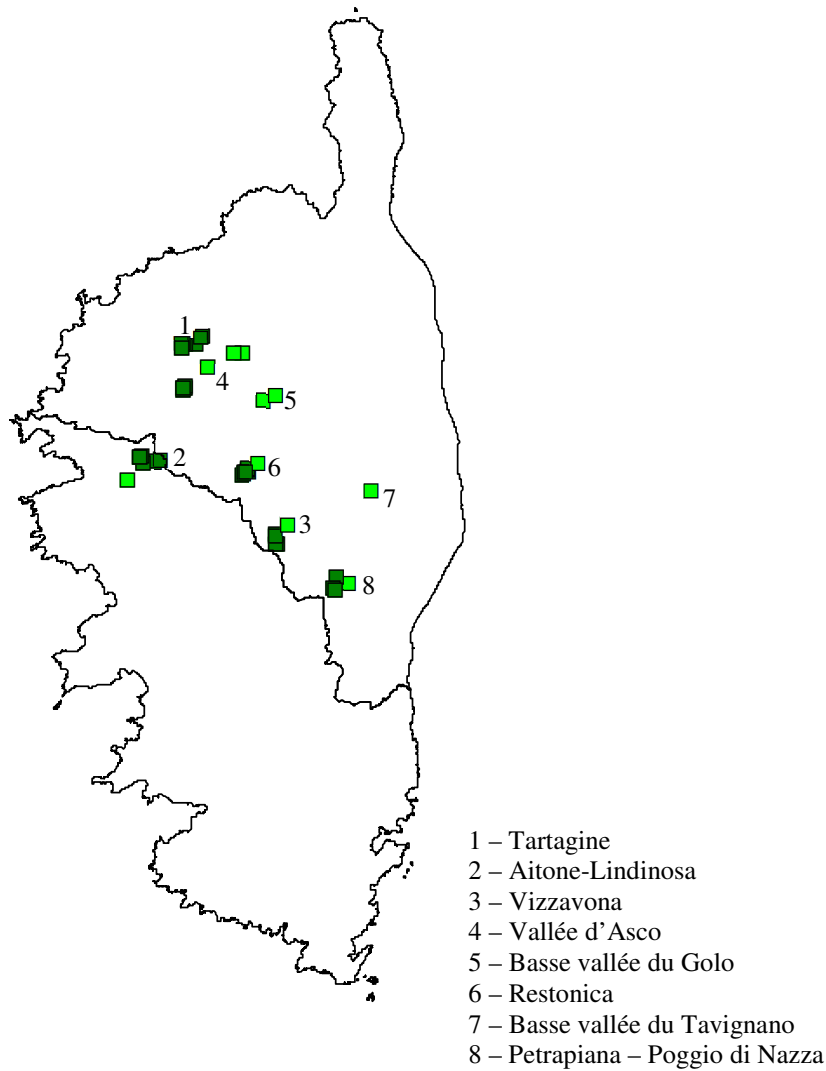


Figure 6. Localisation des sites d’études de suivi de la production de cônes et de graines [vert clair : bosquets à basse altitude (alt. < 1000 m) ; vert foncé : peuplements homogènes d’altitude (alt. > 1000 m)]

3.2.2 Caractéristiques des cônes et des graines

3.2.2.1 Plan d’échantillonnage

L’échantillonnage a consisté à prélever des cônes encore fermés, avant la dispersion des semences, renfermant donc la totalité de leurs graines. Les cônes ont été prélevés sur les branches à l’aide d’une perche d’égavage d’une longueur maximum de 10 m. Pour prélever les graines, les cônes ont été placés à une température de 35°C durant douze heures pour déclencher leur ouverture et libérer les graines.

Deux échantillons de cônes ont été récoltés de la manière suivante :

- Échantillon 1 : 495 cônes fermés collectés sur 37 pins laricio dans la forêt d’Asco, en peuplement mature et homogène à une altitude comprise entre 1050 et 1400 m, durant la première quinzaine de février 2003 ; les graines étaient mures, mais toujours enfermées dans les cônes qui n’avaient pas encore dispersé leurs semences.
- Échantillon 2 : 612 cônes fermés collectés sur 70 pins, répartis sur trois secteurs forestiers (forêt de Vizzavona, forêt de Petrapiana-Poggio di Nazza et vallée d’Asco) au mois de novembre en 2004 et en 2005, quand les graines étaient déjà mures, mais avant leur dispersion. Dans la vallée d’Asco, les cônes ont été prélevés à trois altitudes différentes (440 m, 800 m et 1300 m).

Tableau I. Échantillonnage de cônes de pin laricio : détail de l’échantillon 2

Secteur		Vizzavona	Petrapiana-Poggio di Nazza	Asco		
Altitude (en m)		1150	1150-1500	1300	800	440
2004	Nombre d'arbres	9	9	6	4	3
	Nombre de cônes récoltés	74	68	59	34	28
2005	Nombre d'arbres	10	12	10	0	10
	Nombre de cônes récoltés	83	89	97	0	80

3.2.2.2 Mesures

Les graines fertiles et stériles se différencient facilement par leur aspect : les graines saines (aussi appelées graines fertiles ou graines pleines) sont brun foncé ; les stériles (aussi appelées graines vides) sont brun très clair (Figure 12). Par ailleurs, les graines stériles se réduisent en poudre sous une simple pression des doigts, l’intérieur étant vide.

- Nous avons mesuré le diamètre de chaque semencier à l’aide d’un mètre-ruban, comptabilisé le nombre de graines fertiles et stériles de chaque cône, et pesé les graines saines à l’aide d’une balance électronique (précision à 0,001 gr).
- Pour l’échantillon 1, les graines ont été pesées individuellement,
- Pour l’échantillon 2 nous avons pesé la masse totale de graines saines par cône, plus rapide à mesurer et indicateur direct de la production du cône. Nous avons également mesuré la longueur et la largeur de chaque cône à l’état fermé.

3.2.3 La production de cônes par arbre

3.2.3.1 Quantification des cônes

La production de cônes par arbre a été quantifiée par comptage visuel à l'aide d'une paire de jumelles 10x42, à partir d'un point fixe par rapport au pin, en se plaçant du côté de l'arbre le plus propice à une vue complète de la couronne. Contrairement à d'autres essences de conifères tel que *Picea abies* ou *Abies alba*, la couronne du pin laricio est suffisamment clairsemée pour voir la quasi totalité des cônes, y compris sur la face de la couronne opposée à l'observateur. Cependant, la distance de l'observateur (souvent supérieure à 20 m), la petite taille des cônes (inférieure à 8 cm) surtout quand ils sont fermés, leur couleur vert-brun (aux mois de septembre-octobre), la présence de cônes anciens persistant des productions passées, ne permettent pas une estimation précise. On peut considérer qu'il y a en général sous-évaluation, surtout les années de fortes productions. Cependant cette méthode visuelle constitue une méthode d'évaluation de la productivité semencière pour plusieurs espèces feuillues et conifériennes. Koenig *et al.* (1994) considère cette méthode plus efficace et plus précise que l'utilisation de pièges à graines. Certains observateurs multiplient le résultat d'un comptage visuel par un facteur de conversion. Mais ce facteur varie de 1,5 à 3,35 en fonction de l'espèce (Tableau II, Lamontagne *et al.*, 2005). Mais Lamontagne *et al.* (2005) ont montré que l'équation de conversion n'est pas systématiquement linéaire selon l'espèce. L'équation de conversion pour *Pinus nigra* n'est pas établie, et n'a pas pu l'être dans le cas de ce travail à la fois pour des raisons pratiques (l'organisation de coupes pour des comptages de contrôle demande une main d'œuvre et une organisation lourde ; de plus, la chute de grands pins entraîne la destruction totale de leur branchage et le détachement d'une grande partie des cônes), et parce que nous l'avons considéré non indispensable pour répondre aux objectifs de notre étude. En effet, notre comptage fourni tout de même une évaluation de la production de cônes proche de la réalité aux vues de la forte variabilité de la production et du très grand nombre de cônes produits (plusieurs milliers par ha). Ce comptage fourni un indice d'abondance qui même s'il n'est pas absolu, permet des comparaisons entre les arbres, entre les sites, entre les altitudes, entre les diamètres, et entre les années.

Tableau II. Formules publiées utilisées pour estimer le nombre de cônes par arbre en utilisant la méthode des facteurs de conversion (LaMontagne *et al.*, 2005).

	Conversion*	Sample size [†]	Max. actual cone crop value in analysis	Reference
Sugar pine, ponderosa pine, white fir	$y = 1.5x$	None	na	Fowells and Schubert 1956
Noble fir (<i>Abies procera</i> Rehd.), Shasta fir (<i>Abies magnifica</i> var. <i>shastensis</i> Lemm.), western white pine (<i>Pinus monticola</i> Dougl.)	$y = 1.5x$	None	na	Franklin 1968
Engelmann spruce	$y = 2.0x$	None	na	Franklin 1968
Loblolly pine	$y = 2.0x + c^{\ddagger}$ $y = 3.02x$	~20 36	~400 345	Wenger 1953 Wasser and Dierauf 1979
Slash pine	$y = 2.244x$ $y = -4.98 + 0.98(2x)$	Not reported 100	Not reported ~620	Hoekstra 1960 Webb and Hunt 1965
Douglas-fir	Nonlinear graph (range 1.5–5.3)	11	12 000	Garman 1951

*y is the actual total number of cones on a tree after felling (unless otherwise indicated) and x is the binocular count of all cones from one side of the tree. Other parameters used are indicated.

[†]"None" indicates that the conversion factor was determined solely on the basis of assumptions about crown shape and openness or the size and (or) position of cones in the crown.

[‡]c is the correction factor for individual observers.

3.2.3.2 Choix et marquage des arbres

Nous avons marqué individuellement (avec des plaquettes numérotées en bois) les arbres échantillonnés dans les grands massifs forestiers de pin laricio aux altitudes supérieures à 1000 m. En revanche, les pins suivis à basse altitude ont été marqués collectivement (marquage couleur). Le Tableau III présente le plan d'échantillonnage des arbres.

Nous avons sélectionné les arbres suivant trois classes de diamètres (DBH = 20-49 cm, 50-79 cm, ≥ 80 cm). Les classes de diamètres choisies ont une signification par rapport à la présence/absence de la sittelle corse (Villard *et al.*, 2007). En effet, Villard *et al.* (2007) ont montré qu'une partie des pins laricio sur un territoire de sittelle doivent avoir un diamètre supérieur à 50 cm, l'habitat étant défavorable à l'espèce pour des diamètres inférieurs, favorable ou neutre avec des pins de 60-80 cm, et nettement favorable lorsque les pins ont un diamètre supérieur à 80 cm (« gros bois »). Mais, quand notre échantillonnage était limité par la disponibilité des arbres (c'était le cas dans les bouquets à basse altitude, où toutes les classes de diamètres n'étaient pas forcément représentées), nous avons privilégié les arbres de diamètre supérieur ou égal à 40 cm.

Nous avons ensuite compté le nombre de cônes matures produits pour chaque arbre en 2004, 2005 et 2006.

3.2.3.3 Production de cônes en zones incendiées

Dans notre plan d'échantillonnage, nous avons inclus un suivi de la production de cônes en forêts incendiées (Restonica et Tartagine, cf. Tableau III).

La quantification des cônes, le choix et le marquage individuel des arbres ont été établis selon la même méthode que pour l'ensemble des sites d'études. De plus, afin d'analyser l'effet de la

sévérité du feu sur la production de cônes, nous avons mesuré six variables dendrométriques et de sévérité du feu : le diamètre à 1,30 m, la hauteur de l'arbre, la longueur total de la couronne (avant feu), les longueurs de couronnes brûlée et non brûlée, et la hauteur de tronc noirci.

3.2.3.4 Suivi pluriannuel de la production de cônes

L'objectif était ici de suivre les variations interannuelles de la production de cônes sur des séries chronologiques les plus longues disponibles, à des altitudes supérieures à 1000 m, en peuplements homogènes et matures. La quantification des cônes a été établie selon la même méthode que pour l'ensemble des sites d'études, décrites précédemment.

Nous avons utilisé les données récoltées dans le cadre de ce travail, auxquelles nous avons ajouté les données issues de suivis de productions de cônes initiés plusieurs années auparavant dans deux secteurs :

- le suivi de la production de cônes débuté en 2000, dans la vallée d'Asco (NS1) par J.-C. Thibault (données non publiées), permettant de totaliser sept années de comptage. Ce suivi consistait à compter les cônes visuellement sur les dix pins laricio situé autour de 11-16 nids de sittelle corse selon les années. En 2004, ces comptages ont été additionnés à ceux mis en place dans le cadre du présent travail, et remplacés en 2005 et 2006.
- le suivi de la production de cônes débuté en 2002 dans la forêt de Vizzavona (NS4) par P. Moneglia (données non publiées), permettant de totaliser cinq années de comptage. 20 arbres marqués individuellement (plaquettes numérotées) avaient été suivis. A partir de 2004, nous avons inclus ces arbres dans notre échantillonnage.

Tableau III. Plan d'échantillonnage pour la quantification de la production de cônes.

Site d'étude	Altitude	Nombre d'arbres suivis			Type de marquage		Incendié
		2004	2005	2006	collectif	individualisé	
Basse vallée du Golo	350	0	8	8	1	0	0
	400	0	15	15	1	0	0
Basse vallée du Tavignano	153	0	25	23	1	0	0
Vallée d'Asco	390	10	10	10	1	1	0
	460	15	15	15	1	0	0
Forêt de Petrapiana-Poggio di Nazza	700	11	9	9	1	1	0
Forêt de Vizzavona	800	13	12	12	1	0	0
Forêt d'Aitone-Lindinosa	800	12	12	10	1	0	0
Vallée d'Asco	810	10	10	10	1	1	0
Vallée de la Restonica	760	10	10	10	1	1	0
Vallée d'Asco	1340	31	31	31	1	1	0
	1360	11	11	11	1	1	0
	1350	20	20	20	1	1	0
	1370	30	30	30	1	1	0
	1330	12	0	0	1	1	0
Forêt de Petrapiana-Poggio di Nazza	1200	16	14	16	1	1	0
	1350	40	40	40	1	1	0
	1350	30*	0	0	1	1	1
Forêt d'Aitone-Lindinosa	1250	11	11	11	1	1	0
	1320	10	10	10	1	1	0
	1330	41	30	41	1	1	0
	1360	10	10	10	1	1	0
	1400	12	12	12	1	1	0
	1490	18	18	16	1	1	0
Forêt de Vizzavona	1120	38	31	35	1	1	0
	1200	14	13	14	1	1	0
	1350	15	15	15	1	1	0
	1350	25	24	25	1	1	0
Vallée de Tartagine	930	10	10	10	1	1	1
	1010	10	10	10	1	1	1
	1140	15	15	15	1	1	1
	1220	10	10	10	1	1	1
	1380	20	19	20	1	1	1
	1380	20	20	18	1	1	1
	1370	30	0	0	1	1	1
Vallée de la Restonica	1030	10	10	10	1	1	1
	1050	15	15	14	1	1	1
	1100	15	15	15	1	1	1
	1125	10	10	10	1	1	1
	1175	10	10	10	1	1	1
	1210	10	10	10	1	1	1
	1210	10	10	0	1	1	1
	1260	10	10	10	1	1	1

*arbres incendiés en 2005, ces arbres n'ont plus été suivis ensuite.

3.2.4 Analyses statistiques des données

Une première analyse des données a consisté en une description des données quantitatives mesurées (les échantillons sont présentés au début du chapitre).

Puis les analyses statistiques ont porté sur :

- les variables influant sur la production de cônes (effets arbre, bouquet, secteur, année, effet du diamètre, effet de l'altitude) ;
- l'effet de la sévérité du feu sur la production de cônes ;
- les variations de la qualité des graines.

3.2.4.1 Analyse des variables influant sur la production de cônes

L'objectif de cette analyse a été de rechercher les paramètres qui influent sur le nombre de cônes produits par semencier. Pour cela, nous avons utilisé deux jeux de données extraits des échantillons présentés précédemment :

- Jeu de données 1 : Il est composé de 318 arbres marqués et suivis individuellement chaque année (2004, 2005 et 2006), répartis sur quatre secteurs géographiques [Vallée d'Asco (NS1), Forêt de Petrapiana-Poggio di Nazza (NS2), Forêt d'Aitone-Lindinosa (NS3), Forêt de Vizzavona (NS4)], et en 16 bouquets d'arbres, situés à une altitude comprise entre 1120 et 1490 m. La production de cônes de ces arbres a été évaluée durant trois années (2004, 2005 et 2006), le tout correspondant à un total de 954 observations. Nous avons utilisé ces données pour décrire la production de cônes dans les grands massifs forestiers d'altitude et pour tester des différences individuelles entre arbre, bouquet, secteur, année, et interaction entre secteur et année, sur la production.
- Jeu de données 2 : il a été récolté en 2005 et 2006 dans huit sites d'études, à des altitudes variant de 153 à 1490 m, sur des pins laricio de tous diamètres entre 27 et 133 cm. Nous avons distingué les données relevées en 2005 de celles récoltées en 2006. Certains arbres sont répliqués d'une année sur l'autre (la majorité), alors que d'autres ont été pris en compte une seule fois (en 2005 ou en 2006). En 2005 nous avons évalué la production de cônes sur 436 arbres, dont 116 à une altitude inférieure à 1000 m. En 2006, la production de cônes a été comptabilisée sur 449 arbres, dont 112 à une altitude inférieure à 1000 m. Nous avons utilisé ces données pour décrire la production de cônes dans les bouquets de pin laricio situés à basse altitude (alt. < 1000 m.) et pour tester l'effet du diamètre du semencier, de l'altitude et de leur interaction. Afin d'éviter tous biais engendrés par la réplification de certains arbres, nous avons répété en parallèle l'analyse sur le jeu de données récoltées en 2005 d'une part, et sur celui de 2006 de l'autre.

La variable que nous tentons d'expliquer (variable dépendante) est le nombre de cônes produits par arbre. C'est une variable quantitative discrète, prenant des valeurs non négatives et résultant

donc de comptages qui suit donc une loi de Poisson ou une distribution binomiale négative si la dispersion des valeurs est forte. Ses variables explicatives sont décrites ci-dessous :

Abréviation	Variable	Définition
AN	Année	Année d'observation, correspondant à la maturation et la dispersion des graines. Ce facteur année possède donc 3 classes : 2004 (AN2004), 2005 (AN2005) et 2006 (AN2006). Cette variable est utilisée dans l'analyse du jeu de données 1.
NS	Secteur	Nous avons considéré 4 secteurs, soit 4 classes: Vallée d'Asco (NS1), Forêt de Petrapiana-Poggio di Nazza (NS2), Forêt d'Aitone-Lindinosa (NS3), Forêt de Vizzavona (NS4). Cette variable est utilisée dans l'analyse du jeu de données 1.
NB	Bouquet	Nous avons considérés 16 bouquets, soit 16 classes. Cette variable est utilisée dans l'analyse du jeu de données 1.
D	Diamètre du tronc à 1,3 m du sol	Diamètre du tronc du semencier, mesuré à 1,30 m de hauteur. Cette variable est utilisée dans l'analyse du jeu de données 2.
ALT	Altitude	Altitude des arbres suivis. Cette variable est étudiée dans l'analyse du jeu de données 2.

Méthodes statistiques :

Nous avons utilisé un modèle linéaire généralisé avec distribution binomiale négative des données permettant de tenir compte de leur sur-dispersion. Pour la sélection des variables, nous avons utilisé la procédure de sélection de type *backward*, c'est-à-dire que nous avons d'abord rentré toutes les variables mesurées dans le modèle et leurs interactions, puis retiré une à une les variables les moins significatives, jusqu'à ce que les effets des variables restantes soient tous significatifs. Dans l'analyse du jeu de données, nous avons considéré la variable « arbre » (NA) comme un effet aléatoire de manière à tenir compte de la répétition des mesures dans le temps et du fait que plusieurs cônes sont mesurés sur chaque arbre.

3.2.4.2 Analyse de l'effet de la sévérité du feu sur la production de cônes

Notre objectif a été de définir l'effet de la sévérité du feu sur la production de cônes. Pour cela, nous avons considéré des variables identifiées comme influant sur la production de cônes [diamètre du semencier (D), année (AN), altitude (ALT)], auxquelles nous avons ajouté la variable « hauteur de tronc noirci (HTN) » comme indicatrice de la sévérité du feu. La variable HTN a l'avantage de se rapporter directement à l'intensité du front de flamme, *a priori* davantage que la longueur de couronne brûlée qui dépend aussi de la physiologie de l'arbre (couronne plus ou moins proche du sol, plus ou moins touffue,...). De plus la hauteur de tronc noirci est plus facile et plus précise à mesurer qu'une longueur de couronne. Nous avons donc cherché à modéliser les effets du diamètre (D), de l'année (AN), de l'altitude (ALT), de l'altitude au carré ($ALT^2/1000$, pour tenir compte d'un possible effet quadratique tel qu'une stabilisation ou un optimum à partir d'une certaine altitude), de la hauteur de tronc noirci par le feu (HTN), et de leurs interactions sur la production de cônes.

Le jeu de données utilisé est composé de 82 arbres marqués et suivis individuellement chaque année (2004, 2005 et 2006), tous situés sur 1 secteur géographique, la forêt de Tartagine, à des altitudes supérieures à 1000 m.

La variable dépendante est ici le nombre de cônes produits par arbre. C'est une variable quantitative discrète, prenant des valeurs non négatives qui suit donc là aussi une loi de Poisson ou une distribution binomiale négative si la dispersion des valeurs est forte. Ses variables explicatives sont décrites ci-dessous :

Abréviation	Variable	Définition
AN	Année	Année d'observation, correspondant à la maturation et la dispersion des graines. Ce facteur année possède donc 3 classes : 2004 (AN2004), 2005 (AN2005) et 2006 (AN2006).
D	Diamètre du tronc à 1,3 m du sol	Diamètre du tronc du semencier mesuré à 1,30 m de hauteur.
ALT	Altitude	Altitude des arbres suivis.
HTN	Hauteur de tronc noirci	Longueur mesurée entre le sol et la limite supérieure des traces d'écorce noircie par les flammes.

Méthodes statistiques :

Nous avons utilisé un modèle linéaire généralisé avec effet aléatoire et une distribution binomiale négative des données permettant de tenir compte de leur sur-dispersion. Pour la sélection des variables, nous avons utilisé la procédure de sélection de type *backward* (cf. ci-dessus). Dans l'analyse du jeu de données, nous avons considéré la variable « arbre » (NA) comme un effet aléatoire de manière à tenir compte de la répétition des mesures dans le temps et du fait que plusieurs cônes sont mesurés sur chaque arbre.

3.2.4.3 Les variations de la qualité des graines

L'objectif de cette analyse a été d'évaluer les variations de la qualité des graines en fonction de différentes variables. Pour cela, nous avons utilisé deux échantillons différents :

- L'échantillon 1 est composé de 11 037 graines récoltées dans 495 cônes sur 37 pins dans un seul secteur, la forêt d'Asco, en février 2003, à une altitude supérieure à 1000 m. La variable que nous tentons d'expliquer (variable dépendante) est la masse individuelle des graines (WGP). C'est une variable quantitative continue, prenant des valeurs non négatives. Ses variables explicatives sont le diamètre du semencier (D), le nombre de graines vides/cône (NGV), le nombre total de graines/cône (NTG) et leurs interactions avec le diamètre (cf. ci-dessous).
- L'échantillon 2, est composé de 612 cônes récoltés sur 70 pins, répartis sur trois secteurs géographiques [Vallée d'Asco (NS1), Forêt de Petrapiana-Poggio di Nazza (NS2), Forêt de Vizzavona (NS4)], à des altitudes supérieures à 400 m. Nous avons récolté les cônes en novembre 2004 et 2005. La variable dépendante est ici la masse de graines par cône (WGC). C'est une variable quantitative continue, prenant des valeurs non négatives. Ses variables explicatives sont le facteur secteur géographique (NS), le facteur année (AN), l'altitude (ALT), le diamètre du semencier (D), la longueur du cône (LON), le nombre de graines vides/cônes (NGV), le nombre total de graines/cône (NTG) et leurs interactions (cf. ci-dessous).

Abréviation	Variable	Définition
AN	Année	Année d'observation, correspondant à la maturation et la dispersion des graines. Ce facteur année possède deux classes : 2005 (AN2005) et 2006 (AN2006) (échantillon 2)
NS	Secteur	Ce facteur secteur possède trois classes : Vallée d'Asco (NS1), Forêt de Petrapiana-Poggio di Nazza (NS2), Forêt de Vizzavona (NS4) (échantillon 2).
ALT	Altitude	Altitude des arbres suivis.
NTG	Nombre total de graines par cône	Nombre total de graines (graines saines + graines vides) dans le cône.
NGV	Nombre de graines vides par cône	Nombre de graines vides (non consommables par les sittelles).
WGC	Masse de graines par cône	Masse cumulée de toutes les graines contenues par le cône.
LON et LAR	Longueur et largeur du cône	Dimensions du cône mature mesurées quand le cône est fermé. La longueur est mesurée de la base à l'apex du cône. La largeur est mesurée à l'endroit où le cône est le plus large quand les écailles sont fermées.
D	Diamètre du tronc à 1,3 m du sol	Diamètre du tronc du semencier mesuré à 1,30 m de hauteur.

Méthodes statistiques :

Nous avons modélisé ces données à l'aide d'un modèle linéaire généralisé avec effet aléatoire et une distribution normale des données. Pour la sélection des variables, nous avons utilisé la procédure de sélection de type *backward*.

Dans l'analyse de l'échantillon 2, nous avons considéré la variable « secteur » (NS) comme un effet aléatoire de manière à tenir compte de la répétition des mesures pour les cônes qui émanent tous du même secteur et des mêmes arbres.

Les modèles linéaires généralisés à effet mixtes sont ajustés avec la procédure GENMOD de SAS 9.2.

3.3 RESULTATS

3.3.1 Production de cônes par arbre

3.3.1.1 Données descriptives

La quantification de la production de cônes dans les grands peuplements de pin laricio dans leur habitat optimal (c'est-à-dire au dessus de 1000 m) montre que la médiane du nombre de cônes par arbre est toujours inférieure à la moyenne, indiquant que la distribution des données est plus allongée vers les grandes valeurs. Autrement dit, il y a beaucoup plus de petits producteurs que de gros producteurs, mais le nombre important de cônes produits par ces derniers, tire le nombre moyen de cônes par arbre vers le haut (Tableau IV et Tableau V).

On peut distinguer très schématiquement trois catégories de semenciers (Tableau VI) :

- les « petits producteurs » que sont les 25% de pins les moins productifs en cônes, avec un nombre de cônes inférieur à la valeur du 1er quartile ;
- les « gros producteurs » que sont les 25% de pins les plus productifs en cônes, avec un nombre de cônes supérieur à la valeur du 3ème quartile ;
- les « producteurs moyens » que sont les 50% de semenciers médians, dont le nombre de cônes est compris entre le premier et le troisième quartile.

Cependant, ces catégories descriptives sont à considérer à titre indicatif, car un même arbre peut en changer d'une année à l'autre (voir plus loin) (Tableau IV, Tableau V, Tableau VI).

On peut noter par exemple :

- qu'en 2004 et dans les quatre forêts d'études, au moins la moitié des pins n'ont pas produit de cônes (médiane proche de zéro) (Tableau IV, Tableau V) ;
- que les « petits producteurs » n'ont pas produit de cônes en 2004 et 2006 (nombre de cônes à peu près nul), toutes forêts d'altitudes (c'est-à-dire alt. >1000m) confondues (Tableau VI) ;
- que dans les peuplements d'altitude de la forêt de Vizzavona (NS4), au moins un quart des pins (les « petits producteurs ») n'ont pas produit de cônes durant les trois années de suivi (1er quartile ≈ 0 en 2004, 2005 et 2006) (Tableau IV) ;
- que dans certains cas, seuls les « gros producteurs » ont produit des cônes (par exemple à Asco en 2006, Petrapiana en 2004 et Aitone-Lindinosa en 2004) (Tableau IV, Tableau VI)

La proportion d'arbres non-producteurs, toutes forêts d'altitudes confondues (alt. > 1000 m), varie selon les années de 13 à 64% (soit 64% en 2004, 13% en 2005 et 39% en 2006). Lors d'une année de faible production, comme ce fût le cas en 2004 sur l'ensemble des forêts, la production de cônes est assurée par seulement un tiers des semenciers (36%). En revanche, lors d'une année très productive comme en 2005, la production de cônes est assurée par la quasi-totalité des semenciers (87% des pins). De plus, en 2006, année de faible production, la proportion de non-producteurs a été particulièrement importante en altitude (34% à alt. > 1000 m vs. 2% à alt. < 1000 m). En revanche, en 2005, année productive en cônes, la proportion de non-producteurs a été identique à toutes les altitudes (12% à alt. > 1000 m vs. 10% à alt. < 1000 m).

Tableau IV. Distribution des données des comptages de cônes par année et par forêt à une altitude de 1120-1490m [forêts d'Asco, de Petrapiana, d'Aitone-Lindinosa, de Vizzavona]

Site	Asco			Petrapiana			Aitone			Vizzavona		
	04	05	06	04	05	06	04	05	06	04	05	06
Nombre d'arbres	92			54			89			83		
Années (2004-5-6)	04	05	06	04	05	06	04	05	06	04	05	06
Moyenne (nb cônes/arbre)	19	153	1	0	366	42	5	163	31	41	96	74
Ecartype	62	167	6	1	328	57	16	197	65	109	169	109
Minimum	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1er quartile	0	40	0	0	136	9	0	10	0	0	0	2
Médiane	1	98	0	0	295	20	0	100	7	1	10	25
3ème quartile	10	200	0	0	523	43	0	250	26	15	102	100
Maximum	500	950	55	6	1750	250	115	850	390	610	920	515

Tableau V. Distribution des données des comptages de cônes par année sur 318 pins laricio matures répartis sur l'ensemble de l'aire de répartition de l'espèce, à une altitude de 1120-1490 m [NC=Nombre de cônes par arbre]

	NC en 2004	NC en 2005	NC en 2006
Moyenne	17	177	35
Ecartype	67	228	75
Minimum	0	0	0
1er quartile	0	14	0
Médiane	0	95	4
3ème quartile	5	259	30
Maximum	610	1750	515

Tableau VI. Nombres de cônes par arbre en fonction de la catégorie des semenciers (petits, moyens et gros producteurs de cônes) (forêts d'Asco, de Petrapiana, d'Aitone-Lindinosa, de Vizzavona)

Secteur	Année	Petits producteurs	Producteurs moyens	Gros producteurs
Asco	2004	0	0-10	10-500
	2005	1-40	40-200	200-950
	2006	0	0	0-55
Petrapiana	2004	0	0	0-6
	2005	0-136	136-523	523-1750
	2006	0-9	9-43	43-250
Aitone	2004	0	0	0-115
	2005	0-10	10-250	250-850
	2006	0	0-26	26-390
Vizzavona	2004	0	0-15	15-610
	2005	0	0-102	102-920
	2006	0-2	2-100	100-515

3.3.1.2 *Suivi pluriannuel de la production de cônes*

Le Tableau VII présente le suivi de la production de cônes sur deux séries chronologiques : sept années pour la Vallée d'Asco (NS1), cinq années pour la forêt de Vizzavona (NS4), le tout à des altitudes supérieures à 1000 m et en peuplements homogènes et matures.

Nous avons enregistré trois mauvaises productions de cônes dans la forêt d'Asco (2000, 2004 et 2006). La production de cônes a également été faible en 2004 dans la forêt de Vizzavona (Tableau VII), comme dans tous les sites d'études cette année là (Tableau IV).

Tableau VII. Productions de cônes dans la forêt d'Asco de 2000 à 2006 et de Vizzavona de 2002 à 2006

Années	Vallée d'Asco (NS1)			Forêt de Vizzavona (NS4)		
	Nombre moyen de cônes par arbre	min-max	Nombre d'arbres suivis	Nombre moyen de cônes par arbre	min-max	Nombre d'arbres suivis
2000	19	0-300	160	-	-	-
2001	122	0-800	120	-	-	-
2002	103	0-1000	142	139	35-225	20
2003	100	0-650	110	283	35-1200	20
2004	12	0-500	242	41	0-610	83
2005	153	1-950	92	96	0-920	83
2006	1	0-55	92	74	0-515	83

3.3.1.3 Quels paramètres influent sur la production de cônes ?

3.3.1.3.1 Effet arbre

Nous avons testé sur le jeu de données 1 l'existence de différences significatives de production de cônes selon les individus-arbres.

Nous n'observons pas de différences significatives entre les arbres, ce qui semble venir de la très forte variabilité entre les années pour un même arbre. Une grande partie des arbres échantillonnés n'ont produits aucun cône certaines années, alors qu'ils en ont produit plusieurs centaines l'année suivante et/ou précédente. Pour prendre seulement deux exemples :

- l'arbre n°35 n'a pas produit de cônes en 2004 et 2006 ; par contre il a produit 1750 cônes en 2005 ; c'est le plus gros producteur que nous ayons observé.
- l'arbre n°427 n'a pas produit de cônes non plus en 2004 et 2006, alors qu'il en a produit 950 en 2005.

3.3.1.3.2 Effet bouquet

Nous avons testé sur ce même jeu de données l'existence de différences significatives de production de cônes selon les bouquets.

Nous observons des différences significatives entre les bouquets d'arbres. Ce résultat met en évidence des différences de la production de cônes à l'intérieur d'un même massif forestier, et montre donc une forte hétérogénéité stationnelle de la production à une échelle fine.

3.3.1.3.3 Effet secteur

Nous avons également testé l'existence de différences significatives de production de cônes selon les secteurs géographiques.

Le Tableau VIII présente les résultats du test statistique.

Tableau VIII. Test de l'effet secteur sur la production de cônes (jeu de données 1)

Paramètre	Estimation	Erreur type	95% Confidence Limits		Z	Pr > Z
Intercept	4,2558	0,1195	4,0216	4,4900	35,61	<,0001
NS1	-0,2018	0,1636	-0,5225	0,1188	-1,23	0,2173
NS2	0,6568	0,1622	0,3389	0,9748	4,05	<,0001
NS3	-0,0666	0,1587	-0,3777	0,2445	-0,42	0,6747
NS4	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	.	.

Le modèle retenu est :

$$f(\text{NC}) = 4,26 - 0,20(\text{NS1}) + 0,66(\text{NS2}) - 0,07(\text{NS3}) ; \text{ avec la fonction en Log.}$$

Le secteur 2 a des valeurs significativement plus grandes que les autres secteurs, mais il n'y a pas de différences entre les secteurs 1, 3 et 4 (Tableau VIII). Ce résultat montre une forte variabilité inter-forestière de la production de cônes, certaines forêts (secteurs) étant plus productives que d'autres. Cela a été le cas de la forêt de Petrapiana-Poggio di Nazza (NS2) durant les trois années de l'étude.

3.3.1.3.4 Effet année

Nous avons également testé l'existence de différences significatives de production de cônes selon les années.

Le Tableau IX présente les résultats du test statistique.

Tableau IX. Test de l'effet année sur la production de cônes (jeu de données 1)

Paramètre	Estimation	Erreur type	95% Confidence Limits		Z	Pr > Z
Intercept	3,5694	0,1175	3,3391	3,7998	30,37	<,0001

AN 2004	-0,7096	0,2242	-1,1490	-0,2702	-3,17	0,0016
AN 2005	1,6064	0,1402	1,3317	1,8811	11,46	<,0001
AN 2006	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	.	.

Le modèle retenu est :

$$f(\text{NC}) = 3,57 - 0,71 (\text{AN}2004) + 1,61(\text{AN}2005)$$

L'analyse confirme que les différences interannuelles de production de cônes sont très fortes et significatives. Avec, la production de cônes de l'année 2004 significativement plus faible que 2005 et 2006, et 2005 qui fût la meilleure année de production de cônes au cours de notre suivi. Sur les trois années 2004-5-6, on observe que, pour un arbre donné, une année de forte production est généralement précédée et/ou suivie d'une mauvaise année.

3.3.1.3.5 Effets secteur et année en interaction

Nous avons testé, toujours sur le même jeu de données, les effets du secteur (NS), et de l'année (AN), et de leur interaction sur la production de cônes.

Le Tableau X présente les résultats des tests statistiques.

Tableau X. Test de l'effet année, secteur et leur interaction sur la production de cônes
(jeu de données 1)

Paramètre	Estimation	Erreur type	95% Confidence Limits		Z	Pr > Z
Intercept	4,3068	0,16	3,9932	4,6205	26,91	<,0001
AN 2004	-0,5953	0,2961	-1,1757	-0,0149	-2,01	0,0444
AN 2005	0,2619	0,2442	-0,2168	0,7406	1,07	0,2836
AN 2006	0	0	0	0	.	.
NS 1	-4,1012	0,5581	-5,1951	-3,0074	-7,35	<,0001
NS 2	-0,5683	0,2435	-1,0456	-0,091	-2,33	0,0196
NS 3	-0,8776	0,2743	-1,4152	-0,3399	-3,2	0,0014
NS 4	0	0	0	0	.	.
NS*AN 1 2004	3,3313	0,6997	1,9598	4,7028	4,76	<,0001
NS*AN 1 2005	4,561	0,5719	3,4402	5,6819	7,98	<,0001
NS*AN 1 2006	0	0	0	0	.	.
NS*AN 2 2004	-4,7343	0,6658	-6,0394	-3,4293	-7,11	<,0001
NS*AN 2 2005	1,9015	0,3303	1,2542	2,5488	5,76	<,0001
NS*AN 2 2006	0	0	0	0	.	.
NS*AN 3 2004	-1,3261	0,5192	-2,3438	-0,3085	-2,55	0,0106
NS*AN 3 2005	1,3998	0,365	0,6843	2,1152	3,83	0,0001
NS*AN 3 2006	0	0	0	0	.	.
NS*AN 4 2004	0	0	0	0	.	.
NS*AN 4 2005	0	0	0	0	.	.
NS*AN 4 2006	0	0	0	0	.	.

Le modèle retenu est :

$$f(\text{NC}) = 4,31 - 0,6(\text{AN}2004) + 0,26(\text{AN}2005) - 4,10(\text{NS}1) - 0,57(\text{NS}2) - 0,88(\text{NS}3) + 3,33(\text{NS}1 \times \text{AN}2004) + 4,56(\text{NS}1 \times \text{AN}2005) - 4,73(\text{NS}2 \times \text{AN}2004) + 1,90(\text{NS}2 \times \text{AN}2005) - 1,33(\text{NS}3 \times \text{AN}2004) + 1,4(\text{NS}3 \times \text{AN}2005) ; \text{ avec la fonction en Log.}$$

La production de cônes varie significativement entre les secteurs et les années, mais ces variations sont différentes selon l'année et le secteur. A Asco, c'est en 2006 que nous avons enregistré la plus petite production, alors que c'était l'année 2004 pour les autres secteurs. Par contre, l'année 2005 a été la plus productive pour les quatre secteurs.

La Figure 7 représente l'effet du secteur géographique selon l'année, sur la production de cônes par arbre.

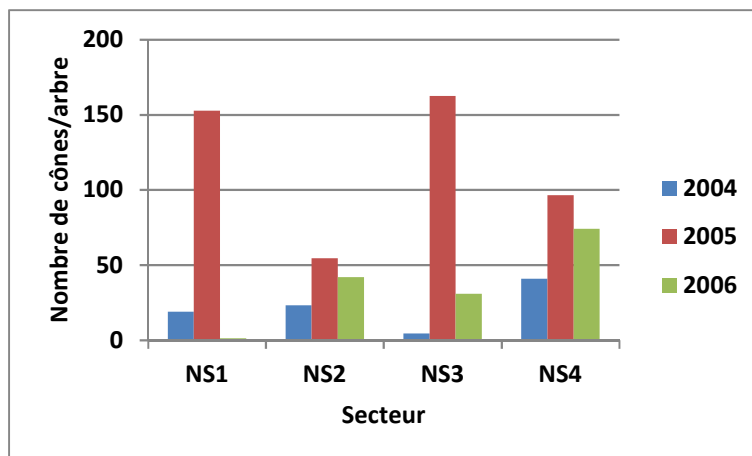


Figure 7. Effet du secteur géographique selon l'année, sur la production de cônes par arbre.

$$f(\text{NC}) = 4,31 - 0,6(\text{AN}2004) + 0,26(\text{AN}2005) - 4,10(\text{NS}1) - 0,57(\text{NS}2) - 0,88(\text{NS}3) + 3,33(\text{NS}1 \times \text{AN}2004) + 4,56(\text{NS}1 \times \text{AN}2005) - 4,73(\text{NS}2 \times \text{AN}2004) + 1,90(\text{NS}2 \times \text{AN}2005) - 1,33(\text{NS}3 \times \text{AN}2004) + 1,4(\text{NS}3 \times \text{AN}2005) ; \text{ avec la fonction en Log.}$$

3.3.1.3.6 Effet altitude et diamètre en interaction

Ces deux effets ont été testés sur le jeu de donnée n°2, plus approprié à cette analyse. Nous y avons testé les effets du diamètre (D), de l'altitude (ALT), de l'altitude au carré (ALTC=ALT²/100), et de leurs interactions sur la production de cônes, et ceci pour les années 2005 et 2006 séparément pour ne pas être gêné par l'effet année.

Le Tableau XI présente les résultats du test statistique.

Tableau XI. Test des effets du diamètre (D), de l'altitude (ALT), de l'altitude au carré (ALTC=ALT²/100 (pour avoir des estimateurs corrects)) et leurs interactions avec le diamètre sur la production de cônes pour les années 2005 et 2006 (jeu de données 2)

(a) année 2005

Paramètre	DDL	Estimation	Erreur type	Wald 95% Confidence Limits		Khi 2	Pr > Khi ²
Intercept	1	3,4215	0,3777	2,6812	4,1618	82,06	<,0001
D	1	0,0168	0,0027	0,0114	0,0221	37,72	<,0001
ALT	1	0,0019	0,0009	0,0001	0,0038	4,35	0,037
ALTC	1	-0,0001	0,0001	-0,0002	0	4,53	0,0333
Scale	0	15,2251	0	15,2251	15,225	.	.

(b) année 2006

Paramètre	DDL	Estimation	Erreur type	Wald 95% Confidence Limits		Khi 2	Pr > Khi ²
Intercept	1	3,3748	0,2663	2,853	3,8968	160,57	<,0001
D	1	0,0146	0,003	0,009	0,0203	24,22	<,0001
ALT	1	0,006	0,0007	0,005	0,0073	79,21	<,0001
ALTC	1	-0,0005	0	-6E-04	-0,0004	148,7	<,0001
Scale	0	11,0845	0	11,08	11,0845	.	.

Le modèle retenu est :

$$f(\text{NC}_{2005}) = 3,42 + 0,017(\text{D}) + 0,002(\text{ALT}) - 0,0001(\text{ALTC}) ;$$

$$f(\text{NC}_{2006}) = 3,37 + 0,017(\text{D}) + 0,006(\text{ALT}) - 0,00051(\text{ALTC}) ;$$

avec les fonctions en Log, l'altitude en m et le diamètre en cm.

Les deux modèles (2005 et 2006) obtenus après sélection des variables montrent que le nombre de cônes par arbre varie positivement selon le diamètre de l'arbre-mère. Mais, le nombre de cônes par arbre varie avec également l'altitude, nous observons un pic de production plus ou moins marqué selon l'année à des altitudes inférieures à la tranche altitudinale où se localisent actuellement les massifs forestiers de pin laricio, soit ~900 m en 2005, et ~600 m en 2006 (Figure 8).

Par ailleurs, on peut noter que, en 2006 (année de faible production au-dessus de 900 m d'altitudes), la production a été très forte aux basses altitudes. En revanche, en 2005, la production a été plus homogène entre les altitudes, médiocre partout avec un maximum peu marqué aux altitudes médianes (~900 m) (Figure 8).

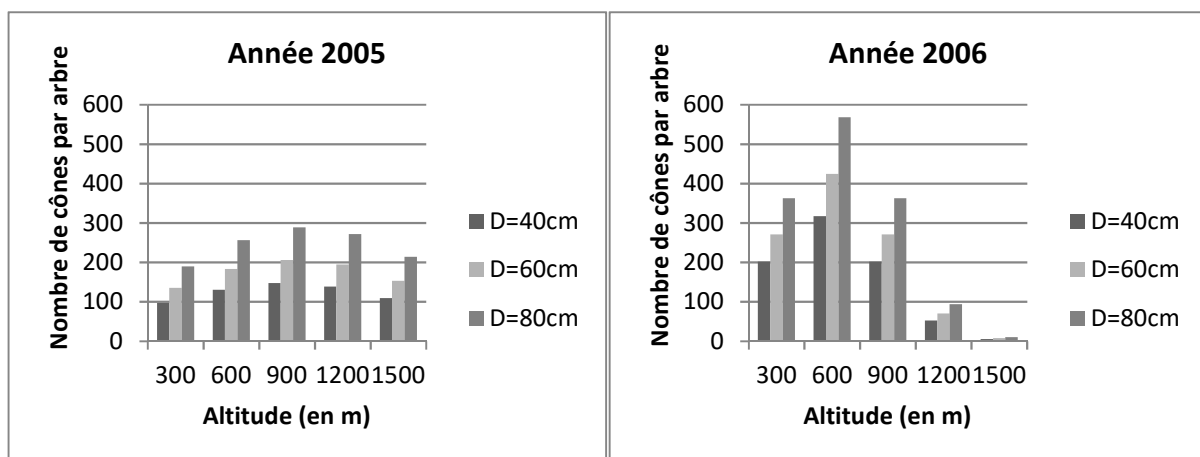


Figure 8. Effet de l'altitude et du diamètre du tronc sur la production de cônes par arbre en 2005 et en 2006. $f(\text{NC}_{2005}) = 3,42 + 0,017(\text{D}) + 0,002(\text{ALT}) - 0,0001(\text{ALTC})$; $f(\text{NC}_{2006}) = 3,37 + 0,017(\text{D}) + 0,006(\text{ALT}) - 0,00051(\text{ALTC})$; avec les fonctions en Log.

3.3.2 Production de cônes en zone incendiée

3.3.2.1 Variation interannuelle

Le Tableau XII présente les productions de cônes des années post-incendies dans les vallées de la Restonica (NS5) et de Tartagine (NS6), respectivement incendiées en août 2000 et 2003, mesurées sur des pins dont la couronne est diversement brûlée ou pas brûlée du tout.

Nous observons que dans les deux forêts incendiées suivies, les deux productions de cônes suivant l'incendie sont particulièrement faibles (en 2004 et 2005 dans la forêt de Tartagine ; 2001 et 2002 dans la forêt de la Restonica).

Tableau XII. Production de cônes après incendie dans les vallées de Tartagine (2003 à 2006) et de la Restonica (2001 à 2006)

Année	Tartagine		Restonica	
	Nombre de cônes par arbre	Nombre d'arbres suivis	Nombre de cônes par arbre	Nombre d'arbres suivis
2001	-	-	26 ±30	60
2002	-	-	26 ±50	40
2003	76 ±64	30	197 ±275	41
2004	3 ±6	115	22 ±42	100
2005	6 ±12	84	92 ±284	100
2006	31 ±51	83	185 ±210	89

3.3.2.2 La sévérité du feu influe-t-elle sur la production de cônes ?

Nous avons cherché à modéliser les effets du diamètre (D), de l'année (AN), de l'altitude (ALT), de l'altitude au carré (ALTC=ALT²/1000), de la hauteur de tronc noirci par le feu (HTN), et leurs interactions sur la production de cônes.

Le Tableau VIII présente les résultats du test statistique.

La Figure 9 représente les effets de la hauteur de tronc noirci, du diamètre, de l'année, de l'altitude et de leurs interactions sur la production de cônes par arbre.

Tableau XIII. Test des effets du diamètre (D), de l'année (AN), de l'altitude (ALT), de l'altitude au carré (ALTC=ALT²/1000 (pour avoir des estimateurs corrects)), de la hauteur de tronc noirci par le feu (HTN) et leurs interactions sur la production de cônes. (jeu de données de la forêt brûlée de Tartagine)

Paramètre	Estimation	Erreur type	95% Confidence Limits		Z	Pr > Z
Intercept	48,9708	24,4755	0,9996	96,9419	2,0000	0,0454
D	0,0239	0,0089	0,0064	0,0414	2,6700	0,0075
AN 2004	-57,2503	22,3630	-101,0810	-13,4196	-2,5600	0,0105
AN 2005	-164,938	42,8183	-248,8600	-81,0154	-3,8500	0,0001
AN 2006	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	.	.
ALT	-0,0740	0,0400	-0,1524	0,0043	-1,8500	0,0640
ALT*AN 2004	0,0926	0,0376	0,0188	0,1664	2,4600	0,0139
ALT*AN 2005	0,2669	0,0705	0,1287	0,4052	3,7800	0,0002
ALT*AN 2006	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	.	.
ALTC	0,0286	0,0162	-0,0032	0,0603	1,7600	0,0779
ALTC*AN 2004	-0,0380	0,0157	-0,0689	-0,0072	-2,4200	0,0157
ALTC*AN 2005	-0,1073	0,0288	-0,1637	-0,0509	-3,7300	0,0002
ALTC*AN 2006	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	.	.
HTN	-2,8883	2,9545	-8,6789	2,9024	-0,9800	0,3283
HTN*AN 2004	6,2957	2,7141	0,9762	11,6152	2,3200	0,0204
HTN*AN 2005	10,2087	3,6628	3,0298	17,3876	2,7900	0,0053
HTN*AN 2006	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	.	.
ALT*HTN	0,0044	0,0049	-0,0051	0,0139	0,9100	0,3652
ALTC*HTN	-0,0017	0,0020	-0,0056	0,0022	-0,8300	0,4041
ALT*HTN*AN 2004	-0,0110	0,0047	-0,0203	-0,0018	-2,3400	0,0194
ALT*HTN*AN 2005	-0,0161	0,0062	-0,0283	-0,0040	-2,6100	0,0091
ALT*HTN*AN 2006	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	.	.
ALTC*HTN*AN 2004	0,0047	0,0020	0,0008	0,0087	2,3300	0,0197
ALTC*HTN*AN 2005	0,0063	0,0026	0,0012	0,0113	2,4100	0,0160
ALTC*HTN*AN 2006	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	.	.

Le modèle retenu est :

$$f(\text{NC}) = 48,9708 + 0,0239(\text{D}) - 57,2503(\text{AN}2004) - 164,938(\text{AN}2005) - 0,074(\text{ALT}) + 0,0926(\text{ALT} \times \text{AN}2004) + 0,2669(\text{ALT} \times \text{AN}2005) + 0,0286(\text{ALTC}) - 0,038(\text{ALTC} \times \text{AN}2004) - 0,1073(\text{ALTC} \times \text{AN}2005) - 2,8883(\text{HTN}) + 6,2957(\text{HTN} \times \text{AN}2004) + 10,2087(\text{HTN} \times \text{AN}2005) + 0,0044(\text{ALT} \times \text{HTN}) - 0,0017(\text{ALTC} \times \text{HTN}) - 0,011(\text{ALT} \times \text{HTN} \times \text{AN}2004) - 0,0161(\text{ALT} \times \text{HTN} \times \text{AN}2005) + 0,0047(\text{ALTC} \times \text{HTN} \times \text{AN}2004) + 0,0063(\text{ALTC} \times \text{HTN} \times \text{AN}2005) ; \text{ avec la fonction en Log.}$$

L'effet année est très fort, comme dans les jeux de données précédents. En 2004, la production de cônes a été extrêmement faible sur tous les pins, voir nulle. Seuls quelques pins ont produit des cônes, les gros diamètres étant les plus productifs. En 2005 et 2006, la production a été plus élevée. L'effet altitude seul est marginalement significatif (la prise en compte d'une fonction quadratique de l'altitude au carré n'améliore pas les modèles), mais il est très significatif en interaction avec l'année. De même, la hauteur de tronc noirci seule n'a guère d'effet significatif, mais son effet est très significatif en interaction avec l'année. Les interactions année, altitude, et hauteur de tronc noirci sont toutes très significatives.

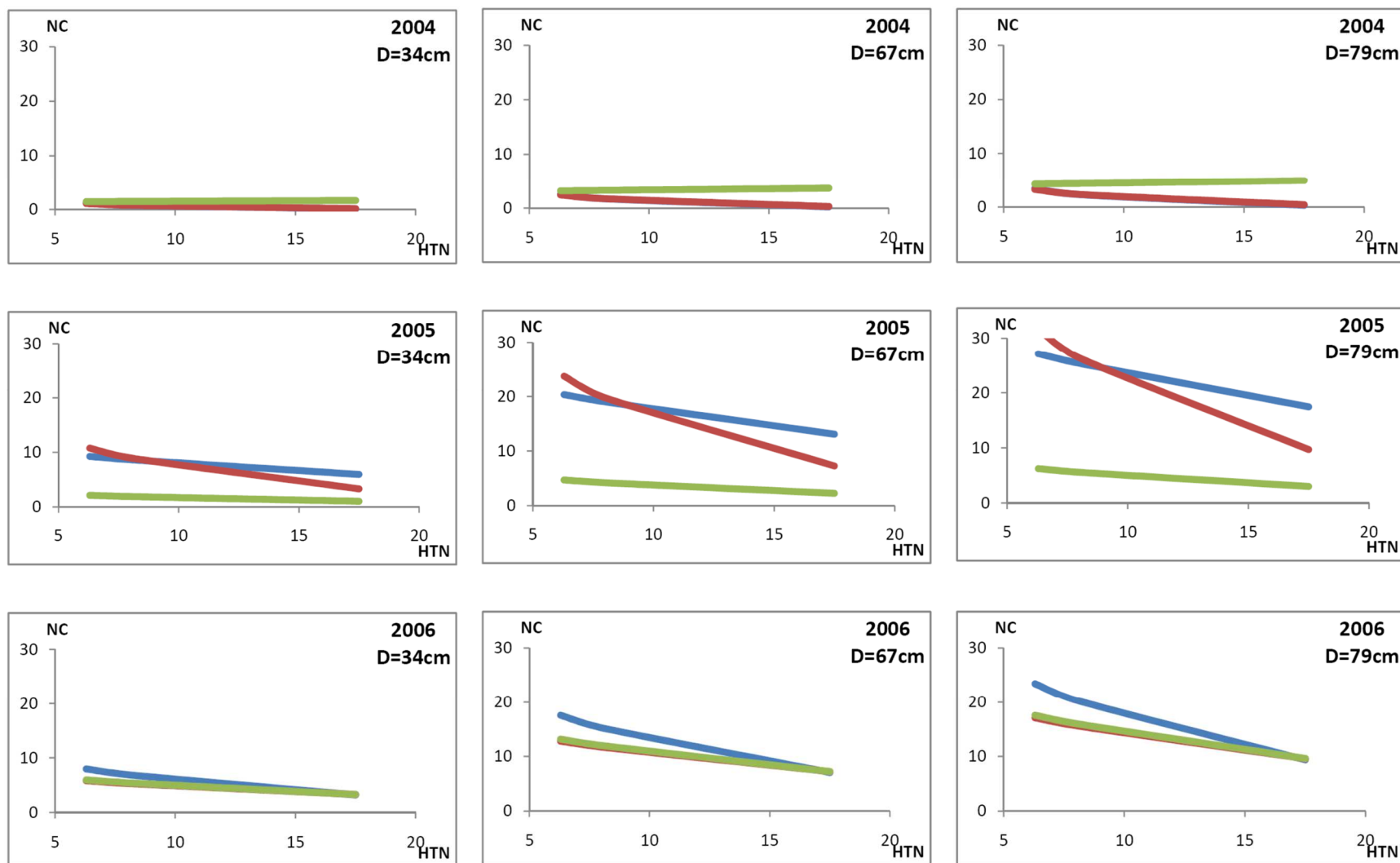


Figure 9. Effets de la hauteur de tronc noirci (HTN), du diamètre (D), de l'année, de l'altitude et de leurs interactions sur la production de cônes par arbre (NC) [En bleu : alt. 930 m ; en rouge : alt. 1217 m ; en vert : alt. 1380 m]. $f(\text{NC}) = 48,9708 + 0,0239(\text{D}) - 57,2503(\text{AN2004}) - 164,938(\text{AN2005}) - 0,074(\text{ALT}) + 0,0926(\text{ALT} \times \text{AN2004}) + 0,2669(\text{ALT} \times \text{AN2005}) + 0,0286(\text{ALTC}) - 0,038(\text{ALTC} \times \text{AN2004}) - 0,1073(\text{ALTC} \times \text{AN2005}) - 2,8883(\text{HTN}) + 6,2957(\text{HTN} \times \text{AN2004}) + 10,2087(\text{HTN} \times \text{AN2005}) + 0,0044(\text{ALT} \times \text{HTN}) - 0,0017(\text{ALTC} \times \text{HTN}) - 0,011(\text{ALT} \times \text{HTN} \times \text{AN2004}) - 0,0161(\text{ALT} \times \text{HTN} \times \text{AN2005}) + 0,0047(\text{ALTC} \times \text{HTN} \times \text{AN2004}) + 0,0063(\text{ALTC} \times \text{HTN} \times \text{AN2005})$; avec la fonction en Log.

3.3.3 Caractéristiques des cônes et des graines

3.3.3.1 Données descriptives : les deux échantillons

Les caractéristiques des cônes et des graines de l'Échantillon 1 (Vallée d'Asco, production 2002-2003) sont présentées dans le Tableau XIV et le Tableau XV.

Le Tableau XVI présente les caractéristiques des cônes et des graines de l'échantillon 2.

Tableau XIV. Masse (en mg) des graines de pin laricio de la vallée d'Asco, durant l'hiver 2002-2003

Nombre de graines pesées	11 037
Moyenne	16,1
Ecartype	3,4
Min	6
Max	29,5
Médiane	16
1er quartile	13,6
3ème quartile	18,4

Tableau XV. Production de graines par cône dans la vallée d'Asco durant l'hiver 2002-2003

Nombre de cônes récoltés		495
Nombre total de graines pleines		11 052 (67,2 %)
Nombre total de graines vides		5 394 (32,8 %)
Nombre de graines pleines par cône	Moy ±Ecartype min-max	22,3 ±14,3 0-78
Nombre de graines vides par cône	Moy ±Ecartype min-max	11,1 ±7,7 0-46
Nombre total de graines par cône	Moy ±Ecartype min-max	33,2 ±15,3 0-92

Tableau XVI. Caractéristiques générales des cônes et des graines en 2004 et 2005 [LON : longueur du cône (mm) ; NGV : nombre de graines vides par cône ; NGP : nombre de graines pleines par cône ; NTG : nombre total de graines par cône ; XGV : proportion de graines vides par cône WGC : masse de graines par cône (mg) ; NE : nombre d'écailles]

Années	2004						2005						
	263						348						46
Variables	LON	NGV	NGP	NTG	XGV	WGC	LON	NGV	NGP	NTG	XGV	WGC	NE
Moyenne	53,3	22	20	42	54	299,3	54,4	15	29	44	36	418,8	43
Ecartype	10,0	12	16	16	26	259,1	8,9	11	17	15	26	280,9	7
Min	31,7	0	1	1	0	7,7	30,5	0	0	7	0	0	26
Max	82,1	57	83	97	98	1542,4	81,6	49	69	79	100	1361	58
Médiane	52,6	21	17	42	56	231,4	53,9	13	27	45	29	356,2	42
1er quartile	45,4	13	7,5	30	32	90	48,7	6	14	33	15	205,6	38
3ème quartile	52,6	21	17	42	56	231,42	53,9	13	27	45	29	356,2	42

3.3.3.2 Variations de la qualité des graines

3.3.3.2.1 Variation de la masse individuelle des graines (échantillon 1)

Sur l'échantillon 1 provenant de la vallée d'Asco, nous avons testé les effets du diamètre de l'arbre (D), du nombre de graines vides/cônes (NGV), du nombre total de graines/cône (NTG) et leurs interactions avec le diamètre, sur la masse individuelle des graines (WGP).

Le Tableau XVII présente les résultats des tests statistiques.

Tableau XVII. Test des effets du diamètre (D), du nombre de graines vides/cônes (NGV), du nombre total de graines/cône (NTG) et leurs interactions avec le diamètre sur la masse individuelle des graines (échantillon 1)

Paramètre	Estimation	Erreur standard	Limites de confiance 95%		Z	Pr > Z
Intercept	20,6302	1,0042	18,662	22,5984	20,54	<0,0001
D	-0,0766	0,0129	-0,1019	-0,0512	-5,93	<0,0001
NGV	-0,1631	0,0535	-0,268	-0,0582	-3,05	0,0023
NTG	-0,0543	0,0267	-0,1065	-0,002	-2,04	0,0418
D*NGV	0,0015	0,0007	0,0001	0,0029	2,17	0,0301
D*NTG	0,0013	0,0003	0,0006	0,0019	3,88	0,0001

Le modèle retenu est :

$f(WGP) = 20,63 - 0,08(D) - 0,16(NGV) - 0,05(NTG) + 0,0015(D \times NGV) + 0,0013(D \times NTG)$; avec le diamètre en cm.

Pour la saison de production 2002-2003, la masse individuelle des graines varie sensiblement selon les cônes et selon les arbres. Le diamètre de l'arbre à 1,30m a l'effet le plus fort, mais le nombre de graines vides et le nombre total de graines par cône marginalement, influent aussi sur la masse individuelle des graines. L'effet du diamètre varie en fonction du nombre total de graines et du nombre de graines vides.

La Figure 10 représente l'effet du diamètre sur la masse individuelle des graines, en fonction du nombre de graines vides et du nombre total de graines par cône.

Le diamètre a un effet négatif lorsqu'il y a peu de graines dans le cône, et positif quand il y a beaucoup de graines. En d'autres termes, quand le nombre de graines par cône est important, la masse des graines est alors d'autant plus élevée que l'arbre est gros. Les pins de petit diamètre ($D < 40$ cm), produisent de grosses graines quand il y a peu de graines par cône, alors que les arbres de diamètre plus important ($D > 40$ cm) produisent de grosses graines quand il y a beaucoup de graines par cône (Figure 10). D'autre part, moins il y a de graines vides, plus la masse individuelle des graines augmente (Figure 10).

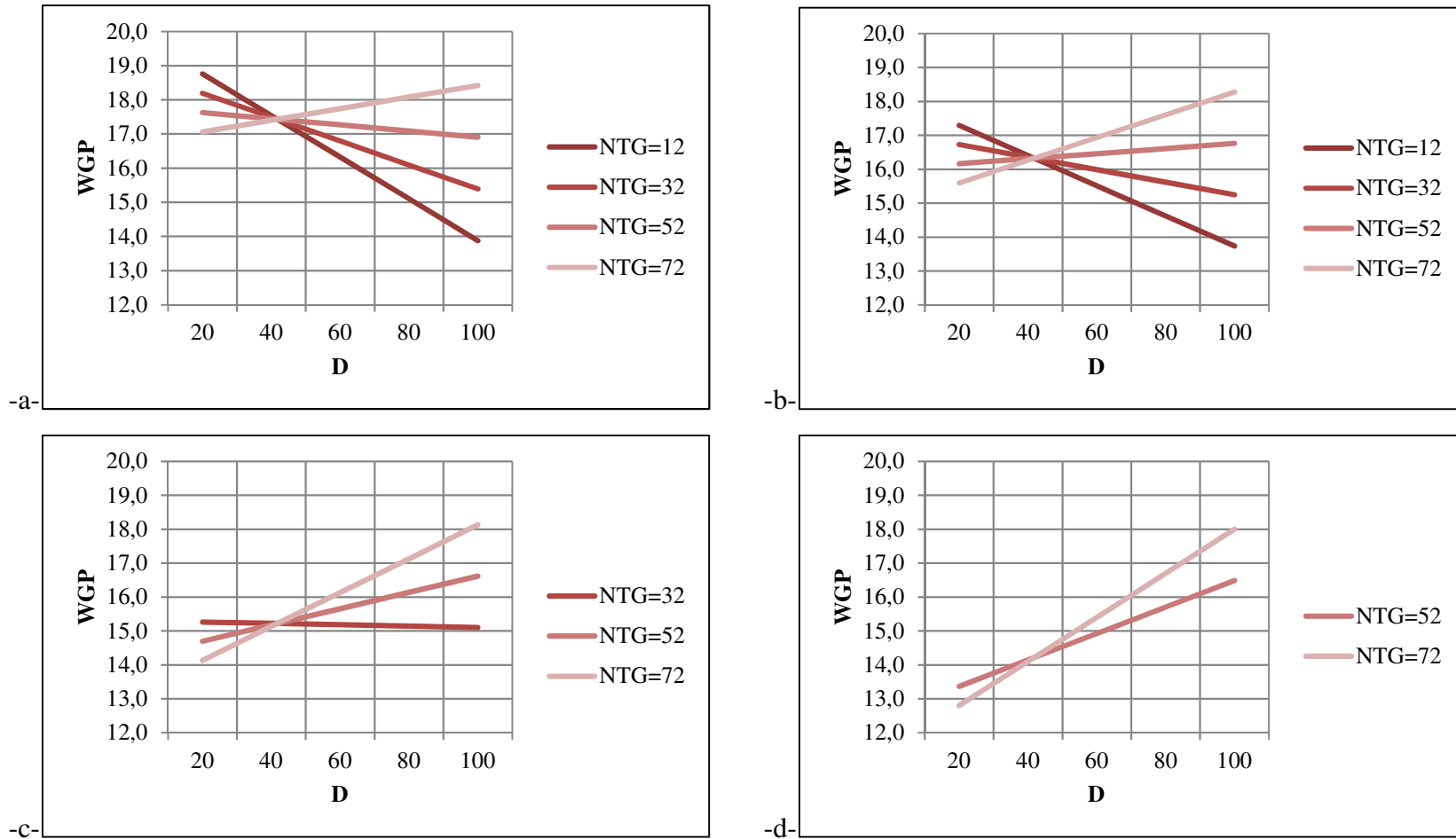


Figure 10. Effet du diamètre (D) sur la masse individuelle des graines (WGP), en fonction du nombre de graines vides par cône (NGV) et du nombre total de graines par cône (NTG)
a : NGV=0 b : NGV=11 c : NGV=22 d : NGV=32.

3.3.3.2.2 Variation de la masse de graines saines par cône

Sur l'échantillon 2, nous avons testé les effets de l'année (AN), de l'altitude (ALT), du diamètre (D), de la longueur du cône (LON), du nombre de graines vides/cônes (NGV), du nombre total de graines/cône (NTG) et leurs interactions, sur la masse de graines saines par cône (WGC).

Le Tableau XVIII présente les résultats du test statistique.

Tableau XVIII. Test des effets de l'année (AN), de l'altitude (ALT), du diamètre (D), de la longueur du cône (LON), du nombre de graines vides/cônes (NGV), du nombre total de graines/cône (NTG) et leurs interaction, sur la masse de graines par cône (échantillon 2)

Paramètre	Estimation	Erreur standard	Limites de confiance 95%		Z	Pr > Z
Intercept	-435.737	25.8913	-486.483	-384.991	-16.83	<0.0001
AN2004	187.2748	45.0689	98.9415	275.6081	4.16	<0.0001
AN2005	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	.	.
LON	8.8745	0.5377	7.8205	9.9284	16.50	<0.0001
NGV	-14.3788	0.5266	-15.4110	-13.3467	-27.30	<0.0001
NTG	13.2927	0.5785	12.1588	14.4265	22.98	<0.0001
LON*AN2004	-3.3357	1.0519	-5.3975	-1.2740	-3.17	0.0015
LON*AN2005	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	.	.

Le modèle retenu est :

$$f(\text{WGC}) = -435,74 + 187,27(\text{AN2004}) + 8,87(\text{LON}) - 14,38(\text{NGV}) + 13,29(\text{NTG}) - 3,34(\text{LON} \times \text{AN2004})$$

Lorsqu'on représente la production de graines par cône par la masse de graines par cône prenant en compte à la fois la masse individuelle des graines et le nombre de graines pleines par cône, nous observons que le nombre de graines vides par cône, le nombre total de graines par cône, la longueur du cône et l'année influent sur la masse de graines par cône. Le nombre de graines vides a un effet négatif sur la masse de graines par cône, et le nombre total de graines a un effet positif (Tableau XVIII). Par ailleurs, la dimension du cône a un effet positif, mais varie légèrement selon l'année : en 2004 l'effet de la longueur du cône est plus faible qu'en 2005 (Figure 11).

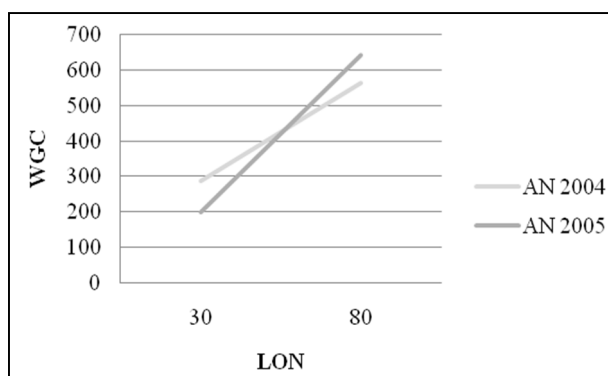


Figure 11. Effet de la longueur du cône sur la masse de graines par cône en fonction de l'année avec un nombre de graines vides NGV=15 et un nombre total de graines NTG=44

3.3.3.3 Variations de la dimension des cônes

Sur l'échantillon 2, nous avons testé les effets de l'année (AN), du diamètre (D), du nombre total de graines/cône (NTG) et des interactions avec l'année, sur la longueur des cônes (LON)

Le Tableau XIX présente les résultats du test statistique.

Tableau XIX. Test des effets de l'année (AN), du diamètre (D), du nombre total de graines par cône (NTG), et des interactions avec l'année, sur la longueur des cônes (LON), (échantillon 2)

Paramètre	Estimation	Erreur standard	Limites de confiance 95%		Z	Pr > Z
Intercept	47.7544	1.2589	45.2870	50.2218	37.93	<0.0001
AN2004	-5.8967	0.3120	-6.5082	-5.2852	-18.90	<0.0001
AN2005	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	.	.
NTG	0.2091	0.0219	0.1662	0.2519	9.56	<0.0001

Le modèle retenu est :

$$f(\text{LON}) = 47,75 - 5,9(\text{AN2004}) + 0,21(\text{NTG}), \text{ avec LON en millimètre.}$$

Nous avons trouvé que la longueur des cônes varie surtout selon l'année et le nombre de graines par cône (Tableau XIX). Le nombre total de graines par cône est positivement corrélé avec la longueur du cône ; plus le cône est gros plus il y a de graines. Mais, les cônes étaient légèrement plus petits en 2004.

3.4 DISCUSSION

3.4.1 Variations de la production de cônes

La variabilité spatio-temporelle de la production de cônes chez les pins est largement décrite dans la littérature (Boyer, 1986 ; Bramlett, 1972 ; Herrera *et al.*, 1998 ; Koenig et Knops, 2000 ; Leikola *et al.*, 1982 ; Sirois, 2000 ; Eis *et al.* 1965 ; Calama et Montero 2007 ; Debain 2003 ; Mencuccini *et al.* 1995 ; Karlsson 2000 ; Hagner 1958 ; Simpson et Powell, 1981 ; Krannitz et Duralia, 2004). Nos résultats montrent que le pin laricio dans son aire naturelle, présente également une très grande variabilité spatio-temporelle de la production de cônes.

La production de cônes est en effet variable entre les années, les forêts, les bouquets et les altitudes. Une forte production tous les 3-4 ans a été rapportée chez le pin laricio (Plaisance 1986), mais nos données n'ont pas permis de mettre en évidence de tels cycles avec une forte production. Peut-être nos séries temporelles ne sont-elles pas assez longues, notre suivi le plus long ayant été de seulement sept années dans la vallée d'Asco. Les conditions météorologiques (non prises en compte ici) à différents stades du cycle de reproduction des conifères ont été identifiées comme influant sur la production de graines (Smith et Balda, 1979 ; Mencuccini *et al.*, 1995). Elles pourraient expliquer une large part des variations interannuelles, en agissant directement sur le cycle de développement des semenciers, mais également en ayant des effets indirects (irruption d'insectes prédateurs détruisant les inflorescences ou les graines, développement de champignons, conditions de photosynthèse, pluviométrie, ...).

La production varie également en fonction de la localisation des semenciers. Nous avons montré que la production peut varier d'une forêt à l'autre pour une même année. Mais, certaines années les productions de cônes ont été faibles dans l'ensemble des forêts suivies : ainsi en 2004, où les productions ont été très faibles sur l'ensemble de nos sites d'études, et où des observations non standardisées ont montré qu'il en était de même pour d'autres pinèdes de Corse même éloignées de nos sites (Moneglia, obs. pers. ; Thibault, obs. pers.). Nous avons également constaté des variations de la production à l'échelle intra-forestière, la production pouvant varier fortement entre des bouquets de quelques dizaines d'arbres. L'altitude influe également significativement sur la production de cônes du pin laricio. Ainsi, nous avons montrée que les productions de cônes étaient maximales à des altitudes inférieures à 900 m, c'est-à-dire en dessous de la tranche altitudinale où se localisent actuellement les grands massifs forestiers de laricio. Chez *Picea abies*, Mencuccini *et al.* (1995) observent que l'altitude est un facteur limitant pour la production de graines seulement pour les années à graines, mais pas durant les années de faible production. Inversement chez le pin laricio, nous avons montré que les années de faible production en altitude (en 2004 et 2006), la production restait forte aux basses altitudes (alt. < 900 m). En 2005 en revanche, bonne année à graines, la production a été bonne à toute altitude, avec un maximum peu marqué de production aux altitudes médianes (~900 m). L'altitude et l'exposition sont des variables connues pour influencer sur la production de cônes et de graines chez les conifères et les pins (Boyer, 1986 ; Debain, 2003 ; Mencuccini *et al.*, 1995 ; Turner *et al.*, 2007). Mais il est très difficile de savoir quels facteurs sont responsables des

variations spatiales, en particulier altitudinales, de la production de graines. Mencuccini *et al.* (1995) notent que le rôle des réserves de nutriments stockées est souvent mis en évidence dans les processus de reproduction. Or en altitude les conditions édaphiques et climatiques sont rudes engendrant des stress hydriques, thermiques, une saison reproductive courte, pouvant influencer sur la photosynthèse et sur l'allocation de nutriments à la fabrication d'éléments reproductifs (fleurs, cônes, graines).

Nous montrons que la production de cônes par semencier dépend de leur diamètre, les gros pins étant les plus productifs. Une corrélation positive entre le diamètre ou plus généralement la dimension de l'arbre, et le nombre de cônes ou de graines produits a été mise en évidence chez de nombreuses essences de conifères (Caron et Powell, 1989 ; Greene et Johnson, 1994 ; Karlsson, 2000 ; Matthews, 1963).

Par ailleurs, nous avons constaté que dans les pinèdes d'altitude (alt. > 1000 m), il y a beaucoup de petits producteurs et peu de gros producteurs. Mais les gros producteurs produisent un nombre important de cônes et sont ainsi responsables de la majorité de la production. Ils peuvent même être quasiment les seuls producteurs ; il y a alors contraste entre des arbres qui ne produisent pas ou peu de cônes et les semenciers dont la production est de plusieurs centaines de cônes. De plus, la proportion d'arbres non-producteurs (toutes forêts d'altitudes confondues mais dans la zone principale du laricio c'est-à-dire au dessus de 1000 m) varie selon les années de 13 à 64% (64% en 2004, 13% en 2005 et 39% en 2006). Les années de faible production en cônes sont les années de plus faible fréquence de pins producteurs. Autrement dit, quand la production de cônes est faible, elle est concentrée sur peu d'arbres. Ce fait est notamment connu chez *Pinus sylvestris* et *Picea abies* (Hagner, 1958). En ce qui concerne le pin laricio, la proportion de non producteurs est plus forte en altitude lors des années de faible production. Ainsi, en 2006, il y avait 34% de non producteurs au dessus de 1000 m, et seulement 2% en dessous. En revanche, les années productives en cônes, la proportion de non producteurs variait peu avec l'altitude (en 2005, 12% de non producteurs à alt. > 1000m vs. 10% à alt. < 1000 m). Turner *et al.* (2007) ont constaté que parmi les jeunes peuplements post-feu de *Pinus contorta*, le pourcentage d'arbres portant des cônes variait de 10 à 80% et était plus élevé dans les peuplements d'arbres plus grands et à plus basse altitude. Ces auteurs ont montré que parmi les arbres (n = 320), 33% portaient des cônes, et que la présence des cônes était positivement liée au diamètre du pin.

En peuplement incendié :

Nos résultats montrent qu'en peuplement incendié, nous retrouvons les mêmes variations spatio-temporelles que dans les forêts non brûlées : une variation interannuelle de la production de cônes, et une variation altitudinale en interaction avec l'année.

Ordonez *et al.* (2005) ont montré que chez *Pinus nigra*, le principal facteur qui agit sur la production de graines est la dimension du pin, les gros arbres produisant plus de cônes que les petits. Comme eux, nos résultats montrent que le diamètre des semenciers (donc la dimension des pins) a un effet positif sur la production de cônes. Par contre, ces auteurs, n'ont pas observé de différences de la production de cônes en fonction de la proportion de couronne affectée par

le feu. Or, nous avons observé un effet significatif de la sévérité du feu sur la production de cônes du pin laricio, à travers l'effet négatif de la hauteur de tronc noirci sur le nombre de cônes produits.

Par ailleurs, le feu pourrait avoir un impact sur la reproduction des pins. Matthews (1963) a montré qu'une perturbation au moment de l'initiation des bourgeons floraux est un facteur affectant la production de graines. Or, la chaleur dégagée par les flammes, même dans le cas d'un incendie de faible sévérité, affecte peut-être le développement des bourgeons durant la première année de développement des inflorescences. Chez le pin laricio, le cycle de développement s'étend sur trois années : année n : initiation floral (ou induction des bourgeons reproducteurs) (Mercier, non publiée), année n+1 : pollinisation, année n+2 : fécondation, maturation des cônes et dispersion des cônes (Cameford et Boué, 1993). Or, les incendies de 2000 et 2003 ont eu lieu au mois d'août, quelques semaines après l'initiation floral (année n) qui intervient généralement entre mai et juillet (Matthews, 1963), mais également après la pollinisation (année n+1) qui intervient également à la fin du printemps (comm. pers ; Owens, 2004). Ainsi, le feu peut compromettre deux cycles de développement, et expliquer les faibles productions de cônes que nous avons observé le deuxième et troisième hiver après les incendies (Tableau XII).

3.4.2 Variations du nombre et de la masse des graines par cône

Les cônes des pins sont constitués d'écailles comportant chacune deux ovules, qui se transforment en graines au cours du cycle de développement (Debazac, 1991 ; Cameford et Boué, 1993). Nous avons relevé que les cônes du pin laricio de Corse possèdent jusqu'à 58 écailles, et un cône pourrait produire théoriquement jusqu'à 116 graines. La littérature sur la qualité des graines de pin laricio de Corse est pauvre. Debazac (1991) indique que la longueur des cônes varie de 4 à 7 cm de long, et celle des graines de 5 à 7 mm. Nous avons montré que le nombre de graines est très variable entre les cônes, certains ne portant aucune graine, alors que d'autres possèdent jusqu'à un maximum observé de 97 graines. La différence entre le nombre de graines potentiel et le nombre observé peut être due à des contraintes physiologiques (Owens *et al.*, 2005 ; Owens, 1994) ou à la prédation par des insectes (Smith et Balda, 1979 ; Turgeon *et al.*, 1994 ; Katovich *et al.*, 1989). Sans pouvoir identifier les raisons précises, nous avons observé (Figure 12) que pouvaient coexister : (i) des graines saines pouvant germer si les conditions du milieu sont favorables, (ii) des écailles dépourvues de graines développées où seule l'ailette était présente, avec parfois une « graine » rudimentaire stérile, (iii) des graines vides (ou stériles) dont le nombre et la proportion par cône variaient de 0 à 100% des graines d'un cône. Les graines vides présentaient un tégument développé, mais le mégagamétophyte était dégénéré. Certaines graines vides présentaient des marques de prédateurs apparemment par des larves d'insectes (Figure 12).

Le nombre de graines augmente avec la dimension du cône, par conséquent, les gros cônes produisent de nombreuses graines et de dimension élevée. La masse individuelle des graines dépend des dimensions de l'arbre mère (diamètre), du nombre de graines vides, et du nombre

total de graines dans le cône. Pour les pins de petit diamètre ($D < 40$ cm), les graines sont plus grosses quand il y a peu de graines par cône. Inversement, pour les arbres de diamètre plus important ($D > 40$ cm), plus il y a de graines, plus elles sont grosses. En outre, le diamètre de l'arbre a un effet positif sur la masse des graines pour les cônes les plus fournis en graines. En d'autres termes, les pins de diamètre supérieur à 40 cm produisent des cônes avec des graines grosses et nombreuses, la qualité du cône s'accroissant avec le diamètre de l'arbre. Nos résultats suggèrent que les arbres jeunes ($D < 40$ cm) présentent un équilibre entre la dimension et le nombre de graines, qui tend à donner une limite au total de l'énergie investie par graine (Smith et Balda, 1979). Il semblerait que ces individus favorisent l'allocation d'énergie pour leur croissance. Par contre, les pins plus âgés et plus grands privilégieraient la production de graines.

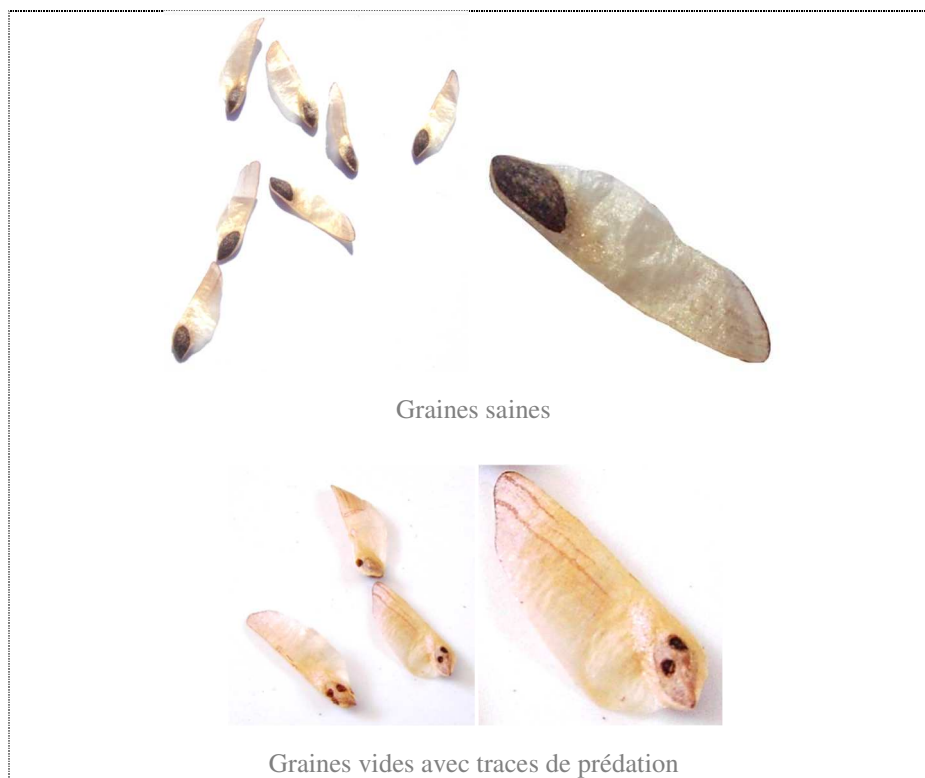


Figure 12. Illustrations de graines saines et de graines vides de pin laricio de Corse

3.5 REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Boyer W. D. 1986. Annual and geographic variations in cone production by longleaf pine. In: Proceedings of the fourth biennial southern silvicultural research conference, Atlanta, Georgia, 4-6-1986. Actes reunis par Phillips D. R. 1987. Gen. Tech. Rep. SE-42. Asheville, NC: USDA, Forest Service, Southeastern Forest Experiment Station.

Bramlett D. L. 1972. Cone crop development records for six years in Shortleaf Pine. Forest Science, 18 : 31-33.

Calama R., Montero G. 2007. Cone and seed production of *Pinus pinea* in Spain. European Journal of Forest Research, 126 : 23-35.

- Camefort H., Boué H. 1993 (2^{ème} éd.). Reproduction et biologie des végétaux supérieurs. Bryophytes, pteridophytes, spermaphytes. Doin, 436 p.
- Caron G. E., Powell G. R. 1989. Patterns of seed-cone and pollen-cone production in young *Picea mariana* trees. Canadian Journal of Forest Research, 19 : 359-364.
- Debain S. 2003. L'expansion de *Pinus sylvestris* et de *Pinus nigra* sur le Causse Méjean : paramètres démographiques et interactions biotiques. Thèse de doctorat, École Nationale Supérieure Agronomique, Montpellier.
- Debazac E.-F. 1991 (2^{ème} éd.). Manuel des conifères. École Nationale du Génie rurale, des Eaux et des Forêts de Nancy, 170 p.
- Eis S., Garman E. H., Ebell L. F. 1965. Relation between cone production and diameter increment of Douglas Fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco), Grand Fir (*Abies grandis* (Dougl.) Lindl.), and Western White Pine (*Pinus monticola* Dougl.). Canadian Journal of Botany, 43 : 1553-1559.
- Greene D. F., Johnson E. A. 1994. Estimating the mean annual seed production of trees. Ecology, 75 : 642-647.
- Hagner S. 1958. On the production of cones and seed in Swedish coniferous forest. Meddelanden Från Statens Skogsforskningsinstitut.
- Herrera C. M., Jordano P., Guitián J., Traveset A. 1998. Annual variability in seed production by woody plants and the masting concept : Reassessment of principles and relationship to pollination and seed dispersal. The American Naturalist, 152 : 576-594.
- Karlsson C. 2000. Seed production of *Pinus sylvestris* after release cutting. Canadian Journal of Forest Research, 30 : 982-989.
- Koenig W. D., Knops J. M. H. 2000. Patterns of annual seed production by northern hemisphere trees: A global perspective. The American Naturalist, 155 : 59-69.
- Koenig W. D., Knops J. M. H., Carmen W. J., Stanback M. T., Mumme R. L. 1994. Estimating acorn crops using visual surveys. Canadian Journal of Forest Research, 24 : 2105-2112.
- Krannitz P. G., Duralia T. E. 2004. Cone and seed production in *Pinus ponderosa*: a review. Western North American Naturalist, 64 : 208-218.
- La Montagne J. M., Peters S., Boutin S. 2005. A visual index for estimating cone production for individual white spruce trees. Canadian Journal of Forest Research, 35 : 3020-3026.
- Leikola M., Pukkala J. R. T. 1982. Prediction of the variations of the seed crop of Scots pine and Norway spruce. Folia Forestalia, 537 : 1-43.
- Matthews J. D., 1963. Factors affecting the production of seed by forest trees. Forestry Abstracts, 24 : 1-13.
- Mencuccini M., Piussi P., Zanzi Sulli A. 1995. Thirty years of seed production in a subalpine Norway spruce forest: patterns of temporal and spatial variation. Forest Ecology and Management, 76 : 109-125.
- Ordóñez J. L., Retana J., Espelta J. M. 2005. Effects of tree size, crown damage, and tree location on post-fire survival and cone production of *Pinus nigra* trees. Forest Ecology and Management, 206 : 109-117.
- Ordóñez J. L., Molowny-Horas R., Retana J. 2006. A model of the recruitment of *Pinus nigra* from unburned edges after large wildfires. Ecological Modeling, 197 : 405-417.

- Ordóñez J. L., Retana J. 2004. Early reduction of post-fire recruitment of *Pinus nigra* by post-dispersal seed predation in different time-since-fire habitats. *Ecography*, 27 : 449-458.
- Owens J. N. 1994. Constraints to seed production : temperate and tropical trees. *Tree Physiology*, 15 : 477-484.
- Owens J. N. 2004. The reproductive biology of western white pine. Forest Genetics Council of British Columbia extension note, 04.
- Owens J. N., Bennett J., L'Hirondelle S. 2005. Pollination and cone morphology affect cone and seed production in lodgepole pine seed orchards. *Canadian Journal of Forest Research*, 35 : 383-400.
- SAS Institute Inc., SAS® 9.2 Enhanced Logging Facilities, Cary, NC ; 2008.
- Simpson J. D., Powell G. R. 1981. Some factors influencing cone production on young Black Spruce in New Brunswick. *The forestry Chronicle*, 57 : 267-269.
- Sirois L. 2000. Spatiotemporal variation in Black Spruce cone and seed crops along a boreal forest - tree line transect. *Canadian Journal of Forest Research*, 30 : 900-909.
- Smith C. C., Balda R. P. 1979. Competition among insects, birds and mammals for conifer seeds. *American Zoologist*, 19 : 1065-1083.
- Tapias R., Gil L., Fuentes-Utrilla P., Pardos J. A. 2001. Canopy seed banks in Mediterranean pines of South-eastern Spain: a comparison between *Pinus halepensis* Mill., *P. pinaster* Ait., *P. nigra* Arn. and *P. pinea* L. *Journal of Ecology*, 89 : 629-638.
- Turner M. G., Turner D. M., Romme W. H., Tinker D. B. 2007. Cone production in young post-fire *Pinus contorta* stands in Greater Yellowstone (USA). *Forest Ecology and Management*, 242 : 1119-126.
- Oliver T. P. A. 2007. Regeneration dynamics of *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* in its southern distribution area: stages, processes and implied factors. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, 16 : 124-135.
- Villard P., Besnard A., Prodon R., Thibault J.-C. 2007. Choix de l'habitat par la sittelle corse dans les forêts de production. DIREN de Corse/Laboratoire de Biogéographie et Écologie des Vertébrés, EPHE, Montpellier/Parc Naturel Régional de la Corse, Ajaccio/Office national des forêts, Corte.

4 LES GRAINES DE PIN LARICIO COMME RESSOURCE ALIMENTAIRE DE LA SITTELLE CORSE : ASPECTS ENERGETIQUES

4.1 INTRODUCTION

Les graines de *Pinus* représentent une ressource alimentaire abondante et riche pour les granivores généralistes (« *generalist seed predators* ») ou spécialistes (« *specialist seed predators* »). La ressource en graines est particulièrement importante durant la saison hivernale pour les vertébrés homéothermes vivant sous des latitudes élevées ou en altitude et effectuant tout leur cycle annuel sur le même territoire. Leur problème principal en hiver est d'optimiser l'utilisation des ressources disponibles et de dépenser le moins d'énergie possible. Les granivores forestiers développent dans ce but des adaptations spécifiques à leur habitat et à la ressource graine. Mais celles-ci engendrent une dépendance qui peut se révéler contraignante en cas de perturbations affectant la productivité des semenciers (exploitation forestière, incendie, atteinte sanitaire). La sittelle corse se trouve dans ce cas de figure. En effet, cet oiseau très sédentaire se maintient sur un territoire de seulement quelques hectares tout au long de l'année, et ce à des altitudes généralement supérieures à 900 m (Thibault *et al.*, sous presse) où les conditions hivernales sont rudes et où les graines constituent la ressource alimentaire de loin la plus abondante en hiver. En période hivernale, les graines de pin laricio forment en effet l'essentiel de l'alimentation des sittelles (Thibault *et al.* 2006), qui en sont ainsi dépendantes. De plus, les facteurs perturbant plus ou moins la relation entre l'oiseau et sa ressource en graines existent bien dans les forêts corses :

- le feu peut affecter gravement la production de graines des pins laricio (cf. chapitre 3) ;
- l'exploitation des pins laricio de fort diamètre, gros producteurs de graines soustrait une part parfois importante du stock de graines (cf. chapitre 3) ;
- une forte variabilité annuelle de la production peut créer occasionnellement des situations de pénurie alimentaire ;
- les parasites (champignons, insectes) représentent une menace qui n'est pour le moment, que potentielle pour le pin laricio de Corse, dont les peuplements ne connaissent par d'invasions ou d'infections majeures pouvant remettre en cause la production de graines.

Ainsi, les graines de pin laricio peuvent être considérées comme un facteur clé pour la survie des sittelles, et l'estimation quantitative de leur disponibilité est indispensable pour comprendre la relation entre l'oiseau et sa ressource alimentaire vitale, ainsi que pour définir des mesures de gestion forestière permettant la conservation de l'oiseau.

L'objectif de ce chapitre est donc de quantifier la relation entre la sittelle corse et les graines de pin laricio. Pour cela, nous essaierons de quantifier successivement :

- les besoins énergétiques de l'oiseau,
- l'apport énergétique de la ressource graine,
- la disponibilité/accessibilité de la ressource.

4.2 MATÉRIELS ET MÉTHODES

4.2.1 Mesure de la valeur énergétique des graines de pin laricio

4.2.1.1 Principe et protocole de la mesure

La valeur énergétique d'un aliment est la quantité d'énergie pouvant en être retirée via la digestion. Cette valeur peut être quantifiée par la mesure du pouvoir calorifique de la substance. Cette mesure nécessite de déterminer la chaleur dégagée par cette substance lors d'une réaction de combustion complète, rapide, et unique. Pour effectuer ces mesures sur les graines de pin laricio, nous avons utilisé une bombe calorimétrique. Il s'agit d'un cylindre en acier, bon conducteur de la chaleur et très résistant à une pression qui peut atteindre plusieurs centaines de bars lors de la réaction de combustion. On dispose au fond de ce cylindre un creuset dans lequel est déposée la substance à étudier. Le cylindre est alors rempli de carburant (dioxygène à une pression de 20 à 30 bars pour être sûr qu'il sera en excès afin d'assurer une combustion complète). Le dispositif de mise à feu est constitué d'un fil métallique au contact de la substance, qui sera traversé par un courant de forte intensité pour déclencher la combustion. La bombe est placée dans un calorimètre comprenant une grande quantité d'eau distillée, muni d'un dispositif d'agitation et d'un thermomètre de précision. La quantité d'eau doit être assez importante pour que l'élévation de température ne dépasse pas quelques degrés. Après avoir mesuré la température initiale, on déclenche la mise à feu, puis on mesure la température de la fin de la combustion lorsque l'équilibre thermique du calorimètre est atteint (quand la température diminue). Connaissant la capacité thermique du calorimètre, il est alors possible de déterminer la quantité de chaleur produite par la combustion en la corrigeant par la chaleur apportée par le système de mise à feu. Après opération, on peut calculer le Pouvoir Calorifique Inférieur (PCI) des échantillons-graines. Ce PCI est l'énergie thermique libérée par la réaction de combustion d'un gramme de graine sous forme de chaleur sensible, déduction faite de l'énergie de vaporisation (chaleur latente) de l'eau présente en fin de réaction.

4.2.1.2 Préparation des échantillons à analyser

La sittelle corse trouve ses apports énergétiques quasi-exclusivement dans l'endosperme (ou mégagamétophyte) de la graine de pin (Figure 13), là où se localisent les réserves nutritives. Le tégument (tissus protecteur de la graine) est lignifié et à peu près sans valeur nutritive. D'ailleurs la sittelle débarrasse généralement la graine de son tégument, n'ingurgitant que l'endosperme et l'embryon (J.-C. Thibault, comm. pers.).

Pour la préparation des échantillons de mesures, nous avons tiré au hasard 1 100 graines parmi 8 454 graines récoltées à l'automne 2005 dans les forêts d'Asco, de Vizzavona et de Petrapiana. Ces graines ont été réparties par échantillons de 100. Pour six échantillons, nous avons séparé

le tégument et l'endosperme. Pour les cinq autres échantillons, nous avons gardé les graines entières. Le tégument, les endospermes, et les graines entières ont été réduits en poudre. Ensuite, nous avons placé les échantillons dans une étuve à dessiccation (d'abord à 42°C pendant 144 heures, puis à 95°C pendant 24h). Chaque échantillon a été pesé avant, pendant (à différents moments pour suivre la dessiccation), et après la dessiccation. Enfin, nous avons mesuré le pouvoir calorifique des échantillons secs à l'aide de la bombe calorimétrique. Deux échantillons de graines entières et deux de téguments n'ont pu être mesurés pour des problèmes de mise à feu (celle-ci étant très sensible à la bonne préparation des échantillons).

Nous avons également déterminé la proportion d'eau contenue dans les graines entières, ainsi que dans les téguments et les endospermes par soustraction entre la masse fraîche et la masse après dessiccation des échantillons. Nous avons aussi déterminé la proportion de téguments et la proportion du matériel interne de la graine constitué par l'endosperme et l'embryon, contenus dans 100 graines.

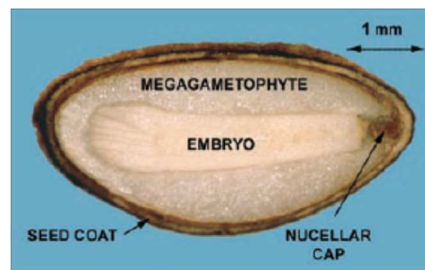


Figure 13. Coupe longitudinale d'une graine mature de *Pinus* pour montrer le tégument, le mégagamétophyte et l'embryon (Owens, 2004).

4.2.2 Estimation de la disponibilité de graines sur des territoires de sittelle corse

4.2.2.1 Calcul du taux métabolique (FMR) de la sittelle corse

Le taux métabolique (FMR : *Field Metabolic Rate* ou *Free-living Metabolic Rate*) représente l'énergie quotidienne nécessaire à un animal dans la nature. Il inclut le coût du taux métabolique basal (taux métabolique de l'animal au repos, après digestion, à température ambiante), de la thermorégulation, de la locomotion, du nourrissage, de l'état d'alerte, du maintien de la posture, ...

Des relations allométriques existent entre la masse des espèces et leur taux métabolique (Nagy *et al.*, 1999). Ces relations peuvent être utilisées pour estimer la valeur du FMR des espèces pour lesquelles les données ne sont pas disponibles. Nagy *et al.* (1999) fournissent une équation allométrique pour les passereaux. C'est cette équation que nous avons utilisée pour estimer le FMR de la sittelle corse (avec la masse de l'oiseau en g.) :

$$\text{FMR (kJ/jour)} = 10,4 \times (\text{masse})^{0,68}$$

4.2.2.2 Calcul de l'énergie métabolisable des graines (ME)

L'énergie métabolisable est la différence entre l'énergie brute et l'énergie non métabolisable. Elle est obtenue par différence entre l'énergie brute GE (*Gross energy*) et l'énergie totale excrétée dans les fèces, l'urine et les gaz. L'énergie métabolisable est la mesure que nous avons utilisée pour quantifier l'énergie apportée par les graines. En effet, un animal ne métabolise que très rarement la totalité de l'énergie fournie par un aliment (Nagy *et al.*, 1999). D'après Karasov (1990) le taux d'assimilation énergétique (*Assimilation Efficiency* noté AE par la suite) des passereaux granivores est de 75%. L'énergie métabolisable des graines (noté ME pour *Metabolizable Energy*) est donc fournie par :

$$\text{ME} = \text{GE} \times \text{AE}$$

4.2.2.3 Calcul de la production de cônes par hectare

Nous disposons (i) des modèles reliant le nombre de cônes et le diamètre de l'arbre porteur (cf. chapitre 3), et (ii) de la distribution des fûts par classe de diamètre et par hectare de 13 territoires de sittelle corse. Ces données nous permettent par multiplication d'estimer la production de cônes par hectare.

Cette évaluation a été faite sur 13 territoires de la vallée d'Asco. Sur chaque territoire, cinq sous-placettes circulaires ont été définies. Une première sous-placette est centrée sur l'emplacement du nid de sittelle ; sur les quatre points cardinaux du point central, à 75 m de distance de ce point, ont été définies quatre sous-placettes circulaires. Chaque sous-placette à un rayon de 11,40 m, qui est la dimension standard utilisée par les forestiers locaux pour réaliser des mesures dendrométriques et de foresterie [dans la littérature, des placettes circulaires d'environ dix mètres de rayon ou bien d'une superficie de quatre ares sont souvent établies pour échantillonner des arbres et mesurer des variables dendrométriques (e.g. Chapman, 2006 ; Karlsson, 2000 ; Saab *et al.*, 2009 ; Thibault *et al.*, 2006)]. La surface totale de la placette (somme des cinq sous-placettes) est donc de 2000 m². Pour chaque sous-placette le nombre de pins laricio a été compté dans chaque classe de diamètre. Les résultats sont ensuite extrapolés à la surface de l'hectare, en vue d'estimer la superficie minimale utile produisant la quantité de graines nécessaire à un couple de sittelle.

4.3 RESULTATS

4.3.1 Estimation du besoin quotidien en graines de la sittelle corse

Sachant que la masse moyenne d'une sittelle corse est de 12,1 g, le taux métabolique (FMR) de la sittelle corse est estimé à 56,7 kJ/jour.

L'endosperme des graines de laricio constitue 66% de la masse d'une graine (Tableau XX). Il renferme 6,7% d'eau (Tableau XXI) et son pouvoir calorifique est de 27,9 kJ/g de masse sèche (Tableau XXII). Rapporté à l'échelle de la graine, l'énergie brute fournie par les graines fraîches (GE) est donc de 17,16 kJ/g de graines fraîches.

Tableau XX. Rapport tégument/endosperme des graines de pin laricio

N° échantillon	"endospermes" (%)	"téguments" (%)
1	66,3	33,7
2	67,1	32,9
3	65,9	34,1
4	63,9	36,1
5	66,0	34,0
6	66,6	33,4
Moyenne \pm écartype	65,96 \pm 1,1	34,04 \pm 1,1

Tableau XXI. Proportion d'eau des graines de pin laricio

	Proportion d'eau (%)
Endosperme	6,7
Tégument	10,4
Graine entière (T+E)	8,0

Tableau XXII. Pouvoir calorifique inférieur (PCI) des graines de pin laricio

	PCI (Kcal/g de masse sèche)	PCI (Kj/g de masse sèche)
Endosperme	6,66 \pm 0,05	27,87 \pm 0,19
Tégument	4,65 \pm 0,02	19,46 \pm 0,07
Graine entière (T+E)	5,96 \pm 0,04	24,94 \pm 0,16

L'énergie métabolisable des graines (ME) par la sittelle est donc de 12,9 kJ/g de graines fraîches.

La quantité quotidienne de graines fraîches (SQ) nécessaire à une sittelle est fournie par le rapport $SQ = FMR / ME$, soit 4,4 g de graines /jour /oiseau. Un individu de sittelle doit donc consommer 4,4 g de graine par jour pour satisfaire ses besoins métaboliques ordinaires.

Debazac (1991) donne une masse individuelle des graines de 15 mg. Mais sur un échantillon de 11 037 graines pesées individuellement (en 2003 dans la forêt d'Asco) nous avons obtenu une masse moyenne de 16,1 mg. À partir de cette dernière valeur, nous calculons qu'une sittelle doit consommer en moyenne 275 graines/jour, soit près de 50 000 graines par couple de sittelle durant les trois mois d'hiver (décembre, janvier et février).

Nous avons vu que la masse de graines contenue dans un cône peut varier selon les années. Tous secteurs confondus (échantillon 2, cf. chapitre 3) un cône contenait en moyenne 299,26 mg de graines en 2004, et 418,81 mg en 2005. Nous évaluons donc, entre 11 cônes (en 2005) et 15 cônes (en 2004) le besoin quotidien par oiseau selon la qualité des cônes, variable selon les années. Si nous considérons que les graines sont la nourriture exclusive de la sittelle durant les trois mois d'hiver (décembre, janvier et février), alors on peut estimer qu'un couple consomme les semences de 1 980 cônes (en 2005) à 2 700 (en 2004).

Tableau XXIII. Bilan du besoin en graines de pin laricio d'un individu de sittelle corse

FMR (kJ/jour)	56,7
Énergie brute fournit par un gramme de graines fraîches (GE : <i>Gross Energy</i>)	17,16
Taux d'énergie assimilable [<i>General Assimilation Efficiency (AE) Values</i>]	0,75
Énergie métabolisable des graines (ME : <i>Metabolizable Energy</i>) (en kJ/g de graines fraîches)	12,9
Quantité quotidienne de graines fraîches nécessaire (g/jr/ind)	4,395

4.3.2 Estimation de la disponibilité des graines

4.3.2.1 Concurrence avec les mésanges noires

Nous avons estimé précédemment les besoins théoriques en graines de la sittelle corse. Mais, ces estimations sont à confronter à celles que l'on peut faire pour la mésange noire, passereau dont la masse corporelle, l'habitat et l'écologie trophique sont comparables à ceux de la sittelle.

En effet, la disponibilité des semences pour la sittelle est obligatoirement limitée par la concurrence avec les autres granivores dans les pinèdes de Corse, et la mésange noire, dont la densité dans les peuplements de pin laricio est très élevée en comparaison à la sittelle corse, [au moins 15 couples/10 ha pour la mésange noire (jusqu'à 21 couples/10 ha) contre seulement 1 couple/10 ha pour la sittelle) apparaît comme le concurrent principal. Par conséquent, même si individuellement une mésange consomme moins de graines que la sittelle, la concurrence des mésanges est loin d'être négligeable. Compte tenu de cette densité, en l'absence de données précises sur le régime hivernal de la mésange noire, nous ferons l'hypothèse que les graines constituent en moyenne seulement un tiers du régime alimentaire hivernal des mésanges noires (Cramp, 1994).

Le FMR d'une mésange noire est égal à 46,3 KJ/jour. Dans la mesure où les graines constituent un tiers du régime alimentaire, les graines fournissent environ 15,4 KJ/jour, ce qui représente 1,194 g de graines fraîches par jour et par mésange, soit environ 6 700 graines/ind. pour les trois mois d'hiver (Tableau XXIV).

La densité de mésange noire étant d'au moins 15 couples/10ha, alors cette espèce consommerait plus de 200 000 graines sur une superficie de 10 ha, là où la sittelle n'en consomme que 50 000. On peut donc estimer grossièrement que les mésanges consomment quatre fois plus de graines de laricio que les sittelles pendant la période hivernale.

Un cône contenait en moyenne 299,26 mg de graines en 2004, et 418,81 mg en 2005. Nous estimons que 15 couples de mésange noire consomment durant les trois mois d'hiver (décembre, janvier et février), les semences de 7 700 (en 2005) à 10 800 cônes (en 2004).

Tableau XXIV. Bilan du besoin en graines de pin laricio d'un individu de mésange noire

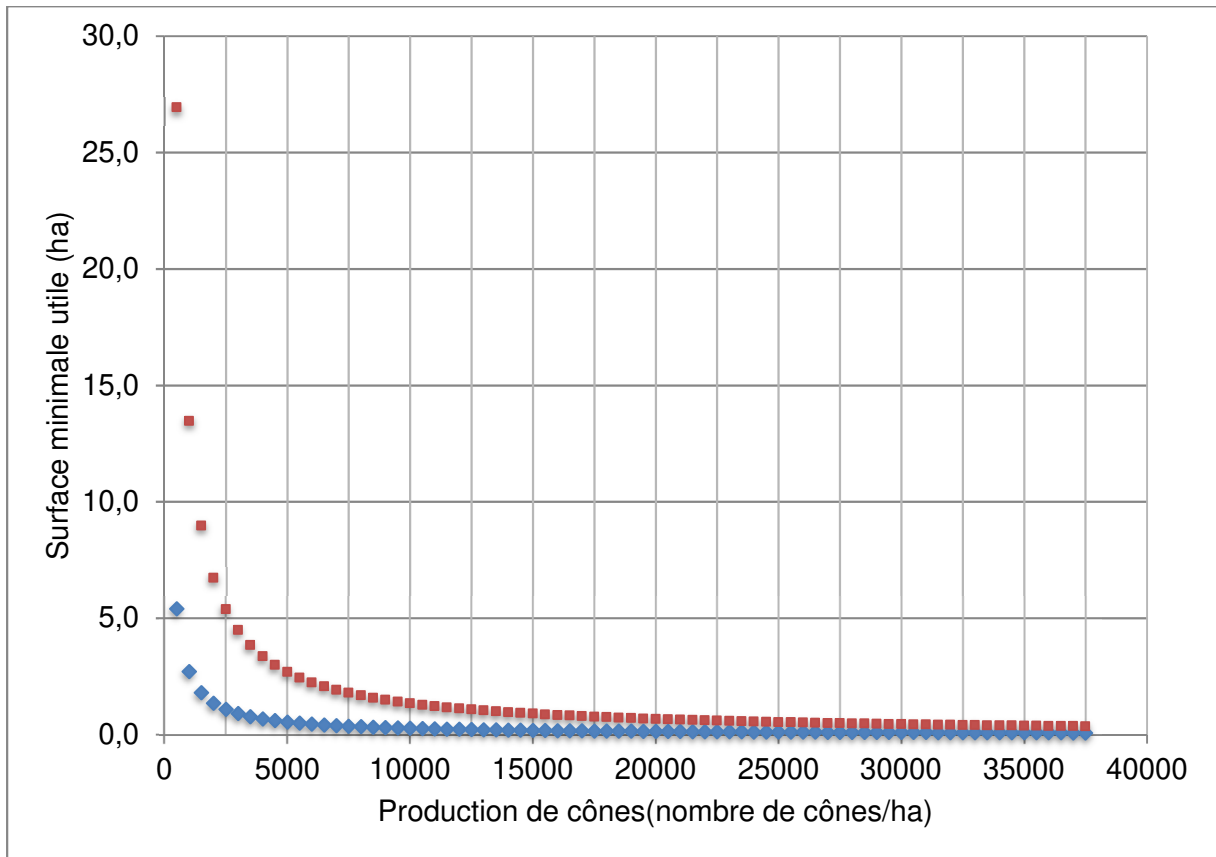
FMR (kJ/jour)	15,4
Énergie brute fournit par un gramme de graines fraîches (GE : <i>Gross Energy</i>)	17,16
Taux d'énergie assimilable [<i>General Assimilation Efficiency (AE) Values</i>]	0,75
Énergie métabolisable des graines (ME : <i>Metabolizable Energy</i>) (en kJ/g de graines fraîches)	12,9
Quantité quotidienne de graines fraîches nécessaire (g/jr/ind)	1,194

4.3.2.2 Estimation quantitative de la ressources en graines disponible

En conjuguant la production de cônes par hectare et le besoin en graines nécessaire pour nourrir un couple de sittelle corse (2 700 cônes) et les 15 couples de mésange noire (10 800 cônes) concurrents des sittelles, on peut estimer la surface minimale utile nécessaire aux sittelles soumises à la concurrence des mésanges noires (Figure 14). En d'autres termes, nous avons estimé la surface de pinède produisant l'équivalent de la quantité de graines et de cônes nécessaire pour alimenter les sittelles et les mésanges noires, en fonction de la production de cônes.

Après transformation en Log, nous en avons déduit les formules qui permettent de calculer les surfaces minimales à partir de la production de cônes par ha (Figure 14).

a/



b/

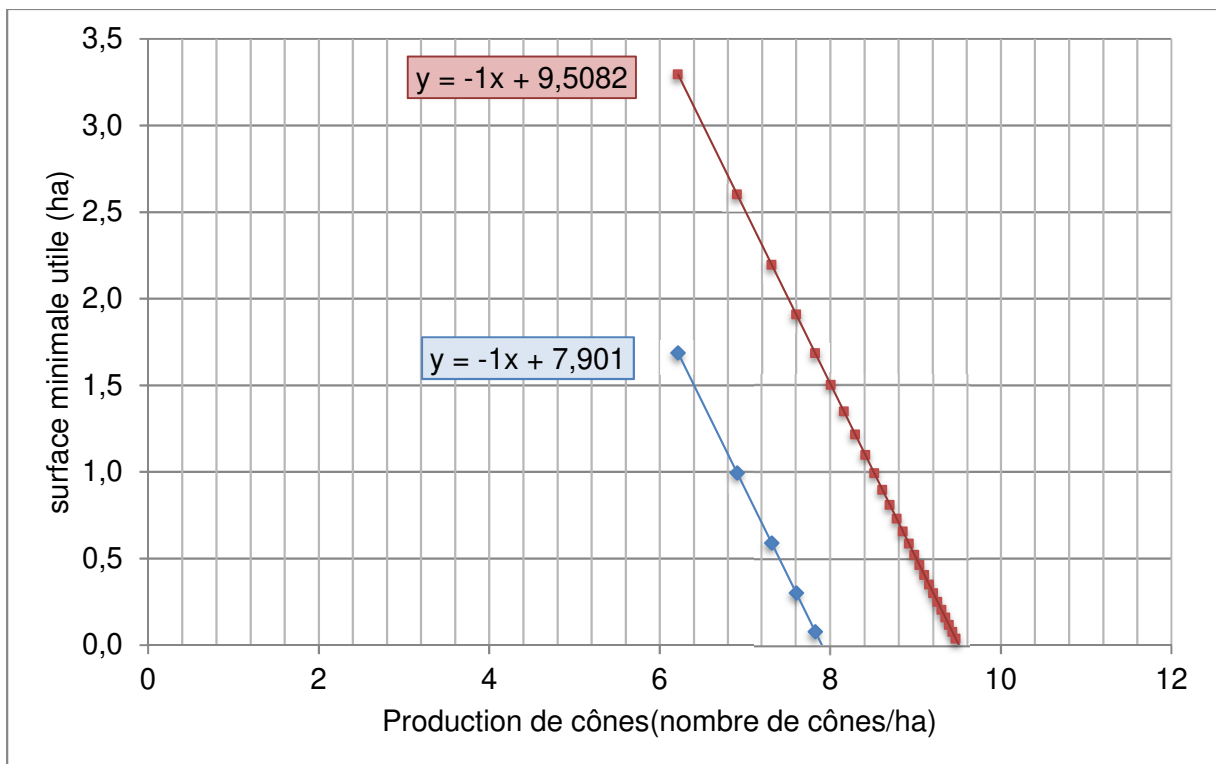


Figure 14. Surface minimale pour nourrir les sittelles corses et les mésanges noires, en fonction de la production de cônes

→ Cas de 13 territoires de sittelle corse situés dans la vallée d'Asco :

Les modèles ajustés dans le chapitre 3 permettent d'estimer le nombre de cônes produit par arbre en fonction de son diamètre (en cm) et de l'altitude (en m). Les équations correspondantes sont les suivantes :

$$\text{Année 2005 : } NC_{2005} = 3,42 + 0,02(D) + 0,002(ALT) - 0,0001(ALT^2/100)$$

$$\text{Année 2006 : } NC_{2006} = 3,37 + 0,15(D) + 0,006(ALT) - 0,0005(ALT^2/100)$$

En conjuguant la densité de fûts par classe de diamètres sur 13 territoires de sittelle corse dans la vallée d'Asco, avec la production de cônes par classe de diamètre, nous avons estimé le nombre moyen de cônes produit par hectare sur chaque territoire en 2005 et 2006 (Tableau XXV), la production de cônes ayant été plus élevée en 2005 sur l'ensemble des territoires (Figure 15). La production estimée varie fortement entre les territoires, de quelques centaines de cônes/ha à plusieurs dizaines de milliers (Tableau XXV).

Rapporté en surface au sol, et en prenant en compte la concurrence trophique avec les mésanges noires, nous avons évalué que la production en graines de seulement quelques milliers de m² de pinède produisent normalement la quantité de graines consommées par un couple de sittelle durant les trois mois hivernaux, du moins les années de bonne production comme en 2005. Par contre, nous avons observé qu'un territoire donné peut ne pas produire suffisamment de cônes certaines années (ainsi le territoire H25 en 2006). En 2006, années de plus faible production de cônes, dans les territoires situés le plus en altitude, les sittelles se trouvent confrontées à un habitat dont la capacité de production apparaît insuffisante ou du moins trop juste pour fournir suffisamment de graines aux oiseaux (Tableau XXV). En effet, sur près de la moitié des 13 territoires étudiés, il faut plus de trois hectares de pinèdes pour produire les besoins annuels en graines des sittelles. Une superficie de pinède importante peut alors être nécessaire pour compenser la faible production de cônes (cas observé en 2006) ou la faible qualité du peuplement, par exemple dans le cas de peuplement peu denses avec un nombre limité de gros semenciers. On ignore si cet accroissement de surface du territoire est effectif, ou si cela peut provoquer des déplacements vers des zones plus favorables.

Tableau XXV. Estimations de la production de cônes par ha, et de la superficie nécessaire à un couple de sittelle corse, calculées sur 13 territoires de la vallée d'Asco en 2005 et 2006.

Territoire	Altitude (m)	Nombre de cônes par ha		Surface minimale utile	
		2005	2006	2005	2006
X8	1067	34 272	25 377	0,4	0,5
ZA7	1086	22 616	15 116	0,6	0,9
V10	1110	29 052	17 131	0,5	0,8
T14	1200	31 343	11 640	0,4	1,2
ZD9	1240	21 950	6 494	0,6	2,1
O23	1285	8 345	1 870	1,6	7,2
V16	1310	21 772	4 146	0,6	3,2
W15	1310	24 219	4 490	0,6	3,0
P21	1315	16 481	3 066	0,8	4,4
R22	1330	28 475	4 727	0,5	2,8
N24	1337	22 534	3 495	0,6	3,8
S20	1400	37 267	3 886	0,4	3,5
H25	1465	7 988	487	1,7	27,6
Moyenne :		23 563	7 840	0,7	4,7

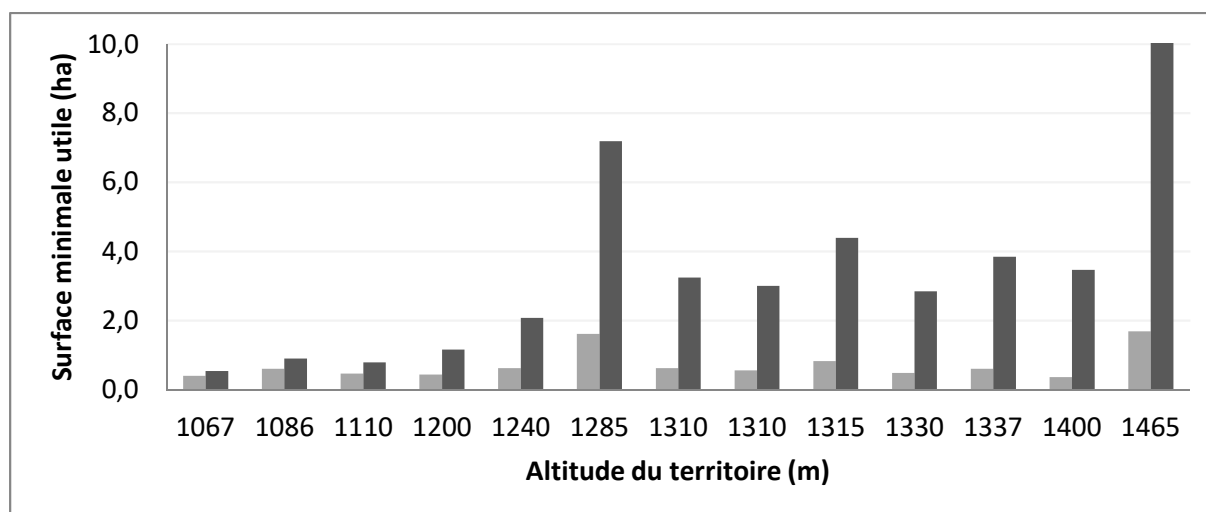


Figure 15. Surface minimale utile calculées sur 13 territoires de sittelle corse dans la vallée d'Asco en 2005 et 2006 (gris clair : 2005 ; gris foncé : 2006)

4.4 DISCUSSION

4.4.1 Besoin alimentaire

La territorialité et la sédentarité de la sittelle impliquent qu'un couple dispose d'une quantité suffisante de nourriture tout au long de l'année sur son territoire de quelques hectares, notamment durant la période hivernale. Or les graines de pin laricio constituent l'essentielle de la ressource alimentaire disponible pour les oiseaux granivores (pics, beccroisés, mésanges, ...) de la pinède. La sittelle corse fait des graines de pin laricio, sa nourriture principale pendant plusieurs mois de l'année (Thibault *et al.* 2006), et cet oiseau présente plusieurs traits qui semblent avoir valeur adaptative par rapport à cette ressource (comportement de cache des graines, préférence pour les semenciers de diamètre supérieur à 50 cm, morphologie du bec adaptée pour prélever les graines entre les écailles des cônes).

L'étude du comportement alimentaire de la sittelle corse sur le terrain (par exemple la mise en évidence du temps important passé à mettre en réserve des graines, les structures de végétation exploitées, la présence de restes de graines dans les fèces) (Thibault *et al.*, 2006 ; Villard *et al.* 2003) suggèrent qu'au moins durant les trois mois hivernaux la sittelle consomme presque exclusivement des graines de pin laricio. Dans ces conditions, nous avons estimé qu'un couple a besoin de consommer près de 50 000 graines par hiver, soit environ 275 graines/individu/jour. Il est possible que le besoin soit plus élevé, car les sittelles en prélèvent et cachent certainement un nombre supérieur, comme cela a pu être observé chez *Melanerpes formicivorus* (Hitchcock et Houston, 1994). Les quantités estimées sont comparables à celles observées chez des mésanges forestières, passereaux dont la masse corporelle et l'écologie alimentaire sont proches de la sittelle corse, qui peuvent stocker entre 50 000 et 80 000 graines d'épicéa chaque automne (Sherry, 1989). De même, Pravosudov et Grubb (1997) estiment cette activité à 50 000 caches par ans. La sittelle corse consacre vraisemblablement une bonne part de son activité hivernale à la récolte des graines, à l'instar de *Sitta europaea* qui consacre en hiver 90% de son temps à la recherche alimentaire (Enoksson, 1990).

4.4.2 Disponibilité de la ressource en graines

Nous avons montré que la production de cônes sur un territoire de sittelle peut varier de quelques centaines de cônes seulement par hectare jusqu'à plusieurs dizaines de milliers. Sous l'hypothèse qu'un couple se nourrit quasi-exclusivement de graines durant au moins les trois mois d'hiver, et dans des conditions normales, nous avons estimé à quelques milliers de m² la superficie de pinède produisant la quantité de graines nécessaire à un couple de sittelle sur son territoire. Mais la production de cônes dépend de la qualité du peuplement (diamètre des semenciers, densité du peuplement) : si la pinède est trop jeune, trop clairsemée, ou dégradée, la disponibilité des graines sera moindre, et la superficie « vitale » à la sittelle sera d'autant plus étendue. Ceci est en accord avec les observations de Thibault *et al.* (2006) qui ont montré que

la superficie d'un territoire de sittelle en hiver peut varier de 1 à 8 ha en fonction de la qualité de l'habitat. Les territoires sont d'autant plus petits que les pins sont de forts diamètres (les gros pins étant les plus productifs) et que la pinède est dense.

Bien que les graines soient normalement abondantes, l'accessibilité de cette ressource alimentaire est certainement limitée par la concurrence avec les autres granivores consommant également le stock de graines disponibles. La plupart de ces espèces quittent les pinèdes de laricio en hiver, à l'exception cependant de granivores réguliers ou occasionnels comme le pic épeiche, la mésange noire et le beccroisé des sapins, souvent très abondants. Le pic épeiche et le beccroisé des sapins possèdent la faculté de décortiquer les cônes fermés pour en récolter les graines contrairement à la sittelle qui ne dispose pas d'un bec lui permettant de décortiquer les cônes (Prodon et Thibault, 2007). Les espèces qui disposent d'adaptations morphologiques permettant de disséquer les cônes encore fermés pour en récolter les graines, sont indépendantes de l'ouverture des écailles, et prélèvent les graines avant que la sittelle y ait accès. De plus, ces espèces sont de grosses consommatrices de graines. Le taux de prédation des graines de pin avant leur dissémination peut atteindre 15-30% pour le beccroisé des sapins, et 1-5% pour le pic épeiche (Lescourret et Génard, 1983, 1986). La sittelle est également en concurrence directe avec les granivores généralistes qui, comme elle, récoltent les graines dans les cônes ouverts. C'est le cas en particulier de la mésange noire, qui est une espèce des pinèdes de laricio, consommatrice de graines avec des besoins énergétiques proches de ceux de la sittelle, et qui est *a priori* son concurrent le plus direct.

La concurrence avec les beccroisés n'est pas traitée car nous disposons de trop peu de données sur les effectifs et le comportement alimentaire des beccroisés en Corse. En outre, d'après quelques observations de terrains (J.-C. Thibault), il semblerait que leur effectif est important quand il y a de grosses productions en cônes et qu'ils sont peu nombreux quand il y a peu de cônes. Il s'agirait plutôt d'oiseaux qui arrivent d'ailleurs (comme les tarins) et que la population locale doit être bien modeste. L'acquisition de données sur l'écologie du beccroisé en Corse permettrait d'évaluer précisément la concurrence avec la sittelle corse. Mais, selon Thibault (comm. pers.) la concurrence avec la sittelle doit être faible.

Par contre, la mésange noire, présente de fortes densités de reproducteurs [20,8 couples/10 ha (Arrizabalaga *et al.*, 2002)] et peut constituer jusqu'à 24% des effectifs totaux de l'avifaune reproductrice des pinèdes (Arrizabalaga *et al.*, 2002). Les mésanges peuvent consommer individuellement plusieurs dizaines de milliers de graines de conifère par an (Sherry, 1989). A partir des équations allométriques (Nagy *et al.*, 1999 ; Brotons et Haftorn, 1999), nous estimons à au moins plusieurs dizaines de graines par jour et par individu le besoin quotidien des mésanges noires. Les mésanges (15 couples/10ha) prélèveraient plus de 200 000 graines par an sur dix hectares, alors que les sittelles avec des densités moyennes de seulement 1 couples/10 ha, ne consommeraient que 50 000 graines sur dix ha par an. La mésange noire apparaît comme un concurrent majeur de la sittelle, ayant une pression de prélèvement très importante du fait de ses effectifs importants. A cela s'ajoute ponctuellement, d'autres espèces granivores qui peuvent être abondantes au gré des migrations ou de mouvements erratiques à la recherche de ressource alimentaire.

Nos estimations numériques sous-évaluent probablement le besoins des sittelles tant en nombre de graines qu'en superficie de pinède (ou en nombre de semenciers), en particulier parce que la sittelle corse et la mésange noire ne sont pas les seules espèces consommatrices de graines. En effet, nous avons vu que plusieurs autres espèces (mésanges, pics épeiches, beccroisés, pinsons, pour ne citer que les plus fréquentes) prélèvent également d'importantes quantités de graines, directement dans les cônes sur l'arbre, notamment pendant la saison hivernale.

Nos estimations de la « surface minimale utile » de pinède pour produire l'équivalent de la quantité de graines nécessaire pour nourrir un couple de sittelle, en essayant de prendre en compte le prélèvement par les mésanges, et durant les années de mauvaise production en cônes (par exemple en 2006 dans la vallée d'Asco, ou en 2004 dans l'ensemble des pinèdes corses), montrent que :

- près de la moitié des territoires d'étude (notamment ceux à forte altitude) présente une surface utile supérieure à 3 ha ;
- la surface utile est en moyenne de 4,7 ha.

Notre estimation de la « surface minimale utile est probablement sous-estimée car :

- il paraît difficile qu'un couple de sittelles soit capable d'exploiter exhaustivement tous les cônes sur tous les pins de telles surfaces,
- nos calculs ne prennent pas en compte, faute de données, le taux de graines perdues pour les sittelles soit par dissémination dès l'ouverture des cônes (les graines tombant au sol sont définitivement perdues pour les sittelles qui ne se nourrissent jamais au sol ; cf. Villard *et al.*, 2003), soit par la prédation d'autres granivores vertébrés, arthropodes ou autres. De plus, nous ne disposons pas de données sur la quantité de graines cachées par les sittelles et non consommées.

Il n'en reste pas moins que les surfaces de territoires connues chez la sittelle corse vont de 1 à 8 ha en hiver (Thibault *et al.* 2006). Cette fourchette inclut donc toutes nos estimations de surface minimale utile sauf une qui est supérieure, et la concordance entre nos estimations est donc bonne. La superficie de 8 ha observé *in natura* pourrait constituer un maximum pour des territoires de mauvaise qualité. Nos résultats montrent que la ressource en graines ne peut constituer un facteur limitant pour la sittelle corse que dans des conditions défavorables (mauvaise année de production, forte altitude).

4.5 REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Afzal-Rafii Z., Dodd R. 2007. Chloroplast DNA supports a hypothesis of glacial refugia over postglacial recolonization in disjunct populations of black pine (*Pinus nigra*) in western Europe. *Molecular Ecology*, 16 : 723-736.
- Brotens L., Haftorn S. 1999. Geographic variation of the storing behaviour in the Coal tit *Parus ater* role of winter residency and environmental conditions. *Ibis*, 141 : 587-595.
- Chapman R. A., Heitzman E., Shelton M. G. 2006. Long-term changes in forest structure and species composition of an upland oak forest in Arkansas. *Forest Ecology and Management*, 236 : 85-92.
- Cramp S. 1994. The Birds of the Western Palearctic, Set of Volumes 1 to 9. Oxford University Press, 7228 p.
- Enoksson B. 1990. Time budgets of Nuthatches *Sitta europaea* with supplementary food. *Ibis*, 132 : 575-583.
- Hitchcock C. L., Houston A. I. 1994. The Value of a hoard: not just energy. *Behavioral Ecology*, 5 : 202-205.
- Karasov W. H. 1990. Digestion in birds: Chemical and physiological determinants and ecological implications. *Studies in Avian Biology*, 13 : 391-415.
- Karlsson C. 2000. Seed production of *Pinus sylvestris* after release cutting. *Canadian Journal of Forest Research*, 30 : 982-989.
- Lescourret, F., Génard, M. 1983. Les graines de pin a crochets (*Pinus uncinata*) : approche quantitative du rôle consommateur des petits vertébrés. *Acta Biologica Montana*, 2-3 : 43-75.
- Lescourret F., Génard M. 1986. Consommation des graines de pin à crochets (*Pinus uncinata* Miller ex Mirbel) avant leur dissémination par les petits vertébrés dans les Pyrénées-Orientales. *La Terre et la Vie - Revue d'écologie*, 41 : 219-236.
- Nagy K. A., Girard I. A., Brown T. K. 1999. Energetics of free-ranging mammals, reptiles and birds. *Annual Review of Nutrition*, 19 : 247-277.
- Owens J. N. 2004. The reproductive biology of western white pine. Forest Genetics Council of British Columbia extension note, 04.
- Pravosudov V. V., Grubb Jr. T. C. 1997. Energy management in passerines birds during the nonbreeding season - A review. *Current ornithology*, 14 : 189-233.
- Saab V. A., Russell R. E., Dudley J. G. 2009. Nest-site selection by cavity-nesting birds in relation to postfire salvage logging. *Forest Ecology and Management*, 257 : 151-159.
- Sherry D. F. 1989. Food storing in the *Paridae*. *The Wilson Bulletin*, 101 : 289-304.
- Thibault J.-C., Hacquemand D., Moneglia P., Pellegrini H., Prodon R., Recorbet B., Seguin J.-F., Villard P. (sous presse). Distribution and population size of the Corsican Nuthatch *Sitta whiteheadi*. Bird Conservation International.
- Thibault J.-C., Prodon R., Villard P., Seguin J.-F. 2006. Habitat requirements and foraging behaviour of the Corsican nuthatch *Sitta whiteheadi*. *Journal of Avian Biology*, 37 : 477-486.
- Villard P., Bichelberger S., Seguin J.-F., Thibault J.-C. 2003. La quête alimentaire de la sittelle corse (*Sitta whiteheadi*) dans les pins laricio (*Pinus nigra laricio*). *Vie et Milieu/Life & Environment*, 53 : 27-32.

5 CONSEQUENCES DU FEU SUR L'EFFECTIF DE DEUX POPULATIONS DE SITTELE CORSE

Moneglia P., Besnard A., Thibault J.-C., Beck N., Prodon R. 2009. Conséquences du feu sur l'effectif de deux populations de sittelle corse. Actes du congrès de la Société zoologique de France (2007). Bulletin de la Société des Sciences Historiques et Naturelles de la Corse n°726-727.

Résumé : La sittelle corse est un passereau forestier endémique à la Corse, dont l'habitat est constitué des peuplements matures de pin laricio, localement de pin maritime. Suite aux grands incendies de 2000 et 2003, nous avons suivi les effectifs de la sittelle corse dans les deux forêts incendiées de Tartagine-Melaja et Corte-Restonica pour lesquelles, nous possédions des données d'effectifs et de cartographies des territoires récoltées avant les incendies respectifs de 2000 et 2003. La cartographie des territoires de sittelle sur les deux sites d'études montre un net déclin des effectifs, qui est sensible jusqu'à la 7^e année après l'incendie dans la Restonica. Dans la forêt de Tartagine-Melaja, deux années après le feu, nous avons observé un déclin d'effectif de 46 % ; dans la forêt de Corte-Restonica, sept années après l'incendie ce sont 67 % des sittelles qui n'ont plus été contactées. Par ailleurs, dans les deux populations étudiées, certains territoires ont été occupés régulièrement durant plusieurs années post-incendie, alors que l'occupation d'autres territoires a été variable selon les années, certains n'ayant été occupés qu'une seule année. Nos résultats confirment que le feu constitue une réelle menace pour la sittelle corse. Nous suggérons que la recolonisation des brûlis par l'espèce se fasse essentiellement à partir des sittelles qui ont pu se maintenir sur place ou à proximité après perturbation grâce à l'hétérogénéité des brûlis qui permet à certains couples de disposer d'un territoire dont la canopée a été moins atteinte par les flammes. Ainsi, l'emploi de pratiques forestières post-incendie appropriées (cf. Moneglia et al., 2009), nous semble-t-elle cruciale pour la conservation de ces sittelles. Mots clés : *Pinus nigra* ; incendie ; endémique ; *Sitta whiteheadi* ; Corse.

5.1 INTRODUCTION

Les conséquences du feu sur l'abondance de l'avifaune forestière varient selon les espèces (Saab et Powell, 2005). On considère souvent que les espèces endémiques, à distribution restreinte ou à habitat spécialisé sont particulièrement sensibles aux perturbations (Barlow *et al.*, 2002 ; Vanderwerf, 2004 ; Wijesinghe et Brooke, 2005). La sittelle corse (*Sitta whiteheadi*) est l'un des rares oiseaux de méditerranée menacée par les incendies (Prodon, 2000). Elle est menacée du fait de son endémicité, de son faible effectif [environ 2000 territoires (Thibault *et al.*, en prép.)], de son aire de répartition limitée à moins de 16.000 ha, et de sa forte dépendance au pin laricio (Thibault *et al.*, 2002, 2006). Les incendies sont, avec l'exploitation forestière, la principale source de perturbation de l'habitat des sittelles. Les feux répétés, parcourant parfois de vastes superficies, fragmentent l'habitat et diminuent les capacités d'accueil des

peuplements, aboutissant à un déclin des effectifs (Thibault *et al.*, 2004). Or, les forêts de pin laricio ont connu plusieurs grands incendies au cours des dernières décennies (Soulères, 2000 ; Thibault *et al.*, 2004), et plusieurs dizaines de territoires de sittelle ont été affectés par les incendies de l'été 2000 (Thibault *et al.*, 2004) et 2003 (Moneglia *et al.*, 2009).

Grâce à des suivis des populations de sittelles réalisés ces dernières années, nous disposons de données pré- et post-incendies permettant de mesurer l'impact des perturbations sur les effectifs. Le présent travail, qui met à profit des dénombrements effectués en 1992, a pour but de présenter un bilan de l'évolution des effectifs des populations de sittelles dans deux secteurs, les forêts de la Restonica et de Tartagine-Melaja, respectivement brûlées en 2000 et 2003. Ce travail est complété par une autre publication où sont analysés les critères de sélection de l'habitat par la sittelle corse dans les forêts brûlées (Moneglia *et al.*, 2009).

5.2 MATERIELS ET METHODES

5.2.1 Sites d'étude

Nous avons suivi les effectifs de la sittelle dans les deux forêts publiques de Tartagine-Melaja et de Corte-Restonica pour lesquelles nous possédions des données d'effectifs et de cartographies des territoires récoltées avant les incendies de 2000 et 2003 (Beck, 1992).

5.2.1.1 Forêt territoriale de Tartagine-Melaja

La forêt territoriale de Tartagine-Melaja s'étend sur deux vallées adjacentes au nord-ouest de la Corse. Le peuplement forestier est principalement composé de pin laricio. Pin maritime (*Pinus pinaster*) et chêne vert (*Quercus ilex*) sont également présents à l'étage de végétation supra-méditerranéen, et le bouleau (*Betula betula*) se développe à l'étage montagnard (Gamisans, 1999). Les 24 et 25 août 2003, à la suite d'un été caniculaire, quatre impacts de foudre sur des pins en crête ont déclenché un incendie attisé par le vent, brûlant 1836 ha (Office National des Forêts, donnée non publiée). Après deux semaines d'activité, le feu a laissé une vaste mosaïque de zones calcinées, roussies, brûlées à divers degrés, simplement parcourues ou intactes.

Une première zone d'étude appelée « zone-A » (680 ha) englobe toute la partie incendiée de la forêt territoriale de Tartagine-Melaja de laquelle nous avons soustrait les secteurs où des coupes forestières ont eu lieu depuis 1992. Les délimitations des parcelles de coupe et les dates d'exploitation ont été fournies par l'ONF (données non publiées). Ainsi, notre travail a porté sur les zones où l'incendie de l'été 2003 a été la seule perturbation. A l'intérieur du périmètre de la « zone-A », nous avons délimité une zone restreinte appelée « zone-B » (300 ha), sur laquelle nous disposons des effectifs de sittelles avant l'incendie de 2003.

5.2.1.2 Forêt communale de Corte-Restonica

La forêt communale de Corte-Restonica, centre Corse, est située à l'étage supra méditerranéen qui est caractérisé par la présence d'un sous-bois arbustif (Gamisans, 1999). Le peuplement forestier est principalement composé de pins laricio. Des bois de pins maritimes se développent à l'adret des versants et jusqu'à 900 m d'altitude. La pinède mature de laricio est interrompue par des rochers, des pentes recouvertes de fruticées basses (témoins d'incendies anciens et répétés), et des peuplements lâches et jeunes de résineux. L'incendie de l'été 2000, probablement d'origine humaine, a commencé le 22 août vers 12h30 au lieu-dit "a Frassetta" au-dessus de la route départementale, en rive gauche de la vallée. Soutenu par un vent violent, il s'est développé vers les crêtes, puis il est descendu dans la vallée voisine du Tavignanu, revenant également dans la Restonica où il a brûlé, entre autres, 730 ha de futaie de pinède (laricio et pins maritimes), dont environ 70 ha furent totalement détruits (Anon., 2001). Au total, le feu a parcouru 2371 ha.

La zone d'étude (224 ha) est comprise entre 640 et 1250 m d'altitude. Elle englobe la majeure partie de l'habitat des sittelles touché par l'incendie de l'été 2000. Aucune exploitation forestière n'a eu lieu depuis au moins 1992 (ONF, non publiée). Le feu est la seule perturbation ayant affecté la population de sittelles de cette vallée ces dernières années, en dehors de coupes de sécurité pratiquées le long de la route goudronnée.

5.2.2 Cartographie des territoires

5.2.2.1 Avant l'incendie

En mai et juin 1992, une cartographie des territoires de sittelles a été réalisée sur les deux sites d'études par N. Beck, en recherchant les mâles territoriaux de sittelle corse à l'aide d'un magnétophone diffusant les cris et chant de l'espèce afin d'augmenter leur détectabilité (Beck 1992). La « repasse » a été effectuée sur 110 et 143 stations, respectivement dans la forêt de Corte-Restonica et Tartagine-Melaja. Chaque repasse, qui dure 3 min, est précédée par un temps d'attente de 5 mn. Il est arrivé que plusieurs mâles soient notés sur un même territoire (Beck, 1992), mais comme les oiseaux n'étaient pas marqués et que l'utilisation de la repasse peut attirer des voisins, nous avons compté les territoires occupés et non les mâles contactés (p.e. Moneglia). Cette évaluation *a posteriori* du nombre de territoires occupés, peut engendrer une certaine sous-évaluation des effectifs, et donc du déclin suite au feu. Mais, notre comparaison avant vs. après incendie porte sur le nombre de territoires, et non sur le nombre d'individus présents, dont certains peuvent ne pas être cantonnés à l'endroit où on les a contactés.

5.2.2.2 *Après l'incendie*

Entre avril et juin c'est à dire au moment du forage des loges, de l'incubation et de l'élevage des jeunes (Thibault et Villard, 2005b), P. Moneglia a recensé et cartographié les territoires occupés par un couple. Pour la forêt de la Restonica cette cartographie des territoires a eu lieu en 2004, 2005 et 2007, soit jusqu'à la 7ème année après le feu. La population de sittelle de la forêt de Tartagine-Melaja a été cartographiée durant les deux premières années post-feu (2004 et 2005).

Contrairement à 1992, la méthode dite de « la repasse » n'a pas été utilisée. Susceptible de perturber quelque peu les comportements territoriaux des sittelles, nous lui avons préféré l'approche utilisée dans la mesure des densités par cartographie des territoires, dont l'expérience montre qu'elle permet d'inventorier précisément les couples territoriaux. Les oiseaux ont été détectés à vue et par l'écoute des chants, des cris d'alarme et de contact, et des bruits de percussions des troncs par le bec lors de l'excavation des cavités. Une attention particulière a été donnée à la recherche et la localisation des nids occupés. Cependant, nous n'avons pas réussi à localiser tous les nids, et sur certain territoire aucun site potentiel de nidification (arbre mort sur pied) n'a été trouvé après l'incendie. Chaque observation était consignée et localisée, en notant les comportements et les déplacements. Les nids et les contacts avec des oiseaux territoriaux ont été géoréférencés grâce à un GPS (Global Positioning System) de type Garmin Summit, puis reportés sur un Système d'Informations Géographiques (logiciel Arcview, version 3.2). Dans la Restonica, les prospections ont nécessité en 2004, 2005 et 2007, respectivement 15, 11 et 4 journées de travail de terrain. A Tartagine-Melaja, 27 journées en 2004, et 20 en 2005. Chaque journée correspond en moyenne à 5 heures de prospection.

5.3 RESULTATS

La cartographie des territoires de sittelle sur les deux sites d'études montre un net déclin des effectifs après le passage du feu, qui reste sensible jusqu'à la 7ème année après l'incendie comme le montre les comptages effectués dans la Restonica (Tableau XXVI). Par ailleurs, dans les deux populations étudiées, certains territoires ont été occupés régulièrement durant plusieurs années post-incendie (43% et 17% des territoires respectivement de Tartagine-Melaja et de Corte-Restonica ont été occupés durant l'ensemble des années de suivi post-incendie), alors que l'occupation d'autres territoires a été variable selon les années, certains n'ayant été occupés qu'une seule année (45% et 22% des territoires respectivement de Tartagine-Melaja et de Corte-Restonica) (Figure 16 et Figure 17).

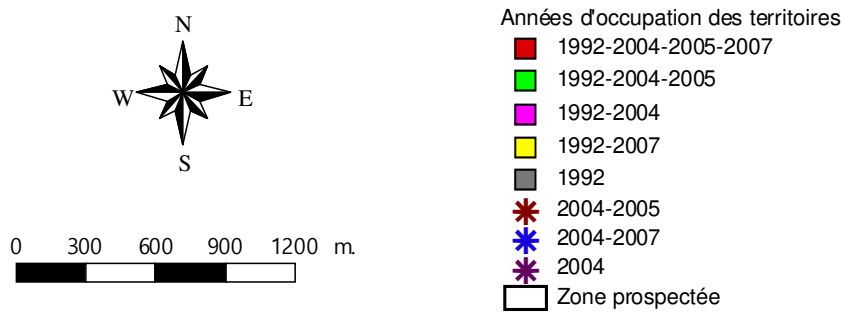
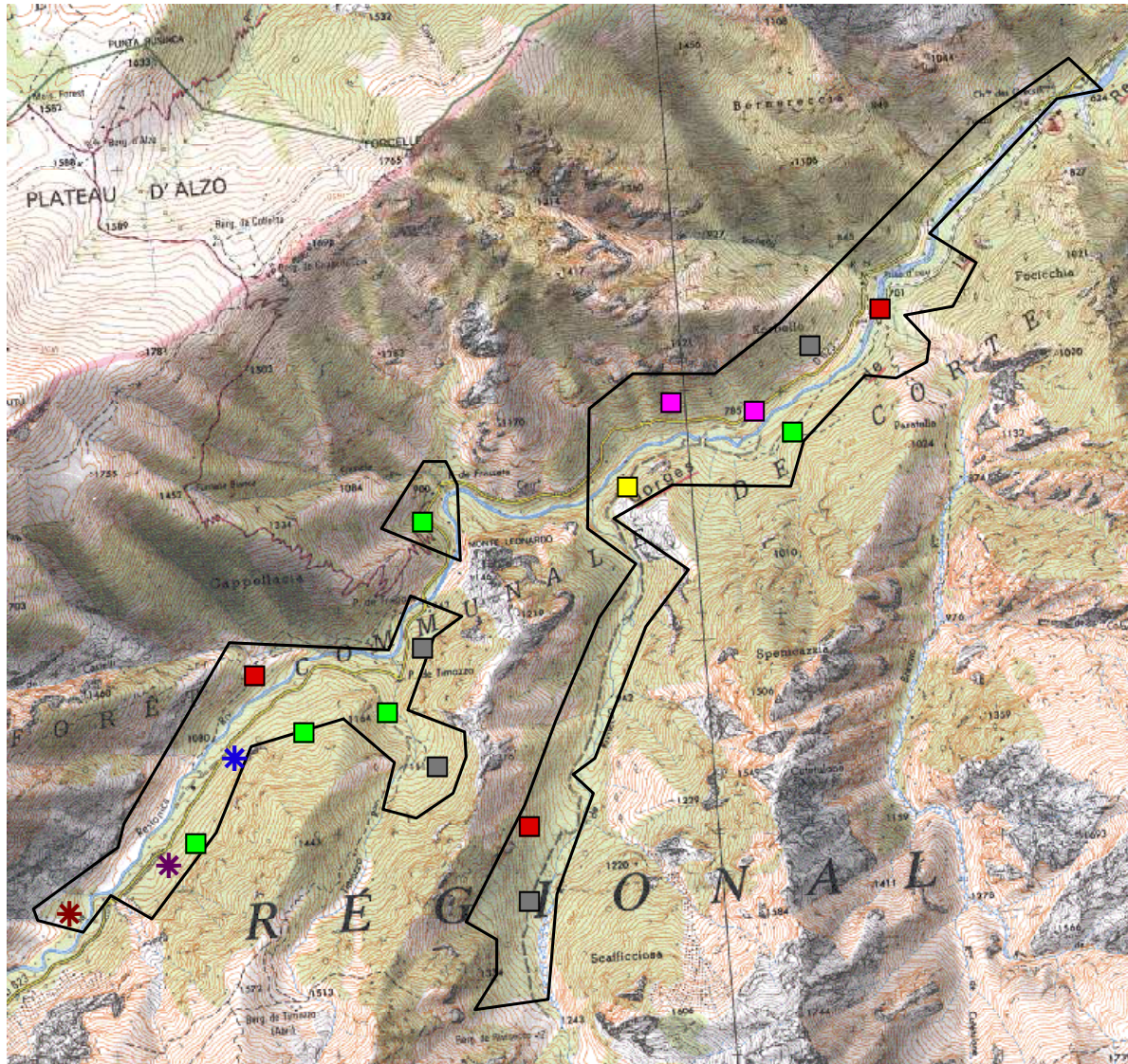


Figure 16. Cartographie des territoires de sittelle corse dans la forêt de Corte-Restonica

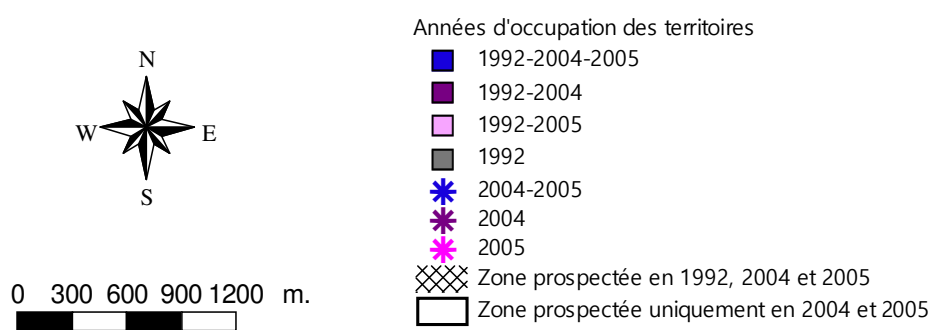
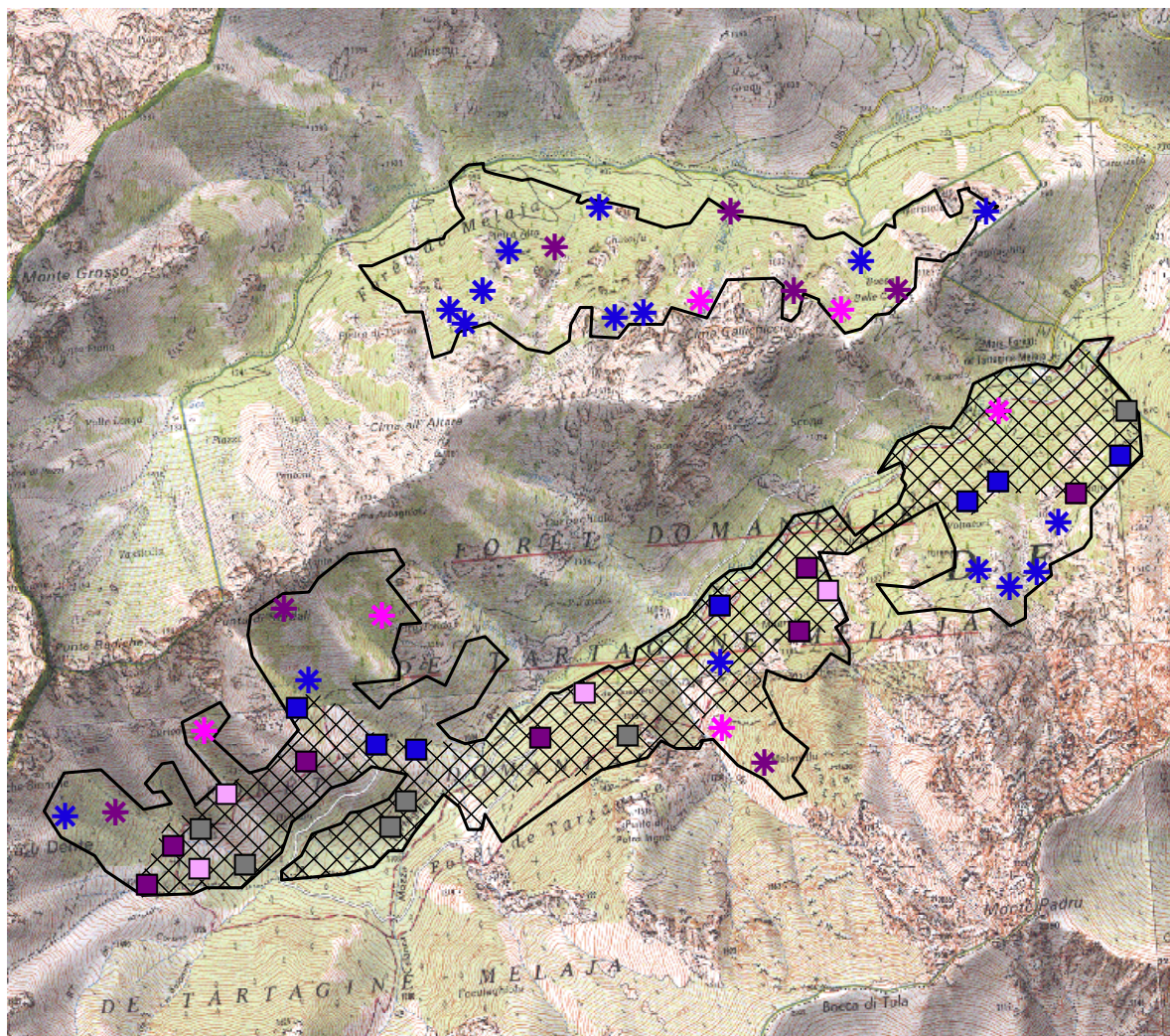


Figure 17. Cartographie des territoires de sittelle corse dans la forêt de Tartagine-Melaja

Tableau XXVI. Comparaison du nombre de territoires de sittelle corse avant vs. après feu

Année	Nombre de territoires	
	Corte-Restonica	Tartagine-Melaja (Zone-B)
1992	15	24
2000	incendie	-
2003	-	incendie
2004	11	15
2005	9	13
2007	5	-

5.4 DISCUSSION

En 2000 et 2003, les incendies ont particulièrement affecté les pinèdes d'altitude qui correspondent à l'habitat préférentiel de la sittelle. En août 2000, 848 ha de pins laricio et 275 ha de pins maritimes ont été incendiés (Thibault *et al.*, 2004). En prenant en compte les surfaces brûlées, ces auteurs ont estimé que les feux ont affecté environ 4% de l'effectif de la sittelle corse : 25-38 territoires ont été désertés à la suite des feux parce que les peuplements ont été calcinés ou coupés, et 47-80 ont été affectés à des degrés divers pouvant aller jusqu'à l'abandon. Dans notre étude comparée avant vs. après feu, nous constatons également un déclin dans les deux populations des deux sites étudiés. Dans la forêt de Tartagine-Melaja, deux années après le feu, nous avons observé un déclin de 46% du nombre de territoires. Dans la forêt de Corte-Restonica, 67% des territoires manquent encore sept années après l'incendie. Ce déclin est clairement la conséquence du feu, car dans la forêt voisine non incendiée d'Asco, aucune fluctuation importante de la population de sittelle a été observée dans l'intervalle 1998-2005 (Thibault et Villard, 2005b ; Thibault et Jenouvrier, 2006).

Nos résultats ne permettent pas d'extrapoler le nombre de territoires abandonnés sur l'ensemble des pinèdes corses consécutivement aux incendies des années 2000 et 2003, car les effets du feu dépendent de sa sévérité, qui varie grandement selon les stations (Moneglia *et al.*, 2009). Mais il est clair qu'un incendie de forêt affectant une population de sittelle provoque une forte diminution d'abondance. Thibault *et al.* (2004) estimaient que la diminution dans les secteurs calciné était d'environ 35% des territoires, auquel s'ajouterait une partie des territoires située dans les peuplements moins affectés par le feu mais où les effets indirects de celui-ci peuvent aboutir à leur disparition à plus ou moins long terme. Nos résultats montrent que ces valeurs sont sous estimées eu égard aux déclin de 46 et 67% que nous avons observés respectivement sur les sites de Tartagine-Melaja et de Corte-Restonica. Ainsi, nous confirmons l'opinion de Prodon (2000) qui range la sittelle parmi les rares espèces d'oiseaux européens pour lesquelles le feu constitue une réelle menace.

Non seulement nous n'avons observé aucun signe de recolonisation durant notre suivi après incendie, mais le déclin de l'effectif s'est poursuivi durant la période d'étude. Le déclin observé dans la Restonica pendant plusieurs années après le feu résulte vraisemblablement (i) de la

mortalité des individus restés sur leur territoire les premières années suivant la perturbation par fidélité au site (*site tenacity*), et (ii) du non-recrutement de nouvelles sittelles en raison d'un environnement devenu non-favorable pour l'espèce. On peut noter que, dans les deux populations étudiées, certains territoires ont été occupés régulièrement durant plusieurs années post-incendie alors que d'autres le furent une seule année (Figure 16 et Figure 17). De plus, certains couples n'ont pas présenté de comportement territorial net, alors que la sittelle montre généralement une activité de chant significative en période de reproduction (Villard et Thibault, 2001). Nous suggérons qu'il pourrait s'agir soit d'individus se déplaçant beaucoup dans des territoires agrandis à cause de la diminution des ressources, soit de couples cantonnés sur des territoires trop altérés par le feu pour permettre la reproduction. Dans ce sens, Moneglia *et al.* (2009) ont montré que la persistance des sittelles en peuplement incendié dépend avant tout de l'état de la canopée. Or, les cinq territoires occupés en 2007 dans la forêt de la Restonica présentaient tous une proportion de canopée vivante supérieure à 70%, le feu n'ayant affecté que la litière, le sous-bois, et les toutes premières branches de certains pins.

Le temps nécessaire pour que les sittelles retrouvent un habitat optimal après un incendie de forte intensité est probablement très long. On peut l'estimer à environ 120 ans selon les stations, soit l'âge de maturité du laricio (Anon, 1991). Encore ce délai suppose-t-il que la régénération du laricio soit bonne, ce qui ne peut pas être tenu pour acquis dans tous les cas, du fait de la faible capacité de régénération de *Pinus nigra* après incendie (Retana *et al.*, 2002 ; Rodrigo *et al.*, 2004 ; Trabaud et Campant, 1991). Cependant, un certain nombre de sittelles peut se maintenir dans un environnement incendié grâce à l'hétérogénéité des brûlis qui permet à certains couples de disposer d'un territoire dont la canopée a été moins atteinte par les flammes (Moneglia *et al.* 2009). La conservation de ces sittelles sur place supposerait des pratiques forestières post-incendie appropriées (cf. Moneglia *et al.*, 2009).

5.5 REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Anonyme 1991. Directive locale d'aménagement des forêts domaniales pour la Région Corse. Office national des forêts, Ajaccio.
- Anonyme 2000. Orientations régionales forestières Corse. Annexes. Direction régionale de l'agriculture et de la forêt de Corse, Ajaccio.
- Barlow J., Hugaasen T., Peres C. A. 2002. Effects of ground fires on understory bird assemblages in Amazonian forests. *Biological Conservation*, 105 : 157–169.
- Beck N. 1992. Conservation de la sittelle corse *Sitta whiteheadi* Sharpe, 1844 : Sa place dans les aménagements forestiers. Travaux scientifiques du parc naturel régional et des réserves naturelles de Corse, 40 : 1-32.
- Gamisans J. 1999 (2^{ème} éd.). La végétation de la Corse. Édisud, 391 p.
- Moneglia P., Besnard A., Thibault J.-C., Prodon R. 2009. Habitat selection of the Corsican nuthatch (*Sitta whiteheadi*) after a fire. *Journal of Ornithology*, 150 : 577-583.

- Prodon R. 2000. Landscape dynamics and bird diversity in the Mediterranean basin: Conservation issues. In: Life and Environment in the Mediterranean. ed. by Trabaud L. 2000. Wit Press, p. 261-299.
- Retana J., Espelta J. M., Habrouk A., Ordonez J. L., de Sola-Morales F. 2002. Regeneration patterns of three mediterranean pines and forest changes after a large wildfire in northeastern Spain. *Ecoscience*, 9 : 89-97
- Rodrigo A., Retana J., Pico F. X. 2004. Direct regeneration is not the only response of Mediterranean forests to large fires. *Ecology*, 85 : 716-729
- Saab V. A., Powell H. D. W. 2005. Fire and avian ecology in North America. Camarillo : Cooper Ornithological Society, 193 p.
- Smucker K. M., Hutto R. L., Steele B. M. 2005. Changes in bird abundance after wildfire : importance of fire severity and time since fire. *Ecological Applications*, 15 : 1535-1549.
- Soulères O. 2000. Les incendies de Haute-Corse. *Revue Forestière Française*, 52 : 401-405.
- Thibault J.-C., Seguin J.-F., Villard P. et Prodon R. 2002. Le pin laricio (*Pinus nigra laricio*) est-il une espèce clé pour la sittelle corse (*Sitta whiteheadi*). *La Terre et la Vie - Revue d'Écologie*, 57 : 329-341.
- Thibault J.-C., Prodon R., Moneglia P. 2004. Estimation de l'impact des incendies de l'été 2000 sur l'effectif d'un oiseau endémique menacé : la sittelle corse (*Sitta whiteheadi*). *Ecologia Mediterranea*, 30 : 195-203.
- Thibault J.-C., Jenouvrier S. 2006. Annual survival rates of adult male Corsican Nuthatches *Sitta whiteheadi*. *Ringling et Migration*, 23 : 85-88.
- Thibault, J.-C., Prodon, R., Villard, P., Seguin, J.-F. 2006. Habitat requirements and foraging behaviour of the Corsican nuthatch *Sitta whiteheadi*. *Journal of Avian Biology*, 37 : 477-486.
- Thibault J.-C., Villard P. 2005. Reproductive ecology of the Corsican Nuthatch *Sitta whiteheadi*. *Bird Study*, 52 : 282-288.
- Trabaud L., Campant C. 1991. Difficulté de recolonisation naturelle du pin de salzmann *Pinus nigra* Arn. Ssp. *salzmannii* (Dunal) Franco après incendie. *Biological Conservation*, 58 : 329-343.
- Vanderwerf E. A. 2004. Demography of Hawai'i 'Elepaio: Variation with habitat disturbance and population density. *Ecology*, 85 : 770-783.
- Villard P., Thibault J.-C. 2001. Données sur les nids, la croissance des poussins et les soins parentaux chez la sittelle corse *Sitta whiteheadi*. *Alauda*, 69 : 465-474.
- Wijesinghe M. R., Brooke M. L. 2005. Impact of habitat disturbance on the distribution of endemic species of small mammals and birds in a tropical rain forest in Sri Lanka. *Journal of Tropical Ecology*, 21 : 661-668.

6 HABITAT SELECTION OF THE CORSICAN NUTHATCH (SITTA WHITEHEADI) AFTER A FIRE

Moneglia P., Besnard A., Thibault J.-C., Prodon R. 2009. Habitat selection of the Corsican nuthatch (*Sitta whiteheadi*) after a fire. *Journal of Ornithology*, 150 : 577-583.

Abstract: The Corsican nuthatch is a bird endemic to Corsica Island whose the population is very small. Its habitat, the Corsican pine forest, is currently restricted to less than 16 000 ha and is threatened by forest fires. In this paper, we aim (i) to evaluate the effects of a large wildfire on a nuthatch population, (ii) to identify the habitat features that influence the presence/absence of the nuthatch after fire, so as to promote appropriate forestry practices after fire. The study has been conducted on a study plot of 300 ha which is part of a larger area severely burnt in August 2003. Habitat characteristics have been investigated on 39 plots of 1225 m² occupied by the bird, and 22 randomly chosen plots without the nuthatch. We observed a decrease of 37.5% in nuthatch abundance the first spring after the fire, but the impact much varied locally as a function of fire severity. Logistic modelling showed that the presence of nuthatch mainly depend on the degree of crown alteration: the nuthatch tends to be present when at least one pine has less than 2.5 m of crown burned. We have no evidence of any direct fire-induced mortality, but several effects of fire can explain this population decrease, namely, the reduction of canopy volume, the decrease of the amount of pine seeds, and the reduction of nest-site availability. These results permit to propose a simple criterion that can help choosing the plots to be cut where salvage logging is necessary. **Keywords:** Fire severity; *Pinus nigra laricio*; salvage logging; bird conservation, endemic

6.1 INTRODUCTION

The Corsican nuthatch *Sitta whiteheadi* (hereafter the nuthatch) is a bird endemic to Corsica Island (42° N, 9° E). Its range is currently restricted to the mature mountain forests of Corsican pine *Pinus nigra laricio*, an endemic form of the European black pine (Thibault *et al.* 2002b, 2006). Although the nuthatch belongs to the ‘Least Concern’ category of the IUCN Red List (IUCN 2007), its population is very small (ca. 1 400-2 200 pairs; J.-C. Thibault unpublished data). Suitable habitat is currently restricted to less than 16 000 ha (J.-C. Thibault unpublished data), and is still declining mainly owing to fires (Thibault *et al.* 2004). Because of its forest habitat, its restricted range, and its small population size, the nuthatch is one of the rare Mediterranean birds most threatened by fire (Prodon 2000).

Corsican pine forests suffered several large fires during the last decade (see Soulères 2000 and Thibault *et al.* 2004). Tens of nuthatch territories have been affected, either by the fire itself or by postfire salvage logging by foresters (Thibault *et al.* 2004). Such large fires may have different consequences for a bird population depending on (i) the characteristics of the fire (e.g., size, severity, patchiness, time since fire) (Kotliar *et al.* 2002; Moreira *et al.* 2003; Smucker *et al.* 2005; Kotliar *et al.* 2007.), (ii) changes in vegetation structure (Bock and Lynch 1970; Pons

and Prodon 1996; Barlow *et al.* 2002), (iii) increase or depletion of food (Hutto 1995; Apfelbaum and Haney 1981; Stuart-Smith *et al.* 2002), (iv) nest-site availability (Hutto 1995; Dwyer and Block 2000) and (iv) increase in predation (Creegan and Osborne 2005; Vierling *et al.* 2008).

The present study aims (i) to measure the effect of a large wildfire on nuthatch abundance, (ii) to identify the habitat characteristics and level of fire severity that best explained the local presence or absence of the nuthatches after the fire, so as to recommend appropriate conservation strategies and forestry practices after fire.

6.2 METHODS

6.2.1 Study areas

The forest of Tartagine-Melaja is located in two adjacent valleys of north-western Corsica (Figure 18). Corsican pine (*Pinus nigra laricio*) predominates, more or less mixed with maritime pine (*Pinus pinaster*), Holm oak (*Quercus ilex*) and birch (*Betula betula*). In August 2003, during an exceptional summer heatwave, a wildfire due to lightning burned 1 836 ha of forest and maquis (Office National des Forêts, unpubl. data). The study area (zone A, ca. 680 ha, Figure 19) included the whole burned forest except areas that had been logged for timber before the fire.



Figure 18. Distribution of the Corsican pine in Corsica and location of the study area

6.2.2 Plot sampling

We defined a nuthatch territory as an area occupied and defended by a pair in spring; it normally includes the nest cavity in a snag. In May and June 1992 (i.e., before the fire), the nuthatch territories were exhaustively mapped (Beck 1992) on a ca. 300 ha subset of the zone A ('zone B') (Figure 19). After the fire, i.e. during springs 2004 and 2005, we mapped the nuthatch territories on the whole zone A, including zone B (Figure 19), using a Garmin e-trex Global Positioning System. We recorded 47 territories occupied in 2004, or in 2005, or both.

In addition, 22 plots without nuthatches after fire were selected randomly using a GIS (Arcview software, version 3.2). A grid with squares of 180 m side [3.24 ha; the surface of a nuthatch territory is ~1 to 8 ha (Thibault *et al.* 2006)] was superimposed onto the map of zone A. We then excluded (i) squares where the bird was observed, (ii) squares where the Corsican pine was not the dominant tree (predominantly squares with more than 10% of maritime pine), and (iii) squares with only young pine stands (diameter at breast height lower than 10 cm), (vi) squares without any trees. The remaining squares were then considered as pinewood squares without nuthatches.

6.2.3 Habitat measurements

Among the 47 nuthatch territories, 8 could not be measured (4 were logged shortly after fire, 2 ill-localised, and 2 hard to get to). On the 39 occupied plots and the 22 empty plots, we defined three circular sub-plots, each of them with a radius of ca. 11.40 m, i.e., the standard dimension used by the local foresters. In the literature, circular plots of ~10 m radius or ~0.04-ha area are often established for sampling trees and measuring dendrometric variables (e.g. Chapman, 2006 ; Karlsson, 2000; Saab *et al.*, 2009; Thibault *et al.*, 2006). The centres of the three subplots were 50 m away from each other on a straight and generally horizontal line. The centre of the median sub-plot corresponded, depending on the case, (i) to a nest, (ii) to a contact with a territorial bird, if the nest was not found, or (iii) to the centre of a randomly selected square without nuthatch. The extreme points of a plot were 122 m apart, i.e., about the radius of a nuthatch territory (Thibault *et al.* 2006). This 3-subplot design aimed to sample a sufficient number of stems and to capture a part of the intra-site heterogeneity, without focusing exclusively on the nest site itself. Within each sub-plot, we measured five variables on all Corsican pines whose diameter at breast height (DBH) was greater than 10 cm: (i) DBH, measured with a forester tape, (ii) height of the tree, (iii) height of blackened trunk, (iv) height of the lowest branch of the crown, (v) height of the lowest branch with green foliage, all measured using a dendrometer (Suunto®) and a laser distance meter (Leica®). In the statistical analysis, the three subplots were lumped together into one plot, corresponding to a surface of ca. 1 225 m².

From the field measurements we calculated several secondary variables, and selected among them seven variables for the modelling : the number of trees on the plot (NT), the diameter of

the largest pine on the plot (Dmax), the height of the smallest pine (Hmin), the length of the longest pine crown (before fire) on the plot (LCmax), the number of dead pines (NDT), the minimum height of blackened trunk (HBTmin), and the smallest length of pine crown burned (SLCB), i.e., the length of the burned crown measured on the pine which has been the least affected by the fire on the plot (measured from the lowest branch of the crown upwards to the first green branch). The selection of these variables was made according the following considerations: (i) we chose variables that were a priori supposed of biological signification for the nuthatch, that showed little correlation between each other (certain variables were highly correlated for biological reasons, e.g., the number of stems and the cumulated length of crowns, or the number of dead trees and the maximum height of burned crown), and that were easy to measure (e.g., the number of tree NT rather than cumulated length of crown); (ii) we used the minimum height of blackened trunk (HBTmin) rather than the maximum which is less informative because it is limited by the height of the largest charred tree; for the same reason we selected the smallest length of crown burned (SLCB) rather than the largest, (ii) we used the length of the longest crown before fire (LCmax) and the maximum diameter (Dmax) rather than the minima because the presence of the nuthatch is known to be positively correlated with the diameter of the trunks and the cover of the highest layers (Thibault *et al.* 2006), (iv) we used the height of the smallest pine (Hmin) rather than the height of the highest which is redundant with Dmax; Hmin gives information on the presence of young pines, unfavourable to the nuthatch (Thibault 2006); Dmin or LCmin could have been used as well, but Hmin is easier to measure.

In addition, in a descriptive purpose, we calculated the percentage of completely burned trees (snags), and the overall percentage of burned canopy on the plot, calculated from the length of the burned vs. unburned parts of the pine crowns.

6.2.4 Data analysis

Based on these seven variables, we modelled the presence-absence of the nuthatch using multiple logistic regressions. Starting from full models, each of them including a set of variables and all their interactions, the selection was performed through a backward procedure (Burnham and Anderson 1998) using R software (Ihaka and Gentleman 1996).

We first explored two categories of variables separately: (i) four dendrometric variables (NT, Dmax, Hmin, LCmax), (ii) three fire severity variables (NDT, HBTmin, SLCB) (step 1). After having identified the best model in each category from its p value (using AIC instead of the probabilities lead to the same results), we merged all the selected explanatory variables and continued the selection process until the final model, where all the variables were significant (step 2). Significance is given at the 5% level.

6.3 RESULTS

6.3.1 Heterogeneity of the burn

We measured 2 158 Corsican pines ($DBH \geq 10$ cm) on the burned plots. In average, 42% (from 0 to 100% according the subplot) of the pines were completely burned (snags), and 55% of the foliage disappeared (from 0 to 96% according the subplot). The high variability of the measures (a 0-100% range of severity could be observed between the 3 subplots of a same plot) shows that the burned area was highly heterogeneous and may be described as a postfire mosaic. The largest pines were less affected than the small ones: if we consider only the 938 mature pines (diameter ≥ 28 cm, i.e., the diameter below which no nuthatch is found: see Thibault *et al.* 2006), about 39% only of the foliage disappeared overall, and only 17% of these pines were completely burned.

6.3.2 Impact of fire on nuthatch abundance

In zone A, we found 47 nuthatch territories during the two breeding seasons after the fire. Twenty-three territories were occupied in both 2004 and 2005, 14 in 2004 only, and 10 in 2005 only (Figure 19). Nuthatch abundance slightly decreased during the two years following the fire (from 37 territories in 2004 to 33 in 2005) (Figure 19).

In zone B, nuthatch abundance decreased by 37.5% (from 24 to 15 territories) between 1992 (before fire) and 2004 (after fire), and the decrease continued in 2005 (from 15 territories in 2004 to 13 in 2005) (Figure 19). The postfire territories were all but one located at places already occupied before the fire (Figure 19).



Figure 19. Locations of nests and/or territorial individuals of Corsican nuthatch before and after the fire in the Tartagine-Melaja forest. Surrounded area: zone A; stippled area: zone B. Crosses: territories of 1992 unoccupied after the fire; triangles: territories occupied both in 2004 and 2005; small circles: territories occupied in 2004; squares: territories occupied in 2005; circled symbols: territories occupied both before and after fire.

6.3.3 Which habitat features influenced the presence of nuthatch territory after fire?

None of the dendrometric variables explained significantly at 5% level the presence of the nuthatch after fire. Nevertheless, we retained the model with the height of the smallest tree ($p = 0.094$). Among the variables measuring the severity of the fire, the modelling procedure selected the smallest length of crown burned as the only variable significantly (at the 5% level) explaining nuthatch presence. In the second modelling step where the best dendrometric and fire severity variables were merged with their interactions, only the smallest length of crown burned SLCB was selected ($p = 0.035$). The regression coefficients show that the smaller the length of crown burned, the more likely was the presence of the nuthatch after the fire (intercept = 0.925, slope = -0.388). The probability of occurrence of the bird was greater than 0.5 when the smallest length of crown burned on a pine of the plot was less than 2.5 m (Figure 20). In other words, the nuthatch tends to be absent in severe burns when all the pines have more than 2.5 m of burned crown.

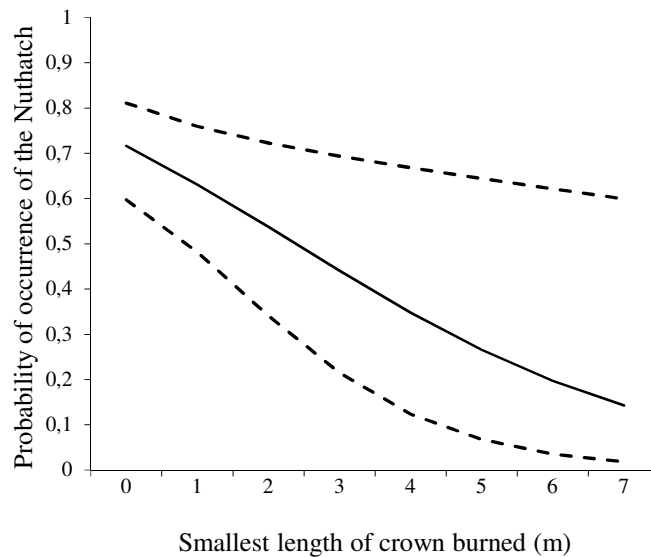


Figure 20. Probability of occurrence of the Corsican Nuthatch as a function of the smallest length of Corsican pine crown burned (with 90% confidence intervals).

6.4 DISCUSSION

In unaltered habitat, adult Corsican nuthatches are strictly sedentary and the population is relatively stable (Matthysen and Adriaensen 1989; Thibault *et al.* 2006). In the Asco forest, an undisturbed forest located in a valley adjacent to Tartagine-Melaja forest, no fluctuations of the nuthatch population were observed during the same time period as the present study, i.e. 1998-2005 (Thibault and Villard 2005 ; Thibault and Jenouvrier 2006). In contrast, in the two Corsican pine forests where nuthatches have been monitored before and after fire, the number of territorial birds has sharply declined in the first spring after fire: by - 37.5 % on Tartagine-Melaja (present work) and - 50% on Restonica (Thibault *et al.* 2002a). The decrease in abundance observed in the study area appears to result from the fire (see also Thibault *et al.* 2002a, 2004). However, as in most fire studies (Lawrence 1966; Prodon *et al.* 1984; Quinn 1994, Pons *et al.* 2003), we have no evidence of direct fire-induced mortality. In unburned stands (or before fire) the presence of the nuthatch is above all related to the presence of old and tall Corsican pines (Thibault *et al.* 2006). After a fire, we show that the presence of nuthatch is related to the smallest length of crown burned in the stand corresponding to the degree of canopy alteration. A length of 2.5 m of burned crown seems to be the critical severity threshold for the nuthatch.

The fire can have different effects, not exclusive and depending generally on its severity, that could explain the decline of nuthatches in burned areas. Creegan and Osborne (2005) showed that the disappearance of a fraction of the canopy, increasing the distances between crowns, was prejudicial to forest birds that need cover as protection against predators. Moreover, fire may cause an increase in the abundance of predators (Vierling *et al.* 2008). Woodpeckers in

general and Great Spotted Woodpeckers *Dendrocopos major* (a nest predator of nuthatch, Thibault and Villard 2005), in particular, usually increase in abundance after fire (Hutto 1995; Kotliar *et al.* 2002), increasing the risk of predation for nuthatch. The seeds of Corsican pine are the main food resource for nuthatches. Even if the opening of cones by fire makes numerous unburned seeds available during the days immediately following the fire (Hutto 1995 ; Thibault and Prodon 2006), the production of new seeds is much reduced in burned areas (Moneglia *et al.* in preparation). Moreover, nuthatches breed in dead and soft wood where the pairs excavate holes (Brichetti and Di Capi 1985). The fire usually burns most of the available snags (Dwyer and Block 2000; Hutto and Gallo 2006), so that it may be difficult for birds to find nest-sites in the short term before new snags are available (several years may be required for the dead wood of the pines killed by fire to become soft enough to permit the excavation of new nest sites by the nuthatch). In a non-fire context, Brichetti and Di Capi (1987) observed a low density of breeding nuthatches resulting from the scarcity of suitable dead trees. The simultaneous decrease of shelters, of nest sites, and of food resources probably forces nuthatches to leave the burned stands. Emigration resulting from a shortage of seeds has been described in the related Red-breasted nuthatch *Sitta canadensis* (Ghalambor and Martin 1999), especially after fire (Bock and Lynch 1970; Apfelbaum and Haney 1981; Raphael *et al.* 1987).

The habitat seems to remain unfavourable for nuthatches for several years after fire. We did not observe any trend toward a restoration of nuthatch numbers in the first two years after fire in Tartagine-Melaja forest, nor even in the first seven years after fire in Restonica forest (Moneglia *et al.*, in preparation). There are several long-lasting effects of fire: (i) where there is woodland regrowth after fire, even when the regeneration of the pines is successful the habitat, when completely burned, remains unfavourable for 60-120 years, i.e., the estimated time for stand maturity (Anon. 1991), (ii) the natural regeneration of *Pinus nigra* after fire is low (Retana *et al.* 2002; Rodrigo *et al.* 2004; Trabaud and Campant 1991), (iii) seed production decreases for several years after fire (Moneglia *et al.* in preparation), (iv) Corsican pines suffer delayed mortality as other Mediterranean pines (Rigolot 2004).

Nuthatch conservation and postfire salvage logging

As with other passerines (Emlen 1970; Pons and Prodon 1996; Pons *et al.* 2003), the nuthatch seems to show a high site-tenacity after a moderate disturbance. Owing to the irregular topography of the Corsican mountain forests, the severity of the fire varies from place to place, resulting in a mosaic of patches burned to different degrees. The nuthatch is absent only in the most burned areas. This mosaic pattern tempers the impact of large wildfires on the population, provided that incompletely burned forest patches are not cut after the fire (cf., in another context, Llimona *et al.* 1993; Purdon *et al.* 2002). Salvage logging has been encouraged in Corsica during recent years. Postfire cuts range from a few hectares up to several tens of hectares, and contribute to the decline of the nuthatch (as also observed in Red-breasted nuthatch, Hutto and Gallo 2006). For instance, 39.468 m³ of pine wood has been logged in the Ghisoni-Vivario forest after the 2000 fire, equivalent to the annual volume of pine wood cut in the whole Corsica in a normal year (anon. 2000, Thibault *et al.* 2004). Our results show that the nuthatch is likely to be absent when all the pines have more than 2.5 m of burned crown on

the plot, and present when at least one pine has less than 2.5 m of crown burned (i.e., the threshold at which the presence and absence of the nuthatch are equally probable). Thus a burned stand should not be clear-cut in the latter case. In a context where Corsican foresters are increasingly encouraged to promote the conservation of biodiversity, especially the endemic plants and animals (Anon. 2006), the use of such criteria could help the selection of plots to be cut where salvage logging is necessary.

6.5 REFERENCES

- Anonyme 1991. Directive locale d'aménagement des forêts domaniales pour la Région Corse. Office national des forêts, Ajaccio.
- Anonyme 2000. Orientations régionales forestières Corse. Direction régionale de l'agriculture et de la forêt de Corse, Ajaccio.
- Anonyme 2006. Contribution à la conduite des peuplements de pin laricio et habitats associés. Tome 2 Enjeux et gestion. Office National des Forêts. Déclic Communication, 250 p.
- Apfelbaum S., Haney A. 1981. Bird populations before and after wildfire in a Great Lakes pine forest. *The Condor*, 83 : 347-354.
- Barlow J., Hugaasen T., Peres C. A. 2002. Effects of ground fires on understory bird assemblages in Amazonian forests. *Biological Conservation*, 105 : 157-169.
- Beck N. 1992. Conservation de la sittelle corse *Sitta whiteheadi* Sharpe, 1844 : Sa place dans les aménagements forestiers. Travaux Scientifiques du Parc Naturel Régional et des Réserves Naturelles de Corse, 40 : 1-32.
- Bock C. E., Lynch J. F. 1970. Breeding bird populations of burned and unburned conifer forest in the Sierra Nevada. *The Condor*, 72 : 182-189.
- Brichetti P., Di Capi C. 1985. Distribution, population and breeding ecology of the Corsican nuthatch, *Sitta whiteheadi* Sharpe. *La Rivista Italiana di Ornitologia*, 55 : 3-26.
- Brichetti P., Di Capi C. 1987. Conservation of the Corsican nuthatch *Sitta whiteheadi* Sharpe, and proposals for habitat management. *Biological Conservation* 39 : 13-21.
- Burnham K. P., Anderson D. R. 1998. Model selection and inference, a practical information, 281 Theoretic approach. New-York : Springer, 353 p.
- Chapman R. A., Heitzman E., Shelton M. G. 2006. Long-term changes in forest structure and species composition of an upland oak forest in Arkansas. *Forest Ecology and Management*, 236 : 85-92
- Creagan H. P., Osborne P. E. 2005. Gap-crossing decisions of woodland songbirds in Scotland: an experimental approach. *Journal of Applied Ecology*, 42 : 678-687.
- Dwyer J. K. , Block W. M. 2000. Effects of wildfire on densities of secondary cavity-nesting birds in ponderosa pine forests of northern Arizona, in : *Fire and forest ecology: innovative silviculture and vegetation management*. ed. by Moser W. K., Moser C. E. Tall Timbers Fire Ecology Conference Proceedings, No. 21. Tall Timbers Research Station, Tallahassee, FL., pp 151-156.
- Emlen J. T. 1970. Habitat selection by birds following a forest fire. *Ecology*, 51 : 343-345.

- Ghalambor C. K., Martin T. E. 1999. Red-breasted Nuthatch (*Sitta canadensis*). In : The Birds of North America. ed. by Poole A. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca. [Online] <http://bna.birds.cornell.edu/bna/species/459>.
- Hutto R. L. 1995. Composition of bird communities following stand-replacement fires in Northern Rocky Mountain (U.S.A.) conifer forests. *Conservation Biology*, 9 : 1041-1058.
- Hutto R. L., Gallo S. M. 2006. The effects of postfire salvage logging on cavity-nesting birds. *The Condor*, 108 : 817-831.
- Ihaka R., Gentleman R. 1996. R: a language for data analysis and graphics. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 5 : 299-314.
- IUCN 2007. 2007 IUCN Red List of Threatened Species.
- Karlsson C. 2000. Seed production of *Pinus sylvestris* after release cutting. *Canadian Journal of Forest Research*, 30 : 982-989.
- Kotliar N. B., Hejl S. J., Hutto R. L., Saab V. A., Melcher C. P., McFadzen M. E. 2002. Effects of fire and post-fire salvage logging on avian communities in conifer-dominated forests of the western United States. *Studies in Avian Biology*, 25 : 49-64.
- Kotliar N. B., Kennedy P. L., Ferree K. 2007. Avifaunal responses to fire in southwestern montane forests along a burn severity gradient. *Ecological Applications*, 17 : 491-507.
- Lawrence G. E. 1966. Ecology of vertebrate animals in relation to Chaparral fire in the Sierra Nevada Foothills. *Ecology*, 47 : 278-291.
- Llimona F., Matheu E., Prodon R. 1993. Role of snag persistence and of tree regeneration in postfire bird successions: the case of pine and oak forest of Montserrat (Catalonia, N.E. Spain). In : *Fire in Mediterranean ecosystems*. ed. by Trabaud L., Prodon R. ECSC310 EEC-EAEC, Brussels-Luxembourg, pp. 315-331.
- Matthysen E., Adriaensen F. 1989. Notes on winter territoriality and social behaviour in the Corsican nuthatch *Sitta whiteheadi* Sharpe. *Alauda*, 57 : 155-168.
- Moreira F., Delgado A., Ferreira S., Borralho R., Oliveira N., Inacio M., Silva J. S., Rego F. 2003. Effects of prescribed fire on vegetation structure and breeding birds in young *Pinus pinaster* stands of northern Portugal. *Forest Ecology and Management*, 184 : 225-237.
- Pons P., Prodon R. 1996. Short-term temporal patterns in a Mediterranean shrubland bird community after wildfire. *Acta Oecologica*, 17 : 29-41.
- Pons P., Henry P. Y., Gargallo G., Prodon R., Lebreton J. D. 2003. Local survival after fire in Mediterranean shrublands: combining capture-recapture data over several bird species. *Population Ecology*, 45 : 187-196.
- Prodon R. 2000. Landscape dynamics and bird diversity in the Mediterranean basin: Conservation issues. In: *Life and Environment in the Mediterranean*. ed. by Trabaud L. 2000. Wit Press, pp. 261-299.
- Prodon R., Fons R., Peter A. M. 1984. L'impact du feu sur la végétation, les oiseaux et les micromammifères dans diverses formations méditerranéennes des Pyrénées-Orientales : premiers résultats. *Vie et Milieu/Life & Environment*, 39 : 129-158.
- Purdon M., Noël J., Nappi A., Harvey B., Brais S., Bergeron Y., Gauthier S., Greene D. 2002. L'impact des coupes de récupération après feu en forêt boréale : leçons d'Abitibi. *Chaire industrielle CRSNG-UQAT-UQAM en aménagement forestier durable*, Québec.

- Quinn R. D. 1994. Animals, Fire and vertebrate herbivory in Californian chaparral and other mediterranean type ecosystems, in : The role of fire in Mediterranean- type ecosystems. ed. by Moreno J. M., Oechel W. C. 1994. Springer-Verlag, 201 p.
- Raphael M. G., Morrison M. L., Yoder-Williams M. P. 1987. Breeding bird populations during twenty-five years of postfire succession in the Sierra Nevada. *The Condor*, 89 : 614-626.
- Retana J., Espelta J. M., Habrouk A., Ordoñez J. L., de Solà-Morales F. 2002. Regeneration patterns of three Mediterranean pines and forest changes after a large wildfire in northeastern Spain. *Ecoscience*, 9 : 89-97.
- Rigolot E. 2004. Predicting postfire mortality of *Pinus halepensis* Mill. and *Pinus pinea* L. *Plant Ecology*, 17 : 139-151.
- Rodrigo A., Retana J., Pico F. X. 2004. Direct regeneration is not the only response of Mediterranean forests to large fires. *Ecology*, 85 : 716-729.
- Saab V. A., Russell R. E., Dudley J. G. 2009. Nest-site selection by cavity-nesting birds in relation to postfire salvage logging. *Forest Ecology and Management*, 257 : 151-159.
- Smucker M. R., Hutto L., Steele B. M. 2005. Changes in bird abundance after wildfire: importance of fire severity and time since fire. *Ecological Applications*, 15 : 1535-1549.
- Soulères O. 2000. Les incendies de Haute-Corse. *Revue Forestière Française*, 52 : 401-405.
- Stuart-Smith K., Adams I. T., Larsen K. W. 2002. Songbird communities in a pyrogenic habitat mosaic. *International Journal of Wildland Fire*, 11 : 75-84.
- Thibault J.-C., Jenouvrier S. 2006. Annual survival rates of adult male Corsican Nuthatches *Sitta whiteheadi*. *Ringed Migration*, 23 : 85-88.
- Thibault J.-C., Prodon R. 2006. Seed harvesting by birds shortly after a wildfire in a Corsican pine forest. *International Journal of Wildland Fire*, 15 : 81-86.
- Thibault J.-C., Villard P. 2005. Reproductive ecology of the Corsican Nuthatch *Sitta whiteheadi*. *Bird Study*, 52 : 282-288.
- Thibault J.-C., Moneglia P., Beck N. 2002a. Les conséquences de l'incendie de l'été 2000 sur l'effectif de la sittelle corse (*Sitta whiteheadi*) dans la vallée de la Restonica, Corse. *Alauda* 70 : 431-436.
- Thibault J.-C., Seguin J.-F., Villard P., Prodon R. 2002b. Le pin laricio (*Pinus nigra laricio*) est-il une espèce clé pour la sittelle corse (*Sitta whiteheadi*). *Vie et Milieu/Life & Environment*, 57 : 329-341.
- Thibault J.-C., Prodon R., Moneglia P. 2004. Estimation de l'impact des incendies de l'été 2000 sur l'effectif d'un oiseau endémique menacé : la sittelle corse (*Sitta whiteheadi*). *Ecologia Mediterranea*, 30 : 195-203.
- Thibault J.-C., Prodon R., Villard P., Seguin J.-F. 2006. Habitat requirements and foraging behaviour of the Corsican nuthatch *Sitta whiteheadi*. *Journal of Avian Biology*, 37 : 477-486.
- Trabaud L., Campant C. 1991. Difficulté de recolonisation naturelle du pin de Salzmann *Pinus nigra* Arn. ssp. *salzmannii* (Dunal) Franco après incendie. *Biological Conservation*, 58 : 329-343.
- Vierling K. T., Lentile L. B., Nielsen-Pincus N. 2008. Preburn characteristics and woodpecker use of burned coniferous forests. *Journal of Wildlife Management*, 72 : 422-427.

7 DISCUSSION GENERALE ET IMPLICATIONS EN GESTION FORESTIERE

7.1 INTRODUCTION

Les relations entre la sittelle corse et la pin laricio ont deux aspects principaux :

- l’aspect trophique : les graines de pin laricio constituent une ressource alimentaire pour l’oiseau, mais cette ressource présente de fortes variations spatiales et temporelles que nous traitons dans ce travail.
- l’aspect structure de l’habitat : la pinède de laricio constitue un habitat pour la sittelle, mais cet habitat est soumis à d’importantes altérations. Le problème de la sélection de l’habitat en forêt exploitée ayant déjà été traité (cf. Villard *et al.* 2007), nous nous concentrons ici sur les effets du feu.

7.2 LA SITTELLE CORSE ET LES GRAINES DE PIN LARICIO : LES BESOINS ET LA RESSOURCE

7.2.1 Les graines de pin laricio en tant que ressource

Chez la sittelle corse, nous ne connaissons pas la part éventuelle des arthropodes pendant la période hivernale, mais les graines sont bien plus riches en énergie (lipides). D’une façon générale, les arthropodes en tant que ressource posent des problèmes aux oiseaux insectivores qui ont besoin de maintenir leur métabolisme pendant la nuit quand il fait très froid (Chaplin, 1974), et les graines présentent de ce point de vue un réel avantage énergétique. En hiver dans les Pyrénées, la mésange noire (espèce proche de la sittelle corse par son comportement alimentaire) ne cache que des graines de pin, alors qu’il y a aussi de la nourriture animale disponible (Brotons et Haftorn, 1999). Des insectes peuvent être stockés quand la production de graines est mauvaise (en Norvège notamment) (Brotons et Haftorn, 1999) mais, en période hivernale, les graines de conifères sont privilégiées aux insectes.

7.2.1.1 Les graines de pin laricio comme ressource idéale pour la sittelle corse

Les graines de pin laricio apparaissent comme une ressource alimentaire très avantageuse pour la sittelle corse car elles sont (i) très abondantes (plusieurs centaines de milliers de graines par hectare), (ii) disponibles sur les arbres pendant toute la période hivernale (de décembre à mars)

alors que les autres ressources (animales notamment) sont rares, et (iii) elles sont riches en calories (cf. chapitres 3 et 4).

Bien que *Pinus pinaster* soit aussi abondant que le pin laricio sur l'île (leurs peuplements couvrent respectivement 210 km² et 213 km²), ses pinèdes sont un habitat marginal pour la sittelle (Thibault *et al.* 2002). On peut donc se demander pourquoi ses graines ne constituent pas une ressource appréciable pour la sittelle. Il semble que ce soit la dureté des graines de *Pinus pinaster* par rapport à celle du pin laricio qui soit discriminante. En effet, la sittelle corse mange des graines en hiver après les avoir ouvertes à coups de bec (*hammering*) pour les débarrasser de leur coque (*Sitta canadensis* présente le même comportement, cf. Green, 2008). Or, Villard (non publié) a observé que la sittelle corse a du mal à casser les graines de *Pinus pinaster*, qu'elle est obligée de transporter sur des forges alors que les petites graines du laricio, facile à casser, ne posent pas de problèmes de ce point de vue. La coque des graines de *Pinus pinaster* est en effet beaucoup plus épaisse (0,42 mm ± 0,09 ; n=10) que celle des graines de pin laricio (0.13 mm ± 0,04 ; n=10) (Thibault *et al.*, 2002). L'exploitation des graines de *Pinus pinaster* est donc moins avantageuse d'un point de vue énergétique que celles du laricio.

La sittelle corse semble adaptée à la ressource en graines des forêts de pin laricio par son comportement de cache, par la morphologie de son bec adapté à la préhension des petites graines entre les écailles du cône semi-ouvert (Prodon et Thibault, 2007), et par certains aspects de sa reproduction (notamment les variations de dates de ponte) (Thibault et Villard, 2005b).

7.2.1.2 La qualité et la disponibilité des graines de pin laricio

7.2.1.2.1 Variabilité de la qualité des graines et des cônes

Bien que Smith (1989) considère les graines de conifères comme uniformes en dimension (masse) à l'intérieur d'un cône, d'un arbre ou d'une population d'une espèce donnée, nos résultats montrent une certaine variabilité de la masse des graines chez le pin laricio. Debain (2003) observe aussi que la dimension des graines de *Pinus sylvestris* peut varier d'un arbre à l'autre et d'un cône à l'autre. En revanche, nous confirmons l'observation de Smith (1989) que le nombre total de graines saines dans un cône à l'intérieur d'une même production annuelle pour un arbre ou une population est très variable.

Nos résultats montrent chez le pin laricio une corrélation entre le diamètre de l'arbre et la masse individuelle des graines, bien que l'effet du diamètre varie en fonction du nombre total de graines et du nombre de graines vides. Il y a corrélation positive entre le diamètre de l'arbre et la masse individuelle des graines quand il y a beaucoup de graines par cône. Chez les arbres de diamètre supérieur à 40 cm, plus il y a de graines, plus elles sont grosses, le nombre de graines augmentant avec la dimension du cône (cf. Figure 10, chapitre 3). Inversement, chez les pins de petit diamètre (D < 40 cm), les graines sont plus grosses quand il y a peu de graines par cône. Mais l'éventuel effet de cette variabilité des dimensions des cônes et des graines sur le choix

de la sittelle reste à tester, mais le fait que, dans un peuplement, les gros arbres produisent plus de gros cônes contenant de grosses graines, intervient probablement dans le choix préférentiel des vieux peuplements par la sittelle.

Par contre, nous n'avons pas étudié l'éventuel effet de l'isolement et de l'âge de l'arbre porteur sur la qualité des graines et des cônes. Chez *Pinus sylvestris*, Debain (2003) a montré qu'il n'y a pas de corrélation avec l'isolement ou l'âge des arbres, et Karlsson (2000) a montré que l'éclaircie d'un peuplement n'influe pas sur la masse des graines. Chez *Abies alba*, Arista et Talavera (1996) ont montré des différences de la dimension des cônes et du nombre de graines par cône selon la densité du peuplement (donc l'isolement), à forte densité les cônes sont plus gros, et le nombre total de graines par cône est plus grand.

7.2.1.2.2 Variabilité spatiale de la production de cônes

Variabilité inter-arbre

Le nombre de cônes produits peut être très différent entre les arbres d'un même peuplement. Pour une année donnée, il y a de bons et de mauvais producteurs, tout comme l'a montré par exemple Eis *et al.* (1965) chez *Pseudotsuga menziesii*, *Abies grandis* et *Pinus monticola*. La variation de la production de semences entre les arbres est notamment expliquée par les différences de diamètre [Karlsson (2000) pour *Pinus sylvestris*; Greene *et al.* (2002) pour *Abies balsamea* et *Picea glauca*; Turner *et al.* (2007) pour *Pinus contorta* var. *latifolia*] ou d'âge [Debain (2003) pour *Pinus sylvestris*]. Chez le pin laricio, nous avons montré que le nombre de cônes produits tend à augmenter avec le diamètre. De manière générale, la production de semences par un végétal est corrélée à sa taille, même si cela n'est pas systématique. Karlsson (2000) a montré chez *Pinus sylvestris* que malgré un effet positif du diamètre sur la production de cônes, la hauteur des arbres et la longueur de la couronne vivante n'étaient pas corrélées significativement avec la production de cônes.

Cependant, l'hétérogénéité inter-arbre est très importante même à diamètre égal. Mais les facteurs et contraintes pouvant faire varier la production de cônes et de graines sont nombreux (Matthews, 1963). Parmi les principaux facteurs, les plus couramment cités dans la littérature sont : (i) des contraintes physiologiques (Arista et Talavera, 1996; Owens, 1994), (ii) la prédation par les granivores (oiseaux, insectes, champignons) avant la dispersion (Owens et Morris, 1998), (iii) la compétition entre les semenciers (densité du boisement, isolement de l'arbre, disponibilité de la lumière) (Debain, 2003; Karlsson, 2000; Greene *et al.*, 2002), (iv) les caractéristiques édaphiques (Matthews, 1963). Mais l'analyse de ces aspects reste à entreprendre pour le pin laricio de Corse.

Concentration de la production sur certain semencier

Tout comme l'a montré Hagner (1958) chez *Pinus sylvestris* et *Picea abies*, nous avons observé que les années de faible production en cônes, celle-ci est concentrée sur peu d'arbres ; ainsi à Asco en 2006, et à Petrapiana en 2004. La proportion de pins laricio non-producteurs, toutes forêts d'altitudes confondues (alt > 1000 m), varie fortement selon les années (de 13 à 64%). Nous avons constaté que les années de faible production de cônes, celle-ci est assurée par seulement une petite partie des arbres, alors que les années très productives en cônes, la production est assurée par une large part des pins.

Variabilité intra-forestière

Nous avons enregistré des différences significatives entre les bouquets d'arbres d'un même peuplement. Il existe donc une forte hétérogénéité stationnelle de la production.

Les différences observées entre bouquets semblent montrer une certaine auto-corrélation spatiale dans la production, notamment due, entre autres, à des effets exposition (Mencuccini *et al.* 1995), de sol ou de substrat, ou encore aux caractéristiques intrinsèques des bouquets (densité, disponibilité de la lumière, dendrométrie,...). Par exemple, chez *Pinus sylvestris*, Karlsson et Orlander (2002) ont montré qu'un peuplement ayant subi une coupe d'éclaircie produisait davantage de cônes qu'un peuplement non exploité (densité plus élevée), et que les arbres présentaient une quantité de nutriments plus élevée, ce qui pourrait expliquer la production de cônes plus importante. De plus, certains facteurs qui ont une influence sur la production de cônes et de graines à l'échelle « arbre » (cf. ci-avant), peuvent affecter plusieurs arbres proches, et ainsi expliquer des variations entre les bouquets d'arbres. Enfin, des facteurs génétiques pourraient être impliqués, la dispersion des graines étant concentrée près de l'individu semencier.

Variabilité altitudinale

Comme l'ont observé Mencuccini *et al.* (1995) chez *Picea abies* et Turner *et al.* (2007) chez *Pinus contorta* var. *latifolia*, nous avons montré que la production de cônes du pin laricio varie négativement selon l'altitude. Plus exactement, nous avons observé un pic d'abondance, plus ou moins marqué selon les années, à des altitudes (~900 m en 2005 et ~600 m en 2006) inférieures à la tranche altitudinale où se localisent actuellement l'essentiel des massifs forestiers de pin laricio. Bien que le pin laricio soit classiquement considéré comme une essence d'altitude (cf. Richardson, 1998) et plus précisément comme une espèce des étages supraméditerranéen et montagnard de la Corse (Gamisans 1991), il apparaît donc que l'optimum de production de graines du pin laricio, qui correspondrait plutôt à l'étage méso-méditerranéen (Gamisans 1991), ne coïncide donc pas avec sa distribution actuelle en Corse.

Qui plus est, nous avons observé que la variabilité de la production de cônes, c'est-à-dire les variations inter-annuelles, étaient moins fortes aux basses altitudes. C'est d'ailleurs, une constatation proche de celle de Mencuccini *et al.* (1995) (chez *Picea abies*) et de Jacobsen

(1985) (chez *Pinus ponderosa* et *Pseudotsuga menziesii*) qui indiquent que la fréquence des fortes productions diminuent avec l'altitude.

Il est toutefois difficile de préciser les facteurs responsables de cette diminution altitudinale de la production : diminution de l'activité photosynthétiques en altitude, diminution des réserves de nutriments utilisés dans les processus de la reproduction, stress hydrique et thermique croissants, raccourcissement de la saison de croissance, conditions édaphiques plus sévères, etc. (Mencuccini *et al.*, 1995).

Variabilité de la production à l'échelle géographique (variation inter-vallées)

Nos résultats montrent que la production de cônes varie entre les vallées forestières (secteurs), mais l'intensité de ces variations est différente selon les années.

Boyer (1986) a montré que la production de *Pinus palustris* varie considérablement entre 11 sites d'étude à travers les États-Unis. Sur certains sites, la fréquence annuelle de la production de cônes était si faible (une production tous les dix ans) que les auteurs suggèrent que la régénération naturelle ne peut assurer la pérennité des boisements. Krannitz et Duralia (2004) observent chez *Pinus ponderosa*, des différences inter-sites, même si certaines ne sont pas significatives. Mais il est vrai que les échelles géographiques de ces études dépassent de beaucoup l'étroitesse du territoire insulaire de l'aire de répartition naturelle du pin laricio de Corse. Nos observations montrent qu'il existe bien des variations à plus petite échelle.

7.2.1.2.3 Variabilité temporelle de la production de cônes et de graines

Chez les conifères, la production de cônes est généralement variable entre les années [cf. par exemple Eis *et al.* (1965) pour *Pseudotsuga menziesii*, *Abies grandis* et *Pinus monticola* ; Boyer (1986) pour *Pinus palustris* ; Calama et Montero (2007) pour *Pinus pinea* ; Debain (2003), Mencuccini *et al.* (1995), Karlsson (2000) pour *Pinus sylvestris* ; Hagner (1958) pour *Pinus sylvestris* et *Picea abies*]. Nous avons montré que le pin laricio n'échappe pas à la règle, car il présente des variations de la quantité de cônes produits très importantes d'une année à l'autre.

Chez beaucoup d'espèces de pins, une année de pic de production (*mast year*) intervient tous les 3 à 10 ans (Richardson, 1998). Selon Plaisance (1986), le pin laricio fructifie abondamment tous les 3-4 ans. Nos suivis de la production de cônes n'ont pas permis de mettre en évidence une telle régularité cyclique, en raison peut-être de nos durées de suivis trop courtes (entre 3 et 7 ans). Par contre, nous avons clairement observé des années de très faible (voire nulle) production de cônes, mais sans cycle régulier évident. Il nous est toutefois apparu que certaines années présentes de très fortes productions, mais là encore le peu d'années de suivi ne permet pas de mettre en évidence un quelconque cycle. Le pin laricio semble présenter des cycles de durées irrégulières, avec par exemple une très bonne année suivi d'une mauvaise année ou plusieurs années moyennes, ou encore deux productions moyennes consécutives, mais rarement une forte production de cônes pendant deux années consécutives.

Tout comme pour les variations spatiales, les facteurs expliquant les variations temporelles sont difficiles à identifier. Les variables souvent avancées sont celles liées aux variations météorologiques. Mencuccini *et al.* (1995), ainsi que Matthews (1963) évoquent pour *Picea abies*, l'importance des conditions météorologiques à différent stade de développement des cônes et des graines. Karlsson (2000) cite, pour *Pinus sylvestris*, la valeur des températures estivales durant l'initiation des bourgeons floraux,. Chez *Pinus echinata*, Bramlett (1972) pense que les gelées printanières, facteur de mortalité des strobiles, peuvent expliquer les différences de la production d'une année sur l'autre. Les insectes peuvent également être cause de différences quantitatives de la production d'une année sur l'autre (Bramlett 1972).

7.2.1.2.4 Interactions entre variabilité temporelle et variabilité spatiale : conséquence négative pour la sittelle corse

Plusieurs auteurs ont noté une synchronicité des variations de production de cônes chez des conifères. Lamontagne et Boutin (2007) montrent que cette synchronicité décroît en fonction de la distance séparant les arbres observés : les arbres proches sont synchrones, ils le sont très peu s'ils sont séparés par plus de 3000 m. Chez *Pinus sylvestris*, Broome *et al.* (2006) notent que la production de cônes en Grande-Bretagne a été synchrone sur des distances allant jusqu'à 200 km ; chez *Picea sitchensis* et *Picea abies*, elle a été synchrone sur l'ensemble de la Grande-Bretagne (à une distance supérieure à 600 km). Ce synchronisme doit avoir un déterminisme environnemental et non génétique puisque, chez *Pinus sylvestris*, Summers et Proctor (2005) n'observent pas de différences de production entre les forêts spontanées et les plantations. Chez le pin laricio de Corse, nous avons montré qu'il peut y avoir une certaine synchronicité des variations de la production de cônes entre les forêts de l'île (ce qui ne veut pas dire égalité de production). Mais cette synchronicité semble surtout évidente pour les années de forte production (ainsi 2005). Même si les mauvaises années sont elles aussi assez synchrones dans l'île, la plus mauvaise année pour un peuplement donné peut ne pas être la même partout (ainsi la plus mauvaise année a été 2006 à Asco, 2004 dans les autres massifs). Nos modèles, si l'effet-année est très fort et l'interaction année*secteur est significative, sont sensibles à ces écarts locaux au synchronisme.

Les années de faible production de cônes et de graines (comme en 2004), éventuellement conjuguées à des territoires de mauvaise qualité (par exemples, des peuplements trop clairsemés, des arbres de diamètre trop faible, une mauvaise exposition, des territoires en altitude,...), peuvent placer les sittelles dans des situations très difficiles au point de vue trophique. Ce fut certainement le cas en 2004, année de très mauvaise production en cônes, surtout au-dessus de 1000 m.

7.2.2 Taille et qualité du territoire

Dans ce qui suit, et en fonction de ce qui est connu du comportement territorial de la sittelle, nous considérerons synonymes les termes de territoire (classiquement, la surface défendue par le couple ou un de ses membres) et de domaine vital (surface utilisée, défendue ou non). Ce point sera rediscuté au paragraphe 7.2.4.

7.2.2.1 Relation entre énergie disponible et taille du territoire

Selon Haskell *et al.* (2002), un domaine vital (*home range*) est : “*the area used by an animal in its daily and seasonal movements, integrates organism physiology, morphology and behaviour to determine patterns of space use, population density and interactions with other species*”. Selon cette définition, il apparaît que de nombreux facteurs entre en jeu dans la taille du domaine vital, et que celle-ci n’est pas figée, laissant une marge d’adaptation à l’animal pour répondre aux contraintes environnementales, notamment énergétique (disponibilité de la ressource, présences de compétiteurs, qualité de l’habitat,...).

La valeur énergétique d’un domaine vital ou d’un territoire est un facteur central de leur délimitation. On admet généralement que les oiseaux ajustent la taille de leur territoire d’après la valeur énergétique de celui-ci. Le fait a été démontré dans le cas des oiseaux-mouches qui ajustent la taille de leur territoire hivernal à la valeur énergétique de celui-ci (Carpenter *et al.*, 1983).

Chez la sittelle corse, on constate que les densités sont deux fois moindres dans les peuplements brûlés (cf. chapitre 5 ; Moneglia *et al.*, 2009a, 2009b), et on sait que les territoires sont plus grands en forêt clairsemée (cf. Thibault *et al.* 2006). Il semble donc qu’une qualité médiocre du territoire entraîne un accroissement de la superficie de celui-ci ; les territoires les plus grands seraient les plus mauvais. Ce constat est en accord avec ce qu’on peut appeler la théorie énergétique du territoire, selon laquelle une diminution de la densité des ressources engendre en réponse, une augmentation de la taille du territoire (Haskell *et al.*, 2002).

Elchuk et Wiebe (2003) ont distingué chez le *Colaptes auratus*, la zone d’activité principale ou *core area*, et le domaine vital (*home-range*), la *core area* variant de 8 à 29% du domaine vital. Il pourrait y avoir plusieurs *core areas* sur un domaine vital, l’une centrée sur le nid, les autres étant des aires d’alimentation et de perchoirs ou de postes de chant. D’après ces auteurs, il semblerait (i) que la taille et la géométrie des domaines vitaux est déterminée par la distribution spatiale des zones alimentaires principales (*core areas*) plutôt qu’à des caractéristiques générales de l’habitat, et (ii) que la diminution de la disponibilité de la ressource alimentaire dans les *core areas* autour des nids cause des déplacements des oiseaux sur des distances plus importantes, augmentant ainsi la taille des domaines vitaux.

7.2.2.2 Estimation énergétique de la superficie minimale du domaine vital de la sittelle corse

Nous avons vu qu'un individu de sittelle consomme environ 275 graines par jour, et nous avons estimé que sur une superficie de 10 ha, les sittelles (avec une densité moyenne de 1 couple/10 ha) prélèveraient environ 50 000 graines/an, correspondant à leur besoin énergétique durant les mois hivernaux de décembre à février. Cependant, dans la forêt de pin laricio de Corse, la mésange noire concurrence fortement la sittelle, d'autant plus que ses densités sont très supérieures à celles de la sittelle corse [15-21 couples/10 ha (Arrizabalaga *et al.*, 2002) pour la mésange vs. 1 couple/10 ha pour la sittelle (Thibault *et al.*, 2002)]. Nous avons estimé que sur une superficie de 10 ha les mésanges noires collectent au moins 200 000 graines/an (15 couples/10 ha). En cumulant les deux espèces, sur une superficie de 10 ha, nous avons estimé qu'un couple de sittelle et au moins 15 couples de mésanges ont besoins d'au moins 9 500 cônes/an (cas en 2005, avec 0,419 g de graines par cône ; 13 500 en 2004 avec 0,299 g de graines par cône cf. chapitre 4).

En prenant en compte les mésanges noires, nous avons évalué que la production en graines de seulement quelques milliers de m² de pinède produisent la quantité de graines nécessaire à ces oiseaux durant les trois mois hivernaux. Mais, un territoire donné peut ne pas produire suffisamment de cônes (ainsi le territoire H25 en 2006), car certaines années la surface de pinède produisant la quantité équivalente au besoin des sittelles peut être relativement élevée (> 3 ha).

Par ailleurs, il est très improbable qu'un couple de sittelles soit capable d'exploiter exhaustivement tous les cônes sur tous les pins de son domaine vital, et que nos calculs d'estimation sous-estiment la « surface minimale utile, et ceci d'autant plus qu'ils ne prennent pas en compte (par manque de données) le taux de graines perdues pour les sittelles, (i) par dissémination dès l'ouverture des cônes (les graines tombant au sol sont définitivement perdues pour les sittelles qui ne se nourrissent jamais au sol ; cf. Villard *et al.*, 2003), et (ii) par la prédation d'autres granivores vertébrés (pics, beccroisés,...), invertébrés (insectes) ou autres. De plus, nous ne disposons pas de données sur la quantité de graines cachées par les sittelles et non consommées. Il faudrait enfin tenir compte de la consommation des autres granivores (bec-croisé, pic épeiche, etc). En effet, cette part peu être très importante. Castro *et al.* (1999) a trouvé un taux de consommation par les beccroisés atteignant 80% des graines, auxquels s'ajoutaient les mésanges et les *Carduelis* qui peuvent consommer selon les années jusqu'à 51% des graines qui ont échappé à la prédation des beccroisés. Plus généralement, le taux de prédation des graines dans les cônes par les oiseaux atteint 20-30%, avec pour principal consommateur les beccroisés (Worthy *et al.*, 2006 ; Lescourret et Genard, 1986a, 1986b). Mais, aucune donnée dans les pinèdes de Corse pour l'instant ne nous permet d'estimer la proportion de graines perdues pour la consommation de l'ensemble sittelles-mésanges. En première approximation, il paraîtrait prudent de doubler l'estimation des surfaces minimales pour assurer la subsistance d'un couple de sittelle.

7.2.3 Les graines peuvent-elles être un facteur limitant ?

Nous avons montré que la production de graines du pin laricio pouvait être très importante (plusieurs centaines de milliers de graines par hectare). Dans le même temps, nous avons constaté une très grande variabilité spatiale et surtout interannuelle, avec des années de très faible production de graines, soit à l'échelle locale (plusieurs centaines d'hectares, une vallée), soit à l'échelle géographique (sur l'ensemble de l'île). Comme ces années déficitaires en graines peuvent en plus être conjuguées avec de mauvaises conditions climatiques (températures froides), il peut en résulter de lourdes contraintes pour la sittelle corse.

Dans ces conditions, les sittelles se trouvent occasionnellement contraintes à une augmentation de la taille de leur domaine vital afin de compenser le déficit en graines. Mais cette augmentation suppose l'augmentation des distances parcourues à la recherche des quelques pins produisant des graines, donc l'augmentation de la dépense énergétique et des risques de prédation.

Bien que Thibault et Jenouvrier (2006) n'aient pas pu mettre en évidence de corrélation entre la survie annuelle des sittelles corses et la production de graines de pin laricio (peut-être en raison d'un jeu de données limité), il est très probable qu'un déficit en graines observé certaines années (exemples en 2004 sur l'ensemble des forêts d'altitude) ait des effets négatifs sur la survie hivernale, sur la reproduction qui suit ou sur la stabilité des couples, et que la disponibilité des graines de pin laricio puisse constituer un facteur limitant pour les sittelles.

7.2.4 Stratégie générale d'un endémique insulaire sédentaire dans un habitat aux ressources alimentaires variables

7.2.4.1 Caractère adaptatif du comportement de cache

7.2.4.1.1 Le comportement de cache (*hoarding, storing*)

Le comportement de cache consiste à stocker et dissimuler des réserves d'aliments (invertébrés, graines). De nombreuses familles d'oiseaux présentent ce comportement, en particulier les sittelles (Hardling *et al.*, 1997; Moreno *et al.*, 1981), les mésanges (Sherry, 1989 ; Brotons et Haftorn, 1999 ; Moreno *et al.*, 1981) et les corvidés (Lanner, 1996).

La sittelle corse, ne disposant pas d'un bec-outil capable de décortiquer les cônes du pin laricio (Prodon et Thibault, 2007), prélève les graines avant leur dispersion (*pre-dispersal seed predator*), et réalise des caches (Matthysen, 1998). L'observation directe (J.-C. Thibault et P. Villard, comm. pers.) montre que les sittelles corses disséminent les graines cachées une par une dans les interstices de l'écorce des pins. Ce comportement (*scatter-hoarding*) est très proche de celui des mésanges qui cachent de la nourriture de façon dispersée sur leur territoire, et qui peuvent faire des centaines voire des milliers de caches par jour (Sherry, 1989 ; Pravosudov et Grubb, 1997), chacune avec un seul ou un très petit nombre de graines ou proies

(Sherry, 1989). Chez la mésange noire, l'intensité de cache peut être de 2,3 caches/10 min, mais elle varie considérablement selon le mois (Brotons, 2000).

Si pour la sittelle corse aucune étude dédiée n'a été entreprise sur son comportement de cache de graines, la littérature fournie de nombreux éléments qui peuvent s'appliquer à la sittelle corse. Mais ces facteurs ne sont pas indépendants les uns des autres, et sont liés entre eux par le budget-temps des oiseaux. Lucas *et al.*, (2001) ont relevé un compromis particulièrement complexe entre activité de collecte, de cache, taux de chapardage, variabilité journalière de l'offre de nourriture, et risque de prédation.

- Le comportement de cache peut être influencé par le contexte social de l'espèce étudiée. Chez *Sitta europaea*, Carrascal et Moreno (1993) ont montré que le temps consacré à cacher de la nourriture est supérieur quand les individus sont seuls que quand l'oiseau est en groupe. Dans un contexte de groupe, les *Sitta europaea* considèrent les autres individus comme des prédateurs potentiels de caches, et privilégient alors les réserves énergétiques internes (*fat deposits*). Les sittelles corses étant des oiseaux solitaires, elles favoriseraient les réserves d'énergie externes (les caches) plutôt qu'un stockage interne. Cette hypothèse rejoint les observations de terrain, même si aucune mesure du temps consacré par les sittelles corses à cacher des graines n'a été réalisée.
- Le comportement de cache varie selon la saison et la photopériode. Chez *Sitta europaea*, le comportement de cache est plus intense en septembre-octobre qu'en juillet-août (Matthyssen 1998). Pravosudov et Grubb (1997) rapportent que les mésanges cachent davantage à la fin de l'été et en automne (quand la ressource est la plus abondante), mais que des caches sont également réalisées en période de reproduction. La sittelle corse quant à elle, concentre son activité de cache en automne-hiver, saison de disponibilité des graines de pin laricio. Au-delà des variations saisonnières du comportement de cache, Shettleworth *et al.* (1995) ont montré chez les *Paridae* que l'intensité du comportement de cache est contrôlée par la photopériode, mais de manière différente selon la saison biologique de l'oiseau (après/avant reproduction). C'est probablement aussi le cas pour la sittelle corse.
- Une différence du comportement de cache peut exister entre les mâles et les femelles, comme cela a été montré par Steer (2006) chez un passereau endémique de Nouvelle Zélande. Chez la sittelle corse les données sont insuffisantes pour détecter une différence entre les sexes concernant le comportement de cache. On peut noter qu'en période hivernale (saison de cache chez la sittelle), il n'y a pas de différences inter-sexe dans les substrats et les structures de végétation utilisés par les sittelles corses durant la quête alimentaire (Villard *et al.*, 2003).
- Les oiseaux peuvent adapter leur comportement de cache en réponse à un pillage des caches prévu ou potentiel : (i) ils peuvent réaliser plus de caches (pour compenser les pertes) en présence de compétiteurs ; (ii) ils peuvent au contraire cesser de cacher ou retarder la réalisation de caches ; (iii) ils peuvent sélectionner des sites moins soumis au chapardage ; (iv) ils peuvent cacher « hors de la vue » de ses concurrents ; (v) ils peuvent déplacer, même à plusieurs reprises, la nourriture cachée ; (vi) ils peuvent manger la

nourriture en présence de concurrents, et la cacher seulement en leur absence (Dally *et al.*, 2006).

- Le risque de prédation de l'oiseau cacheur est susceptible de varier au cours d'une journée, ce qui peut avoir une influence sur la gestion quotidienne de l'énergie (Pravosudov et Lucas, 2001). Ces auteurs ont montré qu'au cours d'une journée l'intensité de la mise en cache de nourriture chez les oiseaux est plus élevée lorsque le risque de prédation est le plus bas.

7.2.4.1.2 Caractère adaptatif du comportement de cache

Dans les forêts à hivers froids, certains petits passereaux sont sédentaires, ce qui suppose une gestion optimale de l'énergie, qui est permise par le comportement de cache d'aliments. En effet :

- Les caches garantissent l'accès à l'énergie durant les périodes de faible disponibilité de nourriture et permettent d'utiliser progressivement et parcimonieusement la production de graines en fonction des besoins. Les caches sont particulièrement avantageuses pour les oiseaux confrontés à une variabilité de la ressource alimentaire qui connaissent des périodes d'abondance alimentaire suivies par des périodes de pénurie (McNamara *et al.*, 1990 ; Hurly, 1992 ; Roberts, 1979 ; Hitchcock et Houston, 1994). C'est le cas des consommateurs de graines de *Pinus*, et de la sittelle corse en particulier. Les oiseaux qui cachent la nourriture se libèrent, dans une certaine mesure, des fluctuations temporelles dans l'approvisionnement alimentaire en utilisant en période de pénurie les graines cachées en période d'abondance (Pravosudov et Grubb, 1997). L'activité de cache est maximale lors du maximum de disponibilité de la ressource lorsque celle-ci est en excès (Pravosudov et Grubb, 1997 ; Sherry, 1989). Nilsson et Persson (1993) montre que *Sitta europea* exploite plus la nourriture cachée quand il fait mauvais, moins quand il fait beau. C'est le cas par exemple, au moment de l'ouverture des cônes des *Pinus*, pour les espèces incapables de décortiquer les cônes fermés (*Sittidae*, *Paridae*). Thibault *et al.* (2006) ont montré que la sittelle récolte et cache les graines pendant les journées chaudes et ensoleillées correspondant aux conditions d'ouverture des cônes, et exploite les caches quand il fait froid. Par conséquent, la banque de graines constituée par les caches agit comme tampon temporel et comme "assurance" contre des perturbations stochastiques (Brodin, 2007).
- Dans les forêts froides en hiver, la consommation énergétique nocturne est élevée, les caches de graines peuvent constituer une source d'énergie en prévision des besoins énergétiques nocturnes. C'est ce qu'a montré McNamara *et al.* (1990) dont le modèle prédit un stockage de la nourriture plutôt le matin, et une exploitation des caches le soir, ce que semble confirmer les observations de terrain sur le comportement de la sittelle corse.

- Les caches ont également comme avantage de minimiser la compétition intra- et inter-spécifique en mettant à l'abri des compétiteurs un surplus alimentaire temporaire. Steer (2006) suggère que chez *Petroica australis* (un passereau endémique de Nouvelle Zélande), le comportement de cache est principalement une réponse opportuniste pour soustraire aux concurrents l'excès de nourriture. Comme nous l'avons montré, la sittelle corse est confrontée à la concurrence de la mésange noire, qui comme elle, prélève les graines dans les cônes ouverts et réalise des caches. Il est donc probable qu'à travers leur comportement de cache, les deux espèces ôtent la nourriture à l'autre afin de limiter la concurrence, bien qu'un chapardage sur les caches de l'une et l'autre soit probable. Mais, Vander Wall et Jenkins (2003) suggèrent que pour les petits vertébrés territoriaux dont les domaines vitaux se chevauchent, le pillage peut être toléré car il est réciproque ; il en résulterait une sorte de comportement coopératif piloté en fait par le comportement égoïste des membres.
- En stockant l'énergie dans des caches, et non sous forme de réserves graisseuses, les oiseaux diminuent le risque de prédation qui est lié à l'augmentation de la masse corporelle de l'oiseau, de plus, les oiseaux optimisent mieux ainsi leur budget-temps, pouvant rester plus de temps en sécurité dans la végétation et/ou à être vigilant aux prédateurs (Stephens *et al.*, 2007).

Un avantage évident des caches est d'assurer une ressource alimentaire durant les périodes de disette. Thibault *et al.* (2006) ainsi que Nilsson *et al.* (1993) ont montré que, respectivement, la sittelle corse et *Sitta europaea* exploitent la nourriture cachée quand la ressource est indisponible, et cachent durant les journées de bonnes conditions météorologiques quand la ressource est disponible. Ils ont également observé que les caches sont réutilisées le jour même ou quelques jours plus tard après que la nourriture ait été cachée. Il est donc évident que les fluctuations journalières de la disponibilité de la ressource alimentaire peuvent être surmontées grâce au comportement de cache, mais il n'est pas exclu que les caches de graines peuvent également jouer un rôle vis à vis des fluctuations saisonnières. Brotons et Haftorn (1999) suggèrent que chez la population norvégienne de mésange noire, l'absence de caches à long terme rend la sédentarité difficile dans un milieu où les variations de production sont fortes, ce qui expliquerait qu'elle soit partiellement migratrice. Pourtant, pour Brodin (2007), les caches à long terme sont importantes chez les *Paridae* des régions boréales, où elles constituent une large proportion de la nourriture en hiver, ce qui suppose qu'elles puissent être exploitées pendant les mois qui suivent la cache. Plusieurs auteurs ont montré en effet que les caches peuvent être exploitées plusieurs semaines ou mois après leur réalisation. Ainsi, Brodin et Kuns (1997) ont montré que *Parus montanus* retrouve ses caches jusqu'à 56 jours après les avoir réalisés ; après plusieurs jours, les mésanges retrouvent leurs caches plus par une préférence générale pour certains types de caches que par la mémoire, ce qui suppose qu'il n'y a pas de limite de temps dans l'exploitation des caches si celles-ci ou leur contenu (insectes, graines) ne sont pas altérés. Par contre, Sherry (1989) ainsi que Brodin et Ekman (1994) montrent que chez les mésanges, la nourriture cachée est généralement utilisée à court terme, le jour même ou quelques jours seulement après le stockage. Par ailleurs, plusieurs auteurs ont montré que *Sitta europaea* utilise ses caches sur le long terme (*long-term hoarder*) (Nilsson *et al.*, 1993 ;

Pravosudov et Grubb, 1997 ; Nilsson et Persson, 1993). Pravosudov et Grubb (1997) et Nilsson et Persson (1993) rapportent que la *Sitta europaea* peut utiliser ses caches 100 jours après les avoir faites, les retrouvant grâce à sa mémoire (Hardling *et al.*, 1997).

7.2.4.1.3 Conclusions sur le cas de la sittelle corse

On peut poser l'hypothèse que la sittelle corse, dans son comportement de cache, est intermédiaire entre *Sitta europaea* et les *Parus*. Ses caches seraient surtout exploitées à court terme mais avec possibilité de plus long terme, et seraient retrouvées à la fois par mémoire et par fréquentation privilégiée de certains secteurs ou strates (cime, couronne, transition tronc-couronne, tronc) ou structures de végétation visitées durant la quête alimentaire. Des observations montrent que la sittelle corse exploite parfois ses caches durant le printemps et le début d'été (juin) (Thibault *et al.*, 2006 ; Moneglia, comm. pers.). Par contre, il nous apparaît peu vraisemblable que des caches soient exploitées sur du long terme et que les sittelles réalisent des caches en prévision d'une mauvaise production de graines l'année suivante, même si nous pouvons supposer que certaines graines peuvent encore être trouvées au hasard de la quête alimentaire dans les fissures de l'écorce où elles ont été cachées plusieurs mois auparavant. Certains jours, l'activité de cache des sittelles corses est considérable (Thibault et Villard, comm. pers.), et nous pouvons soupçonner que les sittelles cachent plus que ce dont elles ont besoin. Hitchcock et Houston (1994) ont montré que *Melanerpes formicivorus* consacre énormément de temps à stocker de la nourriture, alors que ces stocks ne contribuent pas à plus de 16% de l'énergie consommée dans la période considérée ; les auteurs concluent que la contribution des caches à la survie dépend de la variabilité de la disponibilité de nourriture, indépendamment de la valeur énergétique des caches ; en fait tout l'intérêt des stocks serait lié à la variabilité de la collecte de nourriture.

Il a été observé que la sittelle corse déplaçait des graines déjà cachées. La sittelle est certainement confrontée au risque de chapardage par d'autres espèces, en particulier par la mésange noire. Hardling *et al.* (1995) ont montré que la *Sitta europaea* est soumise au chapardage (environ 5% des caches sont affectées). Vander Wall et Jenkins (2003) expliquent que l'évolution du comportement de cache suppose que ceux qui cachent sont plus efficaces que les pillards, un pillage très important (jusqu'à 30% par jour) pouvant réduire l'efficacité des caches à long terme. Ces auteurs suggèrent que pour les petits vertébrés territoriaux dont les domaines vitaux se chevauchent, nous pouvons suspecter un système pseudo-coopératif (sans interactions sociales) entre la sittelle corse et la mésange noire, mais cette hypothèse reste à valider par l'expérimentation. Il faudrait notamment savoir si les types de caches de la sittelle et de la mésange sont différents ou s'il existe une différence discriminante empêchant les deux espèces de se chaparder mutuellement.

7.2.4.2 Superficie du territoire : Un territoire sur-dimensionné ?

Nous retrouvons chez la sittelle corse tous les aspects classiquement évoqués de la territorialité (cf. Begon, Harper et Townsend, 1986) : (i) la régulation de la population pour éviter une surexploitation du milieu ; (ii) la minimisation de la prédation par espacement des individus, chaque couple sur un territoire parfaitement connu ; (iii) le territoire-ressource, dont la surface est inversement corrélée à l'abondance de la nourriture. Des suivis de sittelles corses baguées en hiver dans la forêt d'Asco ont montré que les oiseaux occupaient une superficie moyenne de 3-4 ha, et une superficie maximale de 8 ha environ (Thibault *et al.*, 2006). Par ailleurs, la densité moyenne des populations de sittelle corse dans une forêt mature de pin laricio est de 1 couple / 10 ha (Thibault *et al.*, 2002). Est-ce à dire qu'il y a de la forêt inutilisée entre les territoires ? Ou alors, si le territoire est de l'ordre de 3-4 ha, le domaine vital est-il de l'ordre de 10 ha ? Mais, si les domaines vitaux sont exclusifs et non chevauchants, cela reviendrait à leur donner le statut de territoire.

- Une première hypothèse expliquant la différence entre surface observée et surface d'habitat disponible, serait une sous-estimation de la taille des territoires par les suivis d'oiseaux bagués (la taille étant fonction du temps d'observation). C'est ainsi que, pour Kuitunen (1989), la superficie du territoire en période de reproduction peut être plus importante que ce qu'on peut observer.
- Une seconde hypothèse serait qu'effectivement il y a des surfaces forestières inutilisées par les sittelles, mais uniquement en conditions normales de disponibilité alimentaire ; par contre, elles peuvent l'être en cas de disette. Dans ce dernier cas, ces surfaces d'habitat agiraient comme une réserve en cas de pénurie alimentaire (années de faible production de cônes), mais ceci supposerait qu'elles soient occupées par un seul couple.

Jusqu'à présent, nous avons considéré implicitement que chez la sittelle corse, le territoire utilisé équivaut au domaine vital. Cependant :

- nos estimations de la « surface minimale utile » de pinède pour produire l'équivalent de la quantité de graines nécessaire pour nourrir un couple de sittelle, en essayant de prendre en compte le prélèvement par les mésanges, montrent que les années de mauvaise production en cônes, cette surface utile peut être supérieure à 4 ha, dépassant alors les superficies considérées comme le territoire de la sittelle ;
- nous avons mis en évidence l'importance des semenciers gros producteurs : (i) dans les pinèdes de laricio, il y a beaucoup plus de petits producteurs que de gros producteurs, (ii) la proportion d'arbres non-producteurs, toutes forêts d'altitudes confondues, varie selon les années de 13 à 64%, (iii) dans certains cas (mauvaises années), seul les « gros producteurs » ont produit des cônes (par exemple à Asco en 2006, Petrapiana en 2004). L'exploitation de ces semenciers, arbres ressources pour la sittelle, nécessite de plus grands déplacements les mauvaises années, ou les années après feu, ou encore dans les peuplements de moindre qualité.

Chez *Colaptes auratus*, Elchuk et Wiebe (2003) ont estimé la taille moyenne du domaine vital à 25 ha avec un espace central moyen de 7 ha, ils suggèrent que la taille du domaine vital peut être en relation avec les besoins énergétiques des adultes et l'arrangement spatial des sources de nourriture de qualité autour du site de nidification. Le modèle du *Colaptes auratus* peut peut-être s'appliquer à la sittelle corse, dont le domaine vital serait d'une dizaine d'hectares avec un espace central de 3-4 ha. Les sittelles utiliseraient l'ensemble des superficies disponibles quand cela est nécessaire, et se cantonneraient à une zone plus réduite quand les ressources ou la qualité du territoire le permettent. La sittelle compenserait la faible qualité du territoire (déficit en graines, peuplement jeune, coupe forestière, habitat incendié, déficit en gros bois producteur de graines,...) en exploitant une superficie territoriale importante.

Cette hypothèse (territoire de 3-4 ha et domaine vital « de sécurité » de 10 ha) pourrait être la stratégie territoriale de la sittelle corse lui permettant de répondre à la variabilité de la ressource en graines. La densité moyenne de la population de sittelle corse que l'on observe actuellement dans les pinèdes de laricio a bien l'air d'être celle qui permet la survie sur place des oiseaux même les mauvaises années. Mais cette hypothèse laisse ouvertes bien des questions : peut-on opposer surface occupée régulièrement et surface occupée occasionnellement ? La surface de « sécurité alimentaire » est-elle défendue ? Quel est le déterminisme des limites entre couples et comment sont-elles maintenues ? Il n'y a guère que le suivi prolongé d'individus par télédétection qui pourrait permettre de préciser le statut et la hiérarchisation des surfaces de pinède correspondant à chaque couple de sittelle.

7.2.4.3 Conclusion

En réponse aux contraintes de son habitat, la sittelle corse s'est spécialisée sur une essence endémique à très large distribution altitudinale ayant survécu sur place aux glaciations, et fournissant une ressource alimentaire énergétique et abondante. Mais, nous avons montré que la grande variabilité de la disponibilité des graines de pin laricio est une contrainte alimentaire significative pour la sittelle corse. Or, nous avons vu que la sittelle a développé une stratégie alimentaire basée sur deux « buffers », qui lui permet de supporter les fluctuations de la ressource en graines en maintenant une territorialité stricte :

- le comportement de cache de graines comme réserves de graines en prévision des périodes de pénurie alimentaire ;
- un domaine vital de grande superficie (qui semble pouvoir aller jusqu'à 10 ha) qui lui permet de disposer de suffisamment de ressource en graines même dans des contextes de faibles disponibilités alimentaires.

7.2.5 Impact de la consommation de graines par les sittelles corses sur le pin laricio. Y a-t-il coévolution entre la sittelle corse et le pin laricio ?

7.2.5.1 Histoire commune de la sittelle corse et du pin laricio

La sittelle corse et le pin laricio coexistent sur l'île depuis longtemps. Sur des bases génétiques, Pasquet (1998) a montré que la séparation entre la sittelle chinoise et la sittelle corse aurait eu lieu il y a un million d'années environ. La répartition des sittelles « méditerranéennes » (*Sitta whiteheadi*, *Sitta ledanti*, *Sitta krueperi*) a ensuite été influencée par les nombreux épisodes glaciaires et interglaciaires (Pasquet, 1998). Selon Pasquet (1998) et Thibault *et al.* (2002), dans ce contexte de spéciation des sittelles, l'histoire biogéographique de la sittelle corse est liée aux forêts refuges de la Corse. Thibault *et al.* (2002) expliquent que la répartition de la sittelle corse est liée aux forêts de pin laricio qui se sont maintenus en Corse durant les vicissitudes climatiques, et qu'il était notamment présent en Corse avant les dernières glaciations (Afzal-Rafii et Dodd, 2007).

Cette longue histoire commune a pu se traduire par une coévolution entre la sittelle et le pin. Une coévolution entre certaines espèces de pins et d'oiseaux est bien connue et décrite pour les beccoisés et certains corvidés, relation dans laquelle les oiseaux présentent des adaptations morphologiques pour décortiquer et transporter les graines, et les pins présentent des grosses graines très nutritives attirant les oiseaux, et des cônes adaptés avec des écailles qui retiennent les graines qui ne peuvent être libérées que par l'intervention des granivores (Lanner, 1996 ; Smith, 1989 ; Siepielski et Benckman, 2008 ; Benckman 1999 ; Benckman et Parchman, 2009, Benckman, 2010 ; Clouet et Joachim, 2008). Les oiseaux sont dans ce cas des agents indispensables de la dispersion des graines, et les pins une source de nourritures indispensables aux oiseaux.

7.2.5.2 Les prélèvements de graines par la sittelle corse ont-ils un impact sur la régénération du pin laricio ?

Dans les pinèdes de laricio, la sittelle corse est l'un des prédateurs de graines (avec le beccoisé des sapins, la mésange noire, le pic épeiche, ...). Nous avons estimé (i) à 50 000 graines le besoin annuel en graines d'un couple de sittelle sur une superficie d'une dizaine d'hectares, et (ii) entre 2 et 10 millions le nombre de graines produites sur 10 ha en 2005 (cf. chapitres 3 et 4). Il apparaît que la proportion de graines consommée par un couple de sittelle est inférieure à 3% de la production lorsque cette dernière est bonne. Cependant, cette proportion augmente les années de faible production en cônes (nous avons vu que la production est très variable d'une année à l'autre), restant généralement inférieure à 10%, mais pouvant théoriquement atteindre plus de 50% selon la qualité du peuplement (peuplements clairsemés, jeunes peuplements,...) et l'année (années de très faibles productions comme en 2004). Quand la proportion de graines prélevées est très élevée, il est alors possible que la sittelle puisse avoir un effet négatif sur la

régénération du pin laricio. Pour Castro *et al.* (1999), la forte prédation de graines par les oiseaux (*Loxia curvirostra*, *Periparus ater*, *Parus cristatus* et *Carduelis spinus*) observée avant la dispersion des semences dans les forêts reliques de *Pinus sylvestris* du sud de l'Espagne est un facteur majeur limitant la régénération : le beccroisé y prédate 80% des cônes, auquel s'ajoutent les mésanges et les tarins qui prédatent jusqu'à 51% des cônes épargnés par les beccroisés. Mais cet éventuel effet négatif de la sittelle est de toute façon exceptionnel et, dans la majorité des situations, la part minimale prélevée par les sittelles corses ne peut compromettre la régénération du pin laricio. C'est aussi le constat de Worthy *et al.* (2006) dans les forêts de *Pinus sylvestris*, estimant à 55% la proportion de graines échappant aux prédateurs.

7.2.5.3 La sittelle corse joue-t-elle un rôle dans la dispersion et la germination des graines ?

Chez les vertébrés, l'hypothèse d'une coévolution avec les pins ne s'applique qu'aux espèces qui récoltent les graines avant leur dispersion (beccroisés, cassenoix, geais), bien que l'hypothèse coévolution ne s'applique pas à toutes les espèces ayant la capacité de décortiquer les cônes fermés (Benkman et Parchman, 2009).

Cependant, l'hypothèse d'une coévolution a été également suggérée pour le cas de *Sitta Krueperi* (Frankis, 1992) et de *Sitta canadensis* (Hendricks, 1995). Frankis (1992) a suggéré un rôle positif de *Sitta Krueperi* sur la germination des graines de *Pinus brutia* qui sont cachées au sol dans des sites favorables à leur germination. Cependant, d'autres auteurs font remarquer que les observations de l'espèce au sol sont rares (Albayrak et Erdogan, 2005). Hendricks (1995) rapporte des observations de cache de graines au sol par *Sitta canadensis*, suggérant qu'il pourrait s'agir d'un comportement plus courant qu'on ne le pense chez les sittelles, qui pourraient donc jouer un rôle sur la dispersion et la germination des graines. Outre l'hypothèse émise pour *Sitta Krueperi* et *Sitta canadensis*, les sittelles ne sont pas connues pour avoir coévoluées avec certaines espèces de pins ou d'autres conifères (Matthysen, 1998), bien que plusieurs d'entre elles soient spécialistes des pins dont les graines constituent la ressource essentielle durant une partie de l'année.

Chez la sittelle corse, aucune observation de cache de graines au sol n'a été signalée, malgré de nombreuses heures de suivis individuels (Villard, 2001 ; Villard *et al.* 2003). On peut donc considérer que l'activité de cache de la sittelle n'a pas d'effet sur la dispersion des graines. D'ailleurs, parmi les modes de dispersion des graines des différentes espèces de pins, le vent semble être le principal moyen de dispersion des espèces dont les graines sont munies d'ailettes (Benkman, 1995). C'est notamment le cas chez les pins du groupe *Pinus nigra* (Saïd 2000). Ainsi, bien que la sittelle corse dépende du pin laricio de Corse pour l'alimentation, la reproduction du pin semble indépendante de la sittelle.

7.2.5.4 La pression sélective de la sittelle corse sur le pin laricio a-t-elle une influence sur la morphologie et l'ouverture des cônes

L'influence des prédateurs de graines sur la morphologie des cônes et des graines et inversement a été mise en évidence, en particulier chez les corvidés et les beccroisés (Lanner, 1996 ; Smith, 1989 ; Siepielski et Benckman, 2008 ; Benkman 1999 ; Benkman et Parchman, 2009, Benkman, 2010 ; Clouet et Joachim, 2008)

La longue histoire commune de la sittelle corse et du pin laricio suggère que la sittelle a pu avoir le temps d'exercer des pressions sélectives sur la morphologie des graines et cônes. Nous avons montré une certaine variabilité dans la morphologie des graines et des cônes, ainsi qu'une hétérogénéité de l'ouverture des cônes. *Pinus nigra* en Corse ne semble pas avoir de caractères morphologiques d'évolution anti-prédation, mais ce point reste à démontrer.

La variabilité interannuelle de la production de cônes joue un rôle contre l'action des prédateurs. Poncet *et al.* (2009) ont montré que la production massive de graines chez *Larix* diminue en effet le taux de prédation de celles-ci quand l'année précédente était pauvre, mais le taux de prédation dépend aussi du climat, l'ensemble production et climat expliquant 70-80% des variations du taux de prédation. Smith (1989) a montré que les divers groupes de *seed-predators* sont limités par la variabilité de la disponibilité des ressources alimentaires. Il n'est donc pas exclu que les fluctuations de productions soient une défense contre les prédateurs (sittelle incluse), et que la forte variation spatio-temporelle de la production de cônes et de graines du pin laricio soit le résultat d'une adaptation aux granivores.

Par contre, le dissynchronisme de l'ouverture des cônes observé chez le pin laricio de Corse (qu'on pourrait considérer comme une forme atténuée de sérotinie) n'apparaît pas clairement comme une réponse adaptative du pin à la pression de prédation. En effet, Harlow *et al.*, (1964) explique que l'écartement des écailles (donc l'ouverture du cône) se fait en fonction du taux d'humidité des fibres ligneuses qui les composent. Selon nous, le taux d'humidité peut dépendre (i) des conditions météorologiques, en effet nous avons observé que les cônes s'ouvrent quand l'hygrométrie de l'air est basse, (ii) du degré de maturation des cônes, mais la chronologie de maturation des graines et des cônes n'est pas connue pour le pin laricio de Corse.

Cette absence d'adaptation défensive vis-à-vis des granivores de Corse [Benkman et Parchman (2009) l'ont démontré pour le beccroisé des sapins] amène à supposer que le prélèvement de graines par les sittelles n'a pas d'effet significatif pour le pin laricio. Bien que les caractéristiques des cônes de pin laricio aient semble-t-il influencé la morphologie du bec des sittelles (Prodon et Thibault, 2007), il ne semble pas que la sittelle ait influé sur la morphologie des cônes du pin laricio. Cependant, une éventuelle sélection des cônes et des graines par la sittelle, et une éventuelle pression sélective sur la morphologie ou l'ouverture des cônes, restent à tester.

7.3 PERTURBATION DU SYSTEME SITTELLE CORSE-PIN LARICIO : LE CAS DU FEU

7.3.1 Réponse de la sittelle corse au feu

7.3.1.1 *Le pin laricio comme ressource-habitat*

Le pin laricio est une ressource-nourriture pour la sittelle corse comme nous l'avons étudié précédemment, mais il est tout autant une ressource-habitat. Les forêts de pin laricio constituent un habitat pour la sittelle corse en lui fournissant un substrat d'une grande complexité spatiale pour tous ses types d'activités, des abris contre les prédateurs, des sites de caches des graines, des sites de nidification, des abris contre les intempéries ou les basses températures (par temps froid, les sittelles passent la nuit à l'intérieur d'une loge dans un arbre mort ou la partie morte d'un arbre sain), etc. De plus, cet habitat est resté disponible au cours de la dernière glaciation (Thibault *et al.*, 2002 ; Prodon *et al.* 2002, Afzal-Rafii et Dodd, 2007) et apparait comme un habitat « stable » vis-à-vis vicissitudes climatiques, grâce notamment à l'amplitude écologique de *Pinus nigra*. Par ailleurs, bien qu'il n'existe pas de relation évidente entre la phylogénie des *Sitta* et celle des *Pinus*, il est certain que plusieurs espèces du genre ont une propension à habiter les forêts de conifère (*Sitta villosa*, *S. whiteheadi*, *S. canadensis*, *S. magna*, *S. pusilla*, *S. yunnanensis*, *S. krueperi*, *S. carolinensis*, *S. pygmaea*). De plus, Pasquet (1998) a montré que la sittelle corse, la sittelle chinoise *Sitta villosa* et la sittelle du Canada *Sitta canadensis* font partie du même groupe phylogénique et sont toutes trois spécialistes des pins. Par conséquent, le pin laricio comme ressource-habitat est une composante à part entière de l'écologie de la sittelle corse. Cette composante a été étudiée dans le contexte des forêts de production par Villard *et al.*, (2007). Nous présentons ici, la perturbation de la ressource-habitat par le feu.

7.3.1.2 *Diminution de l'abondance des sittelles corses après un incendie*

La réponse la plus évidente de la sittelle corse au feu est la diminution de sa densité (cf. Moneglia *et al.*, 2009a, 2009b ; chapitres 5 et 6 de ce travail). Avant le feu, les densités de sittelle corse était de 0,7 et de 0,8 couple/10 ha respectivement dans la Restonica et Tartagine-Melaja. La densité moyenne obtenue dans plusieurs quadrats dans différents types de peuplements est de : $0,997 \pm 0,264$ avec un intervalle de confiance de 95%, soit 0,733-1,261 couple/10 ha (Thibault *et al.* 2002, et données non publiées). Après le feu, les densités sont tombées à 0,4 couple/10 ha à Tartagine-Melaja (2 ans après incendie) et 0,2 couple/10 ha dans la Restonica (7 ans après incendie). La même diminution d'abondance consécutive au feu est observée chez *Sitta canadensis* par Kotliar *et al.* (2002). Il arrive que *Sitta canadensis* soit totalement absente dans les peuplements brûlés (Apfelbaum et Haney, 1981 ; Bock *et al.*, 1978).

7.3.1.3 *Déclin progressif durant plusieurs années après le feu*

Nos suivis d'abondance sur plusieurs années post-incendies ont montré que la chute d'effectif de la sittelle corse débute dès le premier printemps après le feu, mais se poursuit tout au long de la période d'observation (sept années dans la Restonica). Le temps écoulé depuis le feu est un facteur des variations d'abondance des oiseaux en réponse à la perturbation (Kotliar *et al.*, 2002 ; Moreira *et al.*, 2003) : le déclin de certaines espèces (*Picoides villosus*, *Colaptes auratus*) peut s'étaler sur les 25 premières années après le feu (Kotliar *et al.*, 2002), Smucker *et al.* (2005) ont observé des différences d'effectifs entre la première et la deuxième année post-feu, et Moreira *et al.* (2003) ont constaté, dans les peuplements de *Pinus pinaster*, que l'effectif minimum après le feu était observé la deuxième et même la troisième année après le feu. Comme le suggèrent plusieurs auteurs (Pons *et al.*, 2003 ; Moreira *et al.*, 2003), les populations d'oiseaux (en l'occurrence de sittelles corses) peuvent répondre à une perturbation avec un temps de réponse significatif en raison du phénomène de fidélité au territoire (*site-tenacity*). C'est d'ailleurs une caractéristique de la sittelle corse, dont le taux de réoccupation d'un territoire d'une année à l'autre est élevé (Thibault *et al.*, 2006). La progressivité du déclin peut résulter de la mortalité naturelle jointe à une diminution du taux de recrutement, et peut-être aussi de l'augmentation de la proportion d'oiseaux non reproducteurs après le feu comme le suggèrent Pons *et al.* (2003).

7.3.1.4 Effet de mosaïque et « *site-tenacity* »

Nous avons montré que la sévérité du feu varie dans l'espace, ce qui génère une mosaïque de placettes brûlées à différents degrés. Cette hétérogénéité à échelle fine contribue à atténuer l'impact du feu sur la sittelle qui peut rester sur son territoire quitte à en augmenter la surface pour inclure un nombre suffisant d'arbres non brûlés (cf., dans un autre contexte, Llimona *et al.*, 1993 ; Purdon *et al.*, 2002). Il en résulte que la diminution des effectifs de sittelle en réalité est inférieure à ce qu'on pourrait estimer en multipliant simplement la surface brûlée par la densité moyenne des sittelles. Comme le souligne Smucker *et al.* (2005), la sévérité du feu doit être considérée pour comprendre et évaluer les effets complexes du feu. Considérant trois classes de sévérités du feu en fonction du degré d'atteinte de la végétation, Thibault *et al.* (2004) estiment que la diminution du nombre de territoires de sittelles dans les secteurs calcinés était d'environ 35%, auquel s'ajouteraient des territoires situés dans les peuplements moins affectés par le feu mais où les effets indirects de celui-ci peuvent aboutir à leur disparition à plus ou moins long terme. Nous pensons que cette valeur est sous estimée eu égard aux déclinés de 46% et 67% que nous avons observés respectivement sur les sites de Tartagine-Melaja et de Corte-Restonica. Cette différence peut être due au fait que Thibault *et al.* (2004) ont considéré que l'impact du feu sur les sittelles dans les zones simplement parcourues était faible à nul, étant donné que la canopée y est supposée intacte ; ils n'ont donc pas pris en compte cette catégorie dans leur estimation de l'impact sur les territoires de sittelle corse. Or, nous avons constaté que même dans les forêts « parcourues » (ce sont les superficies les plus importantes), on observe une nette diminution de la densité. De plus, nos mesures dendrométriques à l'échelle de l'arbre ont mis en évidence la très forte et très complexe hétérogénéité spatiale des brûlis (coexistence

fréquente d'arbres brûlés à des degrés divers, selon des patrons en mosaïque). Il en résulte une grande difficulté d'estimation des surfaces des différentes catégories de dégradation de la pinède. Ce point avait d'ailleurs été souligné par Thibault *et al.* (2004).

7.3.1.5 *Quelles caractéristiques de l'habitat permettent le maintien de la sittelle corse dans les forêts incendiées ? (cf. Moneglia et al., 2009a)*

La réponse des espèces au feu peut être influencée par de nombreuses variables comme la sévérité du feu, la taille et la forme de l'incendie, la proximité de peuplements non incendiés, le type de couvert végétal avant et après feu, et le temps écoulé après l'incendie (Kotliar *et al.* 2002). Chez la sittelle corse, nous avons montré que le degré d'altération de la canopée est le facteur clé du maintien ou non des sittelles sur leur territoire après le passage d'un incendie. Alors que dans les peuplements non brûlés la présence de la sittelle est liée avant tout à la présence de gros pins laricio (Thibault *et al.*, 2006), après incendie, c'est la plus petite longueur de couronne brûlée de la placette considérée qui est déterminante. La sittelle tend à être présente si cette longueur de couronne brûlée est inférieure à 2,5 m ; en d'autres termes, la sittelle tend à être absente des peuplements incendiés quand tous les pins ont une longueur de couronne brûlée supérieure à 2,5 m (Moneglia *et al.*, 2009a).

7.3.2 *Dégradation de la ressource-habitat à moyen et long terme*

Un certain nombre de facteurs correspondant à une dégradation de l'habitat soit d'un point de vue structural, soit d'un point de vue trophique, sont susceptibles d'être défavorables à la sittelle corse et d'entraîner une diminution de sa densité ou de son succès reproducteur.

7.3.2.1 *Disparition des chandelles*

Les sittelles creusent la loge qui accueillera le nid dans une chandelle qui est en général un pin laricio mort dont le bois est dans un état d'altération tel qu'il est devenu facile à creuser (Villard et Thibault, 2001). Or de telles chandelles sont très combustibles et disparaissent complètement après incendie. De nouvelles chandelles se formeront au dépend d'arbres vivants au moment du feu, mais dépérissant ensuite (Thibault *et al.*, 2004 ; Moneglia *et al.*, 2009b ; Raphael *et al.* 1987 ; Dwyer et Block, 2000). Les oiseaux doivent donc éprouver des difficultés pendant plusieurs années pour trouver des sites de reproduction dans les zones brûlées, et il est probable que ce facteur joue un rôle limitant sur les densités.

7.3.2.2 *Chute de la production de graines*

A court terme, l'ouverture des cônes sous l'effet de la chaleur peut engendrer une disponibilité importante des graines immédiatement après le feu (Hutto, 1995 ; Thibault et Prodon, 2006). Thibault et Villard (2005a) ont montré que les sittelles, en compagnie des mésanges noires, récupèrent les graines dans les cônes ouverts sous l'effet de la chaleur du feu. Mais ensuite la production de nouvelles graines est durablement réduite dans les zones incendiées. Il est possible que certaines sittelles soient contraintes à l'émigration, comme cela a pu être décrit chez *Sitta canadensis* (Ghalambor et Martin, 1999). La chute durable de la production de graines peut s'expliquer par :

- une destruction directe et immédiate des cônes, et une réduction du volume de couronnes saines pouvant produire des cônes les années suivantes. Les grands incendies de 2000 et 2004 ont totalement (sévérité forte) ou en partie (sévérité moyenne du feu) détruits la canopée et ses cônes sur des centaines et des milliers d'hectares (Soulères, 2000 ; Thibault *et al.*, 2004 ; Office National des Forêts, données non publiées). Même si Ordonnez *et al.* (2005) n'ont pas observé de lien entre la production de cônes et l'état de la couronne, nos résultats montrent que la hauteur de tronc noirci, qui est un indicateur de la sévérité du feu, est significativement corrélée à la production de cônes.
- une perturbation du cycle de reproduction des pins par le feu. En effet, Matthews (1963) a montré qu'une perturbation au moment de l'initiation des bourgeons floraux est un facteur affectant la production de graines. Or, la chaleur dégagée par les flammes, même dans le cas d'un incendie de faible sévérité, peut affecter le développement des bourgeons durant la première année de développement des inflorescences. Chez le pin laricio, le cycle de développement s'étend sur trois années : année n : initiation floral (ou induction des bourgeons reproducteurs) (Mercier, non publiée), année n+1 : pollinisation, année n+2 : fécondation, maturation des cônes et dispersion des semences (Cameford et Boué, 1993). Or, les incendies de 2000 et 2003 ont eu lieu au mois d'août, quelques semaines après l'initiation florale (année n) qui intervient généralement entre mai et juillet (Matthews, 1963), mais également après la pollinisation (année n+1) qui intervient également à la fin du printemps (comm. pers ; Owens, 2004). Ainsi, le feu peut compromettre deux cycles de développement, et expliquer les faibles productions de cônes que nous avons observé le deuxième et troisième hiver après les incendies.

7.3.2.3 Diminution des superficies d'habitat favorable

La diminution de la superficie de l'habitat représente la plus grave menace à long terme. Elle peut avoir plusieurs causes.

Non régénération de Pinus nigra après feu

Pour Tapias *et al.* (2001, 2004), les populations de *Pinus nigra* ne présentent pas d'adaptations au feu. Les forêts naturelles de ce pin n'ont pas évolué dans des conditions où les feux de forte sévérité (feux de couronne) ont été fréquents, les incendies ayant généralement été de faible intensité (feux de sol). De nombreux suivis post-feu *in natura*, ainsi que des expérimentations de laboratoire, ont montré que le taux de germination et la densité des semis sont faibles à nulles suite à un incendie (Rodrigo *et al.*, 2004 ; Retana *et al.*, 2002 ; Trabaud et Campant, 1991 ; Alvarez *et al.*, 2007). La difficulté de régénération de *Pinus nigra* après incendie entraîne une disparition de ses peuplements sur de vastes superficies (Rodrigo *et al.*, 2004 ; Retana *et al.*, 2002 ; Trabaud et Campant, 1991). Rodrigo *et al.* (2004) expliquent que l'absence de *Pinus nigra* dans les *scenarii* post-incendie peut être due à la faible densité de semis après feu, mais également à la non sérotinie des cônes, et à la dispersion des graines en hiver et printemps, qui aboutit à une germination au printemps et à une destruction des semis lors des feux d'été.

Lors des incendies de 2000 et 2003, qui ont affecté plusieurs milliers d'hectares de pins laricio en Corse, la sévérité du feu a été forte sur plusieurs centaines d'hectares (Thibault *et al.*, 2004, Soulère, 2000 ; ONF, données non publiées). Nos observations de terrains, ainsi que celles des forestiers mettent en évidence des problèmes de régénération du pin laricio post-incendie. Des programmes de replantation ont d'ailleurs été entrepris, mais, de la même manière qu'en Espagne, il est à craindre que les superficies de forêts de *Pinus nigra* en Corse, soient durablement réduites.

Changement de type de paysage après feu

Rodrigo *et al.* (2004) ont montré que les forêts qui présentent une forte résilience au feu étaient celles constituées d'espèces qui rejettent de nouvelles pousses (*Quercus ilex*, *Q. cerrioides*, et *Q. suber*) et celles qui disposent d'un recrutement de semis efficace (*Pinus halepensis* et *P. pinaster*). Il en résulte que, suite au feu, les forêts monospécifiques de *Pinus nigra* sont remplacées par des milieux ouverts ou par des boisements de *Quercus* sp. Quézel et Barbéro (1988) observent dans les Cévennes que les surfaces actuellement occupées par *Pinus nigra* n'excèdent pas quelques centaines d'hectares, alors qu'elles en couvraient plusieurs milliers au début du siècle. Les auteurs indiquent que cette réduction est le fait d'incendies catastrophiques, mais surtout de la concurrence de *Pinus pinaster*. En effet, *Pinus pinaster* se régénère beaucoup plus aisément que *Pinus nigra*, en particulier après le passage du feu (Trabaud et Campant, 1991). Alors que *Pinus nigra* ne dispose pas d'adaptations au feu (Tapias *et al.*, 2001), *Pinus pinaster* a développé des adaptations qui lui permettent de se maintenir dans un environnement sujet aux incendies (Fernandes et Rigolot, 2007). En Corse, Carcaillet *et al.* (1997) ont montré que *Pinus pinaster* et *Quercus ilex* ont remplacé (à partir de 2000 BP) les peuplements de pin laricio en raison de l'augmentation de la fréquence des feux depuis 2500 BP. Ces deux essences à forte résilience au feu (Rodrigo *et al.*, 2004) concurrence fortement le pin laricio et tendent à le remplacer dans les horizons inférieurs de sa répartition, le confinant à des altitudes plus élevées (Moneglia *et al.*, en prep.). Comme le souligne Vernet *et al.* (2005), les observations actuelles montrent que des feux fréquents peuvent mettre le *Pinus nigra* en danger. Or, actuellement, des changements du régime des feux semblent en cours en région

méditerranéenne, avec une augmentation de la fréquence des feux liés à l'augmentation des températures moyennes (Piñol *et al.* 1998).

7.3.2.4 Effets durable du feu sur le couple pin laricio - sittelle corse

Les conséquences à moyen et long terme, qu'elles soient directes ou indirectes, des incendies de forêt sur l'habitat de la sittelle corse sont complexes et ne sont pas encore parfaitement claires. Mais, il apparaît un caractère très durable voir permanent des effets du feu sur le couple pin laricio - sittelle corse. En effet, même lorsque la régénération de l'arbre est satisfaisante, le temps de retour à un état de pinède mature est d'au moins 100-120 ans, soit le temps estimé pour la maturité du peuplement (Anon., 1991, Villard *et al.* 2007). On peut noter que cette durée est bien supérieure au temps de retour de 35-50 ans estimé par Jacquet et Prodon (2009) pour le système oiseau-végétation dans les forêts de *Quercus ilex*.

Même si la mosaïque du degré de sévérité du feu dans les pinèdes de laricio permet une certaine résilience de cet écosystème, il n'en demeure pas moins que les effets du feu sur la sittelle corse sont majeurs et durables, confirmant Prodon (2000) pour qui la sittelle corse est l'une des rares espèces oiseaux de Méditerranée pour laquelle le feu représente une réelle menace.

7.4 CONSERVATION

Rappelons que dans la préférence de la sittelle pour les vieux peuplements (Thibault *et al.*, 2006), il y a probablement plusieurs composantes qui correspondent à une exigence de la sittelle corse pour la naturalité des pinèdes :

- (i) il existe une préférence assez générale des oiseaux forestiers pour les gros diamètres, c'est entre autres le cas de *Sitta canadensis* (Weikel et Haynes, 1999 ; Simons *et al.*, 2006) ;
- (ii) les gros arbres sont les meilleurs producteurs de graines (présent travail) ;
- (iii) les vieux arbres présentent une structure d'habitat plus favorable (grosses branches semi-horizontales, écorce très crevassée pour les caches de graines) (Thibault *et al.*, 2002) ;
- (iv) dans les vieux peuplements, les bois morts sont abondants et des chandelles nombreuses pour nicher (Thibault *et al.*, 2002 ; Brichetti et Di Capi, 1987), c'est également vrai pour *Sitta canadensis* (Steege et Hitchcock 1998).

7.4.1 La sittelle corse comme indicateur biologique ou " espèce parapluie " des forêts de pin laricio

Toute politique de conservation devrait s'efforcer de reproduire l'éventail complet de la nature, mais les modes d'aménagement forestier doivent également répondre à un objectif de production de bois. Les décisions doivent donc répondre à des exigences contradictoires et le choix des critères est problématique. Pour orienter les politiques de conservation, Rempel (2007) propose de sélectionner des espèces d'oiseaux spécialistes et à utiliser leurs exigences en termes d'habitat afin de définir la gamme des conditions qui devraient être maintenues dans le paysage. Les exigences en termes d'habitat requises par ces espèces spécialistes sont forcément incluses dans les conditions nécessaires à l'ensemble du peuplement. La définition de l'habitat nécessaire à une espèce, à l'intérieur d'un groupe d'espèces, fournit la base d'une stratégie concrète pour identifier les caractéristiques appropriées nécessaires pour conserver la biodiversité de l'avifaune dans son ensemble.

Rempel (2007) a sélectionné *Sitta canadensis*, avec d'autres espèces, comme indicatrice d'un milieu peu perturbé, avec une bonne proportion de forêt mature intacte et une distribution des diamètres de troncs équilibrée. Dans les forêts d'Europe du nord, pour Roberge *et al.* (2008), quatre espèces de *Picidae* spécialisées à leur habitat sont des indicateurs de la richesse spécifique, et certaines d'entre elles pourraient être des espèces parapluies. Dans les pinèdes de laricio de Corse, parmi les espèces présentes (cf. Arrizabalaga *et al.*, 2002), la sittelle corse semble la plus spécialisée. Emblématique de la faune corse par son endémisme, elle peut donc être considérée comme une espèce « parapluie » dont la conservation ne peut qu'être bénéfique aux espèces sympatriques dépendantes du même habitat (e.g. la vieille futaie de laricio) ou de la même ressource (les graines de pin laricio).

7.4.2 Quelle stratégie pour la conservation de la sittelle ?

7.4.2.1 Maintenir ou augmenter la qualité de l'habitat

Favoriser les gros arbres et préserver les semenciers

Villard *et al.* (2007) ont montré que le diamètre des troncs est une variable-clé de l'habitat des sittelles, et nous avons vu que les arbres de gros diamètre sont les plus productifs en graines. Par conséquent, il est nécessaire de prendre en compte les bons semenciers dans la gestion sylvicole en tant qu'arbres-ressources pour la sittelle corse, et pour cela une connaissance approfondie des mécanismes et facteurs intervenant dans la production de cônes du pin laricio de Corse dans son aire naturelle.

Villard *et al.* (2007) ont montré que la limite entre les diamètres favorables et défavorables aux sittelles se situe vers 50 cm, et que le diamètre est très significativement favorable lorsque les pins ont un diamètre supérieur à 80 cm (« gros bois »). Nous avons calculé (Tableau XXVII) le nombre de graines produit sur un territoire-type défini d'après Villard *et al.* (2007), c'est-à-dire présentant, pour chaque classe de diamètre le nombre de brins nécessaire pour dépasser une probabilité de présence de la sittelle de 0,5. Nos résultats corroborent ce scénario de territoire-

type car si on calcule la production de graines correspondant à cette distribution des diamètres, la production de graines est équivalente ou supérieure au besoin en graines de la sittelle durant les trois mois d'hiver (soit au moins 50 000 graines) (Tableau XXVII). Par exemple, selon Villard *et al.* (2007), l'habitat optimum sur un territoire de sittelle (soit trois hectares environ) est une futaie pure de laricio comprenant au moins 24 gros pins (de diamètre de 80 cm au minimum). Avec un tel habitat optimum d'une surface de 3 ha environ (supposé à une altitude de 1200 m), même durant une mauvaise année de production de cônes (comme l'année 2006), 24 semenciers de 80 cm de diamètre produisent environ 45 000 graines, soit près de l'équivalent des besoins d'un couple de sittelle pour un hiver (au moins 50 000 graines) ; il faudrait bien sûr ajouter la production des pins de diamètre supérieur à 50 cm, dont la présence est significativement favorable à la sittelle corse quoique moins que ceux de 80 cm et plus.

Ce type de calcul pourrait être adapté en table de calcul qui permettrait aux forestiers d'estimer la production de graines d'une parcelle forestière, et être un outil de décision de la planification des coupes de bois, avec pour objectif de préserver un minimum de semenciers comme ressources de graines pour les sittelles corses, en tenant compte de leurs inévitables compétiteurs au premier rang desquels les mésanges.

Tableau XXVII. Calcul du nombre de graines produites selon les densités de différents diamètres seuils lié à la présence de la sittelle corse d'après Villard *et al.* (2007) (à une altitude de 1200 m).

Année	Diamètre*	Pour dépasser p=0.5, il faut le nombre de brins /ha suivants (Villard <i>et al.</i> , 2007)	NC/arbre**	NC/ha	NG/ha***	NG/territoire (3ha)
2005	50+	65	164	10 677	309 645	928 936
	60+	41	194	7 967	231 045	693 135
	70+	16	230	3 678	106 658	319 975
	80+	8	272	2 175	63 085	189 255
	90+	8	322	2 573	74 625	223 876
2006	50+	65	60	3 922	78 442	235 327
	60+	41	70	2 863	57 257	171 771
	70+	16	81	1 293	25 857	77 570
	80+	8	94	748	14 961	44 882
	90+	8	108	866	17 312	51 937

* Diamètre égal ou supérieur à ... (*Nota bene* : ce qui veut dire qu'il peut y avoir des troncs plus gros, mais dans nos calculs la production de graines est estimée pour un peuplement avec tous les semenciers d'un même diamètre donné. Comme la production augmente avec le diamètre, nos résultats sont donc une fourchette basse du nombre de cônes et de graines produits).

** Équations qui permettent d'estimer le nombre de cônes produits par arbre en fonction de son diamètre (en cm) et de l'altitude (en m) :

en 2005 : $NC = 3,42 + 0,02(D) + 0,002(ALT) - 0,0001(ALT^2/100)$

en 2006 : $NC = 3,37 + 0,15(D) + 0,006(ALT) - 0,0005(ALT^2/100)$

*** En 2005 : 29 graines/cône ; en 2006 : 20 graines/cône

Conserver des vieux peuplements dans les paysages à haut risque de feu

Dans un environnement soumis au feu (*fire-prone*), comme c'est le cas des forêts de pin laricio en Corse (Soulère 2000), le maintien de vieilles futaies (*old growths*) est indispensable pour la

pérennité des peuplements de pin laricio (maintien de semenciers indispensable à la régénération) et la conservation de la sittelle corse (maintien de l'habitat et ressource en graines). Fulé *et al.* (2008) ont montré qu'une forêt de *Pinus nigra* (en Espagne) avec une structure d'âge complexe et de vieux arbres, peut se maintenir à long terme en présence de feux récurrents. Par ailleurs, Ordonez *et al.* (2005) ont montré que la survie de *Pinus nigra* après feu augmente avec le diamètre. De même, Pimont (2004) a montré que la probabilité de mortalité du pin laricio de Corse décroît avec le diamètre de l'arbre. Ordonez *et al.* (2005) ont montré que le principal facteur qui détermine la production de cônes de *Pinus nigra* après le feu est la taille, car les gros pins produisent plus de cônes et plus fréquemment que les petits. D'après plusieurs auteurs, dont Schiek et Song (2006), la rétention de gros arbres dans les zones brûlées ou exploitées atténue les effets du feu ou de l'exploitation forestière.

Le problème des coupes de régénération (salvage logging)

En Corse, suite aux feux de 2000 et 2003, des coupes rases ont été réalisées sur de vastes superficies dans la plupart des zones incendiées. Au total, c'est un volume de 39 468 m³ de bois qui a été récupéré dans le seul massif forestier de Rospa Sorba-Ghisoni-Muracciole-Vivario, soit un volume équivalent à une année de récolte de bois résineux pour l'ensemble de l'île (Anon., 2000). Or, ces coupes ont concerné des arbres dont une partie de la couronne est restée saine, et il existe de grandes incertitudes sur le taux de survie des arbres touchés par le feu, le degré de brûlure pouvant varier d'un arbre à l'autre. Dans le sud de la France, Pageaud (1991) et Rigolot (2004) ont étudié la mortalité de *Pinus halepensis* et de *Pinus pinea*, après incendie. De même, Pimont (2004), comparant la résistance post-incendie du pin laricio de Corse et de *Pinus pinaster*, montre que *Pinus pinaster* semble mieux résister, en particulier lorsque la sévérité du feu est élevée.

Comme nous l'avons vu précédemment, il est nécessaire de préserver, après incendie, les arbres sains, en particulier les gros diamètres. D'une façon générale, les coupes de récupération ont pour effet l'élimination des oiseaux forestiers car elles rendent impossible les comportements d'attachement au territoire, et même suppriment l'habitat incendié favorable à certaines espèces (voir, Llimona *et al.*, 1993 ; Purdon *et al.*, 2002 ; Kotliar *et al.*, 2002). Nous avons vu que des sittelles peuvent se maintenir dans les peuplements incendiés sous certaines conditions (présence de sites de nid, d'une canopée verte et de semenciers sains). La sittelle tend à être absente des peuplements incendiés quand tous les pins ont une longueur de couronne brûlé supérieure à 2,5 m (Moneglia *et al.*, 2009a ; ce travail). Ce critère peut être une aide à la décision lors des programmations de coupes de récupérations en forêts brûlées, dans le but de préserver les secteurs de pinèdes certes incendiées, mais encore favorables à la sittelle corse. Cependant, nous avons émis l'hypothèse que les sittelles utilisent l'ensemble des superficies disponibles quand cela est nécessaire, et ne se cantonnent qu'à une zone plus réduite quand les ressources ou la qualité du territoire le permettent. La sittelle peut dans une certaine mesure compenser la dégradation de son habitat par le feu en augmentant la taille de son domaine vital. Par conséquent, les coupes de récupération affectent nécessairement la sittelle corse en supprimant de la surface de pinède qu'elle pourrait utiliser pour s'alimenter ou se déplacer, voir se reproduire si un site de nid favorable a survécu au feu. Le rôle positif des chandelles (*snags*)

après feu ou exploitation forestière a été signalé par plusieurs auteurs, dont Llimona *et al.* (1993) et Hobson et Schieck (1999).

7.4.2.2 A plus long terme : un accroissement des surfaces de l'habitat de la sittelle corse est-il possible ?

Le pin laricio peu se maintenir à basse altitude sous certaines conditions

Le pin laricio de Corse est considéré comme une espèce caractéristique des étages supra-méditerranéen et montagnard, mais il pénètre localement dans les vallons et ubacs du méso-méditerranéen (Gamisans, 1991). Debazac (1964) montre que les plus beaux massifs de pin laricio sont situés entre 900 et 1300 m d'altitude, mais qu'il existe en peuplement depuis 450 m à l'exposition nord, jusqu'à 1800 m sur certain versant sud. Nos observations de terrains, montrent qu'il existe des bouquets (~1 ha) de pin laricio isolés qui apparaissent spontanés à de très basses altitudes, comme celui de Ponte Castirla et Francardo à 300 m d'altitude, ou celui de la basse vallée du Tavignano à seulement 150 m (Moneglia, obs. pers.). Contrairement à l'idée reçue, nous suggérons que le cantonnement actuel du pin laricio en altitude est davantage le résultat du feu et de l'action humaine, plutôt que la simple expression de sa niche fondamentale. Plusieurs arguments peuvent soutenir cette hypothèse :

(1) En altitude, la faible concurrence d'autres essences permet la présence de grands massifs de pin laricio, alors qu'en dessous de 900 m, il est concurrencé par *Pinus pinaster* et *Quercus ilex*. Or, ces deux espèces sont mieux adaptées au feu (Roda *et al.*, 1999 ; Calvo *et al.*, 2008), le pin laricio ne se régénérant que faiblement ou pas du tout après incendie (Rodrigo *et al.*, 2004 ; Retana *et al.*, 2002 ; Trabaud et Campant, 1991 ; Alvarez *et al.*, 2007).

(2) Pour Panaïotis (1996) et Carcaillet *et al.* (1997), le feu est à l'origine de la disparition du pin laricio dans la vallée du Fango (ouest-Corse) aux altitudes 500-900 m, au profit de *Quercus ilex* et *Pinus pinaster*. Ces auteurs émettent l'hypothèse que les fréquents feux anthropiques dans ce secteur ont sérieusement modifié les forêts datant du début du subatlantique, par la destruction des anciennes et épaisses litières de *Pinus nigra-Erica arborea* néfastes aux semis de *Quercus ilex*. Les feux ont été suivis par une longue période d'exploitation agro-pastorale, puis par une phase d'abandon ayant permis l'installation de *Quercus ilex* depuis 2000 BP. Des études anthracologiques complémentaires, permettraient de cartographier et de dater la répartition passée du pin laricio sur l'ensemble de l'île.

(3) Nous avons vu que les productions de cônes du pin laricio sont maximales à des altitudes inférieures à 900 m, c'est-à-dire en dessous de la tranche altitudinale où se localisent actuellement les grands massifs forestiers. De plus, les années de faible production en altitude (en 2004 et 2006), la production est restée forte aux basses altitudes (ce travail). Il semblerait donc que les conditions environnementales des basses et moyennes altitudes (alt. < 900 m) soient plus favorables à la reproduction du pin laricio. De plus, Roman-Amat et de Champs (1986) signale que les plantations de pin laricio dont la provenance des graines est la tranche altitudinale 700-900 m sont plus vigoureuses

(qualité du bois, des fûts, croissance...) que la provenance 900-1100 m. Il semblerait que la biologie du pin laricio de Corse soit davantage adaptée aux basses altitudes. Mais des études sur la régénération et la croissance du laricio aux basses et moyennes altitudes restent à réaliser. Il reste aussi à évaluer la résistance du pin laricio au réchauffement climatique et aux épisodes caniculaires.

Favoriser un accroissement des superficies des peuplements de pin laricio aux basses altitudes

Thibault *et al.* (sous presse) ont montré que les grands massifs de pin laricio sont tous occupés par la sittelle corse quelle que soit leur altitude. De plus, la sittelle est présente dans tous les boisements matures supérieurs à 5 ha, y compris les peuplements isolés. Par conséquent, il semble qu'aujourd'hui, tout l'habitat favorable disponible soit occupé par l'espèce. Donc, en complément de l'amélioration de la qualité (de la naturalité pourrait-on dire) de l'habitat dans les peuplements existants, nous préconisons un accroissement des superficies des pinèdes de laricio. Nous préconisons notamment d'accroître les superficies dans la partie inférieure et dans la continuité des peuplements actuels de laricio, où sa présence passée est démontrée. Pour cela, nous recommandons de favoriser le pin laricio contre ses concurrents, *Pinus pinaster* et *Quercus ilex*, par tout moyen approprié, y compris des plantations dans les zones brûlées et dans les zones de basse altitude.

7.5 REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Afzal-Rafii Z., Dodd R. 2007. Chloroplast DNA supports a hypothesis of glacial refugia over postglacial recolonization in disjunct populations of black pine (*Pinus nigra*) in western Europe. *Molecular Ecology*, 16 : 723-736.

Albayrak T., Erdogan A. 2005. Observations on Some Behaviours of Krüper's Nuthatch (*Sitta krueperi*), a Little-Known West Palaearctic Bird. *Turkish Journal of Zoology*, 29 : 177-181.

Alvarez R., Valbuena L., Calvo L. 2007. Effect of high temperatures on seed germination and seedling survival in three pine species (*Pinus pinaster*, *P. sylvestris* and *P. nigra*). *International Journal of Wildland Fire*, 16 : 63-70.

Anonyme 1991. Directive locale d'aménagement des forêts domaniales pour la Région Corse. Office national des forêts, Ajaccio.

Anonyme 2000. Orientations régionales forestières Corse. Direction régionale de l'agriculture et de la forêt de Corse, Ajaccio.

Apfelbaum S., Haney A. 1981. Bird populations before and after wildfire in a Great Lakes pine forest. *The Condor*, 83 : 347-354.

Arista M., Talavera S. 1996. Density effect on the fruit-set, seed crop viability and seedling vigour of *Abies alba*. *Annals of Botany*, 77 : 187-192.

Arrizabalaga P., Fournier P., Prodon R., Seguin J.-F., Thibault J.-C. 2002. L'avifaune reproductrice des futaies de pin laricio en Corse. *Revue Forestière Française*, 54 : 131-142.

- Begon M., Harper J. L., Townsend C. R. 1996 (3rd ed.). Ecology: individuals, populations and communities. Wiley-Blackwell, 1068 p.
- Benkman C. W. (1999). The selection mosaic and diversifying coevolution between crossbills and lodgepole pine. *The American Naturalist*, 153 : 575-591.
- Benkman C. W. 1995. Wind dispersal capacity of pine seeds and the evolution of different seed dispersal modes in pines. *Oikos*, 73 : 221-224.
- Benkman C. W. 2010. Diversifying Coevolution between Crossbills and Conifers. *Evolution: Education and Outreach*, 3 : 47-53.
- Benkman C. W., Parchman T. L. 2009. Coevolution between crossbills and black pine: the importance of competitors, forest area, and resource stability. *Journal of Evolutionary Biology*, 22 : 942-953.
- Bock C. E., Raphael M., Bock J. H. 1978. Changing avian community structure during early post-fire succession in the Sierra Nevada. *The Wilson Bulletin*, 90 : 119-123.
- Boyer W. D. 1986. Annual and geographic variations in cone production by longleaf pine. In: Proceedings of the fourth biennial southern silvicultural research conference, Atlanta, Georgia, 4-6-1986. ed. by Phillips D. R. 1987. Gen. Tech. Rep. SE-42. Asheville, NC: USDA, Forest Service, Southeastern Forest Experiment Station.
- Bramlett D. L. 1972. Cone crop development records for six years in Shortleaf Pine. *Forest Science*, 18 : 31-33.
- Brichetti P., Di Capi C. 1987. Conservation of the Corsican nuthatch *Sitta whiteheadi* Sharpe, and proposals for habitat management. *Biological Conservation*, 39 : 13-21.
- Brodin A. 2007. Theoretical models of adaptive energy management in small wintering birds. *Philosophical Transactions B of the Royal Society*, 362 : 1857-1871.
- Brodin A., Kunz C. 1997. An Experimental Study of Cache Recovery by Hoarding Willow Tits after Different Retention Intervals. *Behaviour*, 134 : 881-890.
- Brodin A., Ekman J. 1994. Benefits of food. *Nature*, 372 : 510.
- Broome A., Hendry S., Peace A. 2006. Annual and spatial variation in coning shown by the forest condition monitoring programme data for Norway spruce, Sitka spruce and Scots pine in Britain. *Forestry*, 80 : 17-28.
- Brotans L., Haftorn S. 1999. Geographic variation of the storing behaviour in the Coal tit *Parus ater*: role of winter residency and environmental conditions. *Ibis*, 141 : 587-595.
- Brotans, L., 2000. Winter spacing and non-breeding social system of the Coal Tit *Parus ater* in a subalpine forest. *Ibis*, 142 : 657-667.
- Calama R., Montero G. 2007. Cone and seed production of *Pinus pinea* in Spain. *European Journal of Forest Research*, 126 : 23-35.
- Calvo L., Santalla S., Valbuena L., Marcos E., Tarrega R., Luis-Calabuig E. 2008. Post-fire natural regeneration of a *Pinus pinaster* forest in NW Spain. *Plant Ecology*, 197 : 81-90.
- Carcaillet C., Barakat H. N., Panaïotis C., Loisel R. 1997. Fire and late-Holocene expansion of *Quercus ilex* and *Pinus pinaster* on Corsica. *Journal of Vegetation Science*, 8 : 85-94.
- Carpenter F. L., Paton D. C., Hixon M. A. 1983. Weight gain and adjustment of feeding territory size in migrant hummingbirds. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 80 : 7259-7263.

- Carrascal L. M., Moreno E. 1993. Food caching versus immediate consumption in the nuthatch: the effect of social context. *Ardea*, 81 : 135-141.
- Castro J., Gomez J. M., Garcia D., Zamora R., Hodar J. A. 1999. Seed predation and dispersal in relict Scots pine forests in southern Spain. *Plant Ecology*, 145 : 115-123.
- Chaplin S. B. 1974. Daily energetics of the Black-capped Chickadee, *Parus atricapillus*, in winter. *Journal of Comparative Physiology A*, 89 : 321-330.
- Clouet M., Joachim J. 2008. Selection of Mountain Pine *Pinus uncinata* cones by Common Crossbill *Loxia curvirostra* in the Pyrenees. *Alauda*, 76 : 223-230.
- Dally J. M., Clayton N. S., Emery N. J. 2006. The behaviour and evolution of cache protection and pilferage. *Animal Behaviour*, 72 : 13-23.
- Debain S. 2003. L'expansion de *Pinus sylvestris* et de *Pinus nigra* sur le Causse Méjean : paramètres démographiques et interactions biotiques. Thèse de doctorat, École Nationale Supérieure Agronomique, Montpellier.
- Debazac E.-F. 1964. Le pin laricio de Corse dans son aire naturelle. *Revue Forestière Française*, 3 : 188-215.
- Dwyer J. K., Block W. M. 2000. Effects of wildfire on densities of secondary cavity-nesting birds in ponderosa pine forests of northern Arizona, in : *Fire and forest ecology: innovative silviculture and vegetation management*. ed. by Moser W. K., Moser C. E. Tall Timbers Fire Ecology Conference Proceedings, No. 21. Tall Timbers Research Station, Tallahassee, FL., pp. 151-156.
- Eis S., Garman E. H., Ebell L. F. 1965. Relation between cone production and diameter increment of Douglas Fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco), Grand Fir (*Abies grandis* (Dougl.) Lindl.), and Western White Pine (*Pinus monticola* Dougl.). *Canadian journal of botany*, 43 : 1553-1559.
- Elchuk C. L., Wiebe K. L. 2003. Home-range size of northern flickers (*Colaptes auratus*) in relation to habitat and parental attributes. *Canadian Journal of Zoology*, 81 : 954-961.
- Fernandes P. M., Rigolot E. 2007. The fire ecology and management of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). *Forest Ecology and Management*, 241 : 1-13.
- Frankis M. P. 1992. Kruper's nuthatch *Sitta krueperi* and Turkish pine *Pinus brutia* : an evolving association? *Sandgrouse*, 13 : 92-97.
- Fulé P. Z., Ribas M., Gutiérrez E., Vallejo R., Kaye M. W. 2008. Forest structure and fire history in an old *Pinus nigra* forest, eastern Spain. *Forest Ecology and Management*, 255 : 1234-1242.
- Gamisans J. 1999. La végétation de la Corse. Edisud, 391 p.
- Ghalambor C. K., Martin T. E. 1999. Red-breasted Nuthatch (*Sitta canadensis*). In : *The Birds of North America*. ed. by Poole A. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca. [Online] <http://bna.birds.cornell.edu/bna/species/459>.
- Green, M. 2008. Life history account for Red-breasted Nuthatch. California Wildlife Habitat Relationships (CWHR) Version 8.2. California Department of Fish and Game and California Interagency Wildlife Task Group. [online] <http://nrm.dfg.ca.gov/FileHandler.ashx?DocumentID=2019>

- Greene D. F., Messier C., Asselin H., Fortin M.-J. 2002. The effect of light availability and basal area on cone production in *Abies balsamea* and *Picea glauca*. *Canadian Journal of Botany*, 80 : 370-377.
- Hagner S. 1958. On the production of cones and seed in Swedish coniferous forest. *Meddelanden Från Statens Skogsforskningsinstitut*.
- Härdling R., Källander H., Nilsson J.-A. 1995. Experimental evidence for low intra-pair cache pilfering rates in European nuthatches. *Proceedings of the Royal Society B*, 260 : 127-130.
- Härdling R., Källander H., Nilsson J.-A. 1997. Memory for hoarded food: an aviary study of the european nuthatch. *The Condor*, 99 : 526-529
- Harlow W. M., Coté Jr. W. A. & Day A. C. 1964. The opening mechanism of pine cone scales. *Journal of Forestry*, 62 : 538-540.
- Haskell J. P., Ritchie M. E., Olff H. 2002. Fractal geometry predicts varying body size scaling relationships for mammal and bird home ranges. *Nature*, 418 : 527-530.
- Hendricks P. 1995. Ground-caching and covering of food by a red-breasted Nuthatch. *Journal of Field Ornithology*, 66 : 370-372.
- Hitchcock C. L., Houston A. I. 1994. The Value of a hoard: not just energy. *Behavioral Ecology*, 5 : 202-205.
- Hobson K. A., Schieck J. 1999 . Changes in bird communities in boreal mixedwood forest harvest and wildfire effects over 30 years. *Ecological Applications*, 9 : 849-863.
- Hurly T. A. 1992. Energetic reserves of marsh tits (*Parus palustris*): food and fat storage in response to variable food supply. *Behavioral Ecology*, 3 : 181-188.
- Hutto R. L. 1995. Composition of bird communities following stand-replacement fires in Northern Rocky Mountain (U.S.A.) conifer forests. *Conservation Biology*, 9 : 1041-1058.
- Jacobsen G. L. 1985. Are you getting Ponderosa pine and Douglas-fir cone crops at high elevation. USDA, Forest Service.
- Jacquet K., Prodon R. 2009. Measuring the postfire resilience of a bird-vegetation system: a 28-year study in a Mediterranean oak woodland. *Oecologia*, 161 : 801-811.
- Karlsson C. 2000. Seed production of *Pinus sylvestris* after release cutting. *Canadian Journal of Forest Research*, 30 : 982-989.
- Karlsson C., Örlander G. 2002. Mineral nutrients in needles of *Pinus sylvestris* seed trees after release cutting and their correlations with cone production and seed weight. *Forest Ecology and Management*, 166 : 183-191.
- Kotliar N. B., Hejl S. J., Hutto R. L., Saab V. A., Melcher C. P., McFadzen M. E. 2002. Effects of fire and post-fire salvage logging on avian communities in conifer-dominated forests of the western United States. *Studies in Avian Biology*, 25 : 49-64.
- Krannitz P. G., Duralia T. E. 2004. Cone and seed production in *Pinus ponderosa*: a review. *Western North American Naturalist*, 64 : 208-218.
- Kuitunen M. 1989. Food supply and reproduction in the common treecreeper (*Certhia familiaris*). *Annales Zoologici Fennici*, 26 : 25-33.
- Lamontagne J. M., Boutin S. 2007. Local-scale synchrony and variability in mast seed production patterns of *Picea glauca*. *Journal of Ecology*, 95 : 991-1000.

- Lanner R. 1996. *Made For Each Other: A Symbiosis of Birds and Pines*. Oxford University Press, 160 pages.
- Lescourret F., Genard M. 1986a. Consommation des graines de pin à crochets (*Pinus uncinata* Miller ex Mirbel) par les petits vertébrés en Néouvielle (Hautes-Pyrénées). Approche quantitative et variation spatiale. *Bulletin d'Écologie*, 17 : 11-19.
- Lescourret F., Genard M. 1986b. Consommation des graines de pin à crochets (*Pinus uncinata* Miller ex Mirbel) avant leur dissémination par les petits vertébrés dans les Pyrénées-Orientales. *La Terre et la Vie - Revue d'Écologie*, 41 : 219-236.
- Llimona F., Matheu E., Prodon R. 1993. Role of snag persistence and of tree regeneration in postfire bird successions: the case of pine and oak forest of Montserrat (Catalonia, N.E. Spain). In : *Fire in Mediterranean ecosystems*. ed. by Trabaud L., Prodon R. *Ecosystem Research Report* vol. 5.
- Lucas J. R., Pravosudov V. V., Zielinski D. L. 2001. While caching in the presence of potential thieves, move caches around repeatedly. *Behavioral Ecology*, 12 : 246-260.
- Matthews J. D., 1963. Factors affecting the production of seed by forest trees. *Forestry Abstracts*, 24 : 1-13.
- Matthysen E. 1998. *The Nuthatches*. Poyser, 315 p.
- McNamara J. M., Houston A. I., Krebs J. R. 1990. Why hoard? The economics of food storing in tits, *Parus* spp. *Behavioural Ecology*, 1 : 12-23.
- Mencuccini M., Piussi P., Zanzi Sulli A. 1995. Thirty years of seed production in a subalpine Norway spruce forest: patterns of temporal and spatial variation. *Forest Ecology and Management*, 76 : 109-125.
- Mercier S. (non publiée). La reproduction sexuée : mécanisme de reproduction sexuée des conifères et utilisation de ces connaissances dans la reproduction de graines améliorées. Direction de la recherche forestière, ministère des Ressources naturelles du Québec.
- Moneglia P., Besnard A., Thibault J.-C., Beck N., Prodon R. 2009b. Conséquences du feu sur l'effectif de deux populations de sittelle corse. Actes du congrès de la Société zoologique de France 2007. *Bulletin de la Société des Sciences Historiques et Naturelles de la Corse*, n°726-727.
- Moneglia P., Besnard A., Thibault J.-C., Prodon R. 2009a. Habitat selection of the Corsican nuthatch (*Sitta whiteheadi*) after a fire. *Journal of Ornithology*, 150 : 577-583.
- Moreira F., Delgado A., Ferreira S., Borralho R., Oliveira N., Inacio M., Silva J. S., Rego F. 2003. Effects of prescribed fire on vegetation structure and breeding birds in young *Pinus pinaster* stands of northern Portugal. *Forest Ecology and Management*, 184 : 225-237.
- Moreno J., Lundberg A., Carlson A. 1981. Hoarding of individual nuthatches *Sitta europaea* and march tits *Parus palustris*. *Holarctic Ecology*, 4 : 263-269.
- Nilsson J.-A., Källander H., Persson O. 1993. A prudent hoarder: effects of long-term hoarding in the European nuthatch, *Sitta europaea*. *Behavioral Ecology*, 4 : 369-373.
- Ordóñez J. L., Retana J., Espelta J. M. 2005. Effects of tree size, crown damage, and tree location on post-fire survival and cone production of *Pinus nigra* trees. *Forest Ecology and Management*, 206 : 109-117.
- Owens J. N. 1994. Constraints to seed production: temperate and tropical trees. *Tree Physiology*, 15 : 477-484.

- Owens J. N. 2004. The reproductive biology of western white pine. Forest Genetics Council of British Columbia, extension note 04.
- Owens J. N. et Morris S. J. 1998. Factors affecting seed and cone development in Pacific silver fir (*Abies amabilis*). Canadian Journal of Forest Research, 28 : 1146-1163.
- Pageaud D. 1991. Reconstitution naturelle de peuplements résineux après incendie (*Pinus pinea* L. & *Pinus halepensis* Mill.). Mémoire de l'École Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts/Institut Scientifique de Recherche Agronomique, Avignon.
- Panaïotis C. 1996. Etude des potentialités de perennisation du chêne vert en Corse : le cas de la forêt du Fango. Thèse de doctorat, Université de Corse, Corte.
- Pasquet E. 1998. Phylogeny of the nuthatches of the *Sitta canadensis* group and its evolutionary and biogeographic implications. Ibis, 140 : 150-156.
- Pimont F. 2004. Conséquences sur l'avifaune de l'incendie de l'été 2003 dans les forêts de Melaja et Tartagine : Survie différentielle du pin laricio et du pin maritime après incendie. DIREN Corse/Laboratoire d'Ecologie et Biogéographie des Vertébrés, EPHE, Montpellier/Parc Naturel régionale Corse, Ajaccio/Office Nationale des Forêts, Ajaccio.
- Plaisance G. 1986. Le Pin laricio de Corse. La Forêt Privée, 171 : 31-38.
- Poncet B. N., Garat P., Manel S., Bru N., Sachet J.-M., Roques A., Despres L. 2009. The effect of climate on masting in the European larch and on its specific seed predators. Oecologia, 159 : 527-537.
- Pons P., Henry P. Y., Gargallo G., Prodon R., Lebreton J. D. 2003. Local survival after fire in Mediterranean shrublands: combining capture-recapture data over several bird species. Population Ecology, 45 : 187-196.
- Pravosudov V. V., Grubb Jr. T. C. 1997. Energy management in passerines birds during the nonbreeding season - A review. Current Ornithology, 14 : 189-233.
- Pravosudov V. V., Lucas J. R. 2001. A dynamic model of short-term energy management in small food-caching and non-caching birds. Behavioral Ecology, 12 : 207-218.
- Prodon R. 2000. Landscape dynamics and bird diversity in the Mediterranean basin: Conservation issues. In: Life and Environment in the Mediterranean. ed. by Trabaud L. 2000. Wit Press, p. 261-299.
- Prodon R., Thibault J.-C. 2007. Ecomorphologie de la sittelle corse : adaptation du bec des sittelles à la prédation des graines de pins. DIREN de Corse/Laboratoire de Biogéographie et Ecologie des Vertébrés, EPHE, Montpellier/Parc Naturel Régional de la Corse, Ajaccio.
- Prodon R., Thibault J.-C., Dejafve P.-A. 2002. Expansions vs. Compression of bird altitudinal ranges on a Mediterranean island : interaction of climate and history. Ecology, 83 : 1294-1306.
- Purdon, M., Noël, J., Nappi, A., Harvey, B., Brais, S., Bergeron, Y., Gauthier, S., Greene, D., 2002. L'impact des coupes de récupération après feu en forêt boréale : leçons d'Abitibi. Chaire industrielle CRSNG-UQAT-UQAM en aménagement forestier durable, Québec.
- Quézel P., Barbero M. 1988. Signification phytoécologique et phytosociologique des peuplements naturels de pin de Salzmann en France. Ecologia Mediterranea, 14 : 41-63.
- Raphael M. G., Morrison M. L., Yoder-Williams M. P. 1987. Breeding bird populations during twenty-five years of postfire succession in the Sierra Nevada. The Condor, 89 : 614-626.

- Rempel R. S. 2007. Selecting Focal Songbird Species for Biodiversity Conservation Assessment: Response to Forest Cover Amount and Configuration. *Avian Conservation and Ecology*, 2 : 6 [online] URL: <http://www.ace-eco.org/vol2/iss1/art6/>
- Retana J., Espelta J. M., Habrouk A., Ordoñez J. L., de Solà-Morales F. 2002. Regeneration patterns of three Mediterranean pines and forest changes after a large wildfire in northeastern Spain. *Ecoscience*, 9 : 89-97.
- Richardson D. M. 1998. *Ecology and biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, 527 p.
- Rigolot E. 2004. Predicting postfire mortality of *Pinus halepensis* Mill. and *Pinus pinea* L. *Plant Ecology*, 17 : 139-151.
- Roberge J.-M., Angelstam P., Villard M.-A. 2008. Specialised woodpeckers and naturalness in hemiboreal forests - Deriving quantitative targets for conservation planning. *Biological Conservation* 141 : 997-1012.
- Roberts R. C. 1979. The evolution of food storing behavior. *The American Naturalist*, 114 : 418-438.
- Rodà F., Retana J., Gracia C. A., Bellot J. 1999. *Ecology of mediterranean evergreen oak forests*. Springer-Verlag, 116 p.
- Rodrigo A., Retana J., Pico F. X. 2004. Direct regeneration is not the only response of Mediterranean forests to large fires. *Ecology*, 85 : 716-729.
- Saïd S. 2000. Modélisation spatio-temporelle de la dynamique de la végétation dans l'aire naturelle du pin laricio en Corse. Thèse de doctorat, Université de Corse, Corte.
- Schiek J., Song S. J. 2006. Changes in bird communities throughout succession following fire and harvest in boreal forests of western North America: literature review and meta-analyses. *Canadian Journal of Forest Research*, 36 : 1299-1318.
- Sherry D. F. 1989. Food storing in the *Paridae*. *The Wilson Bulletin*, 101 : 289-304.
- Shettleworth S. J., Hampton R. R., Westwood R. P. 1995. Effects of season and photoperiod on food storing by black-capped chickadees, *Parus atricapillus*. *Animal Behavior*, 49 : 989-998.
- Siepielski A. M., Benkman C. W. 2008. A seed predator drives the evolution of a seed dispersal mutualism. *Proceedings of the Royal Society B*, 275 : 1917-1925.
- Simons T. R., Shriner S. A., Farnsworth G. L. 2006. Comparison of breeding bird and vegetation communities in primary and secondary forests of Great Smoky Mountains National Park. *Biological Conservation*, 129 : 302-311.
- Smith P. 1989. Changes in a forest bird community during a period of fire and drought near Bega, New South Wales. *Australian Journal of Ecology*, 14 : 41-54.
- Smucker M. R., Hutto L, Steele B. M. 2005. Changes in bird abundance after wildfire: importance of fire severity and time since fire. *Ecological Applications*, 15 : 1535-1549.
- Soulères O. 2000. Les incendies de Haute-Corse. *Revue Forestière Française*, 52 : 401-405.
- Steeger C., Hitchcock C. L. 1998. Influence of forest structure and diseases on nest-site selection by red-breasted nuthatches. *The Journal of Wildlife Management*, 62 : 1349-1358.
- Steer J. E. S. 2006. Seasonality of Food Use and Caching in New Zealand Robins (*Petroica australis*). A thesis of Master of science in ecology and biodiversity, University of Wellington, Victoria.

- Stephens D. W., Brown J. S., Ydenberg R. C. 2007. Foraging : behavior and ecology. University of Chicago Press, 520 p.
- Summers R. W., Proctor R. 2005. Timing of shedding seeds and cones, and production in different stands of Scots pines at Abernethy Forest, Scotland. *Forestry*, 78 : 541-549.
- Tapias R., Climent J., Pardos J. A., Gil L. 2004. Life histories of Mediterranean pines. *Plant Ecology*, 171 : 53-68.
- Tapias R., Gil L., Fuentes-Utrilla P., Pardos J. A. 2001. Canopy seed banks in Mediterranean pines of South-eastern Spain: a comparison between *Pinus halepensis* Mill., *P. pinaster* Ait., *P. nigra* Arn. and *P. pinea* L. *Journal of Ecology*, 89 : 629-638.
- Thibault J.-C., Jenouvrier S. 2006. Annual survival rates of adult male Corsican Nuthatches *Sitta whiteheadi*. *Ringed Migration*, 23 : 85-88.
- Thibault J.-C., Prodon R. 2006. Seed harvesting by birds shortly after a wildfire in a Corsican pine forest. *International Journal of Wildland Fire*, 15 : 81-86.
- Thibault J.-C., Villard P. 2005a. Taking advantage of a crisis: the behaviour of Corsican Nuthatches after a wildfire. *British Birds*, 98 : 158-159.
- Thibault J.-C., Villard P. 2005b. Reproductive ecology of the Corsican Nuthatch *Sitta whiteheadi*. *Bird Study*, 52 : 282-288.
- Thibault J.-C., Prodon R., Moneglia P. 2004. Estimation de l'impact des incendies de l'été 2000 sur l'effectif d'un oiseau endémique menacé : la sittelle corse (*Sitta whiteheadi*). *Ecologia Mediterranea*, 30 : 195-203.
- Thibault J.-C., Seguin J.-F., Villard P., Prodon R. 2002. Le Pin laricio (*Pinus nigra laricio*) est-il une espèce clé pour la sittelle corse (*Sitta whiteheadi*). *La Terre et la Vie - Revue d'Ecologie*, 57 : 329-341.
- Thibault J.-C., Prodon R., Villard P., Seguin J.-F. 2006. Habitat requirements and foraging behaviour of the Corsican nuthatch *Sitta whiteheadi*. *Journal of Avian Biology*, 37 : 477-486.
- Thibault J.-C., Hacquemand D., Moneglia P., Pellegrini H., Prodon R., Recorbet B., Seguin J.-F., Villard P. (sous presse). Distribution and population size of the Corsican Nuthatch *Sitta whiteheadi*. *Bird Conservation International*.
- Trabaud L., Campant C. 1991. Difficulté de recolonisation naturelle du pin de salzmann *Pinus nigra* Arn. Ssp. *salzmannii* (Dunal) Franco après incendie. *Biological Conservation*, 58 : 329-343.
- Turner M. G., Turner D. M., Romme W., Tinker D. B. 2007. Cone production in young post-fire *Pinus contorta* stands in Greater Yellowstone (USA). *Forest Ecology and Management*, 242 : 119-126.
- Vander Wall S. B., Jenkins S. H. 2003. Reciprocal pilferage and the evolution of food-hoarding behavior. *Behavioral Ecology*, 14 : 656-667.
- Vernet J.-L., Meter A., Zéraïa L. 2005. Premières datations de feux holocènes dans les Monts de Saint-Guilhem-le-Désert (Hérault, France), contribution à l'histoire de la forêt relique de *Pinus nigra* Arnold ssp. *salzmannii* (Dun.) Franco. *C. R. Geoscience*, 337 : 533-537.
- Villard P. 2001. Écologie alimentaire hivernale de la sittelle corse *Sitta whiteheadi*. Ministère de l'aménagement du territoire et de l'environnement, Ajaccio/Parc Naturel Régional de Corse, Ajaccio.

Villard P., Besnard A., Prodon R., Thibault J.-C. 2007. Choix de l'habitat par la sittelle corse dans les forêts de production. DIREN de Corse/Laboratoire de Biogéographie et Ecologie des Vertébrés, EPHE, Montpellier /Parc Naturel Régional de la Corse, Ajaccio/Office national des forêts, Corte.

Villard P., Bichelberger S., Seguin J.-F., Thibault J.-C. 2003. La quête alimentaire de la sittelle corse (*Sitta whiteheadi*) dans les pins laricio (*Pinus nigra laricio*). Vie et Milieu - Life & Environment, 53 : 27-32.

Villard P., Thibault J.-C. 2001. Données sur les nids, la croissance des poussins et les soins parentaux chez la sittelle corse *Sitta whiteheadi*. Alauda, 69 : 465-474.

Weikel J. M., Hayes J. P. 1999. The foraging ecology of cavity-nesting birds in young forests of the northern coast range of Oregon. The Condor, 101 : 58-66.

Worthy F. R., Law R., Hulme P. E. 2006. Modelling the quantitative effects of pre- and post-dispersal seed predation in *Pinus sylvestris* L. Journal of Ecology, 94 : 1201-1213.