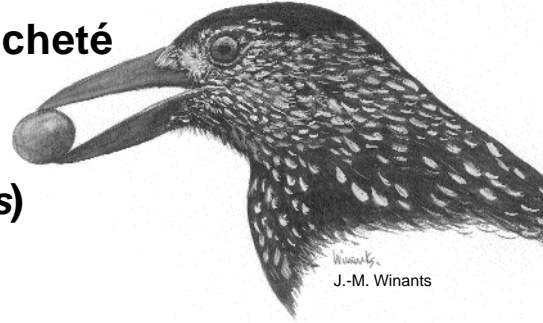


La place du Cassenoix moucheté (*Nucifraga c. caryocatactes*) dans la série culturelle de l'épicéa commun (*Picea abies*)



Luc SCHMITZ


En Wallonie, les descriptions de l'habitat du Cassenoix moucheté concernent principalement les sites de nid ou de manifestations territoriales. Un dénombrement des reliefs alimentaires (noisettes) permet d'obtenir, pour un ensemble d'activités importantes, un indice statistique de l'utilisation des différents stades de croissance des pessières. Les stades jeunes et denses de ces formations déterminent la distribution du Cassenoix moucheté, bien plus que le facteur d'altitude et, en Ardenne orientale au moins, la fréquence du coudrier, abondant dans les zones prairiales. La sélection de ces peuplements permet d'assurer une protection des caches contre l'enneigement et les concurrents; elle pourrait également être à l'origine du maintien d'un comportement individualiste pendant toute la période inter-nuptiale.

1. Introduction

BAUER & BERTHOLD (1996) considèrent le Cassenoix moucheté (*Nucifraga caryocatactes*) comme une des espèces nicheuses d'Europe centrale les moins bien étudiées, vraisemblablement en raison de sa discrétion pendant la période de reproduction (RUDAT, 1984). Les descriptions détaillées de son habitat sont rares (MATTES, 1993) : elles proviennent de Wallonie pour les sites de nids (SORBI *et al.*, 1990) et les cantonnements (CLESSE *et al.*, 1991); des indications qualitatives existent pour différents massifs de moyenne montagne allemands (par exemple RUDAT & RUDAT, 1978; HÖLZINGER, 1997; FELLEBERGER, 1990). Dans les Alpes, où la structure des peuplements forestiers est généralement hétérogène, les principales études écologiques ont porté sur la relation entre le Cassenoix et l'arolle (*Pinus cembra*) (HOLTMEIER, 1966; MATTES, 1978, 1982; CROCQ, 1990; KRATOCHWIL & SCHWABE, 1993; CAMARET *et al.*, 1998). L'information relative à l'habitat, la localisation des nids et des caches, ainsi que les densités relatives par étage de végétation, porte sur des forêts de structure plus variée, généralement jardinée

(CROCQ, 1990; MATTES, 1978, 1982, 1998; SCHAEERER, 1999). La structure simple des pessières wallonnes, habituellement traitées en futaies équiennes, a permis à CLESSE *et al.* (1991) de classer les sites d'observations printanières d'Ardenne occidentale en fonction des évaluations de différents paramètres (hauteur, densité, âge et superficie).

Les informations existantes concernent donc principalement le territoire sensu stricto du Cassenoix, espèce réputée pour la sédentarité et la philopatrie des adultes (MATTES & JENNI, 1984) mais aussi pour ses vols alimentaires automnaux. De plus, lors des visites de caches en hiver et au printemps, des déplacements atteignant 1 km sont également notés (RUDAT, 1984). Le territoire d'un Cassenoix moucheté couvrant 5 à 6 ha (MATTES, 1978) voire 2 à 5 ha ou moins encore (BULTEEL, 1992a et b), il apparaît que son domaine d'activité dans les pessières dépasse l'aire qui fait l'objet d'une défense intra-spécifique, ce que confirment des observations hivernales de déplacements dans plusieurs parcelles forestières



successives (obs. pers.). Dans nos régions, une activité importante est constituée par la collecte des noisettes, qui forment l'alimentation de base des Cassenoix tout au long de l'année (BULTEEL, 1992a et b; MATTES, 1993) et influencent tant la taille de ponte que la survie des poussins (SWANBERG, 1981). S'y ajoutent la constitution de caches sur les sites de nidification puis la récupération et la consommation de leur contenu au fur et à mesure des besoins. Les noisettes peuvent être enterrées sur les sites mêmes de récolte, dans le bocage ardennais (J.M. Winants, com. pers.; obs. pers.). Des observations similaires sont rapportées de Bergneustadt, dans le sud du Bergischen Land (Mertens in RIEGEL, 1992; Dencker in RIEGEL, 1993). La constitution de ces caches transitoires a également été relevée dans les cembraies alpines (MATTES, 1978) ainsi que sur les sites de récolte de noisettes dans l'étage

montagnard (SCHAERER, 1999) où ce comportement est interprété comme un stockage de repli permettant de faire face à un enneigement excessif aux altitudes supérieures. En Ardenne, les noisettes cachées sur les sites de récolte sont récupérées soit après peu de temps, encore en fin d'été - début d'automne, soit au printemps suivant, jusqu'à la période des premières visites régulières sur les lieux de récolte, qui a lieu durant la dernière décade de juin (obs. pers.). La majeure partie des réserves alimentaires est toutefois transportée vers les zones de nidification situées entre 50 et 250 m d'altitude au-delà des zones de récolte (BULTEEL, 1992b). Le comptage standardisé des reliefs de repas (les coques de noisettes) dans ces pessières permet d'évaluer la distribution de l'activité alimentaire en fonction des caractéristiques des parcelles équiennes.

2. Méthodes et choix du site

Des dénombrements des reliefs alimentaires du Cassenoix moucheté ont été réalisés sur 104 transects de 100 m de longueur et de 2 m de largeur, situés dans le bois des Vieilles Fagnes, qui couvre quelque 300 ha à la limite des communes de Spa et de Jalhay (5° 57' E - 50° 28' N). L'altitude est comprise entre 480 et 565 m d'altitude. Le terrain suit une pente assez régulière de 7 % exposée au NNW et l'épicéa commun (*Picea abies*) couvre pratiquement toute la surface boisée. Chaque transect est limité à une parcelle homogène d'épicéa; trois exceptions concernent deux peuplements de sapin de Douglas (*Pseudotsuga mensiezi*) et une plantation d'épicéa de Sitka (*Picea sitchensis*). Les parcelles où des travaux forestiers étaient en cours ou récemment achevés ont été écartées. Les noisetiers (*Corylus avellana*) sont absents du Bois des Vieilles Fagnes. Les récoltes sont effectuées par les Cassenoix dans les zones herbagères, soit vers le nord, à Nivezé, Sart et Tiège, soit vers le sud, entre Francorchamps et Ster (jusqu'à 6 km).

Lors des comptages, les coques de noisettes ont

été distinguées suivant qu'elles formaient des moitiés isolées, de petits éclats, de grands éclats ou deux parties d'une même noisette. Un indice de l'activité alimentaire a été calculé : nombre de coques complètes + 0,5 x nombre de demi-coques + 0,65 x nombre de grands éclats + 0,35 x nombre de petits éclats. Ces deux derniers coefficients correspondent à la proportion moyenne de la coque que ces éclats irréguliers représentent; ils forment 22,6% des pièces dénombrées. Les noisettes consommées par le Cassenoix ont été distinguées des très rares noisettes ouvertes par des micromammifères ou par l'Ecureuil roux (*Sciurus vulgaris*) suivant les critères de BANG & DAHLSTRÖM (1987). Les parcelles forestières sont caractérisées par cinq paramètres :

- l'âge des plantations ou des semis est fourni par la carte des peuplements dressée par le cantonnement DNF de Spa;
- une mesure de la hauteur a été réalisée à l'aide d'un dendromètre sur deux arbres situés le long des transects à 25 et 75 m de distance;
- la hauteur des quatre arbres les plus proches est



- évaluée par rapport à cette mesure et la hauteur des épicéas sur le parcours est estimée par la moyenne arithmétique des dix valeurs;
- le pourcentage du couvert herbacé ou des recrues est évalué visuellement;
- l'absence ou l'existence d'un élagage de circulation et d'éclaircies est également notée.

De façon à obtenir des résultats comparables pour l'ensemble des transects, les comptages ont été réalisés au cours d'un laps de temps très limité, compris entre le 27 décembre 1992 et le 1er janvier 1993, en l'absence de neige et par temps de gel.

3. Résultats

Lors de l'analyse de la distribution des indices d'activité alimentaire (IAA) en fonction de l'âge, seuls les 94 transects situés dans des parcelles d'épicéas communs ont été pris en considération, de façon à éliminer l'effet d'une croissance différente d'une essence forestière à l'autre (3 cas) et sept cas de discordance entre l'âge indiqué par la carte des peuplements et par les observations de terrain. La représentativité de l'ensemble des transects a été testée par rapport à un échantillon de 180 points aléatoires situés dans le bois des Vieilles Fagnes (Fig. 1); la coïncidence des deux distributions de fréquence des classes d'âge ne peut être rejetée (test de Kolmogorov-Smirnov; $p > 0,05$). Des reliefs alimentaires ont été trouvés dans des pessières âgées de 12 à 58 ans. L'IAA culmine nettement entre 16 et 30 ans (Fig. 2), atteignant encore des valeurs élevées jusqu'à 35 ans.

La similitude de port des différentes espèces d'abîtinées représentées dans l'échantillon permet de prendre en compte les données des 104 relevés dans les analyses suivantes. Des coques de noisettes ouvertes ont été observées dans des portions de parcelles dont la hauteur moyenne s'étend entre 7,2 et 23,7 m. La fréquentation par le Cassenoix est maximale lorsque cette hauteur se situe entre 7 et 15 m (Fig. 3); quelques valeurs élevées, parmi des IAA nuls de plus en plus nombreux, sont encore relevées jusqu'à 18 m de hauteur.

Les passages en éclaircie sont notés à partir de 20 ans. Cette opération sylvicole a, dans deux cas, été réalisée dans des zones où la hauteur moyenne atteint 12 à 13 m et elle devient régulière à partir

de 15 m. Ces valeurs coïncident bien avec la chute de l'indice d'activité alimentaire du Cassenoix moucheté. Les deux premières éclaircies sont généralement pratiquées entre 20 et 40 ans. En fonction des "générations" de souches présentes, le nombre d'éclaircies réalisées a pu être déterminé pour 22 transects appartenant à cette tranche d'âge. La diminution de l'IAA en fonction de l'apparition des éclaircies est sensible (Tableau 1; comparaison 0 / 1 et 0 / 2 éclaircies) tandis que la progression du nombre d'éclaircies reste sans effet significatif (Tableau 1; comparaison 1 / 2 éclaircies). La relation entre la progression du nombre d'éclaircies et l'accroissement de la hauteur moyenne ou de l'âge est cependant aussi partiellement significative tout en étant plus nette pour le premier paramètre (Tableau 2). Toujours pour cette tranche d'âge limitée, il n'existe pas de régression linéaire significative entre l'IAA et les seuls paramètres d'âge ($F_{\text{obs}} = 3,077$; $p > 0,05$) et de hauteur moyenne ($F_{\text{obs}} = 1,334$; $p > 0,05$).

L'élagage de circulation ne précède normalement que de peu la première éclaircie et n'est généralement réalisé qu'en préparation du martelage de celle-ci. L'influence des deux interventions est donc difficile à distinguer. Dans quelques cas, cet élagage reste partiel ou encore absent jusqu'au stade de vieille futaie. L'influence de l'élagage de circulation a été recherchée en formant des paires de transects ayant subi le même régime d'éclaircie et dont la hauteur moyenne ne diffère pas de plus d'un mètre mais dont l'un est situé dans une parcelle élaguée et l'autre non. Neuf paires de transects ont pu être constituées (Δ hauteur $< 0,7$ m). L'IAA est

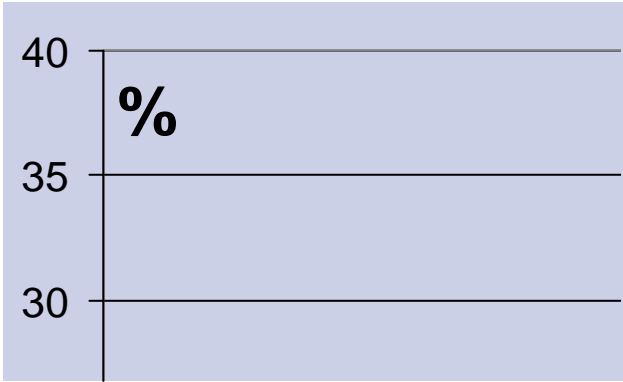


Fig. 1 - Distributions comparées, par classes d'âge, des 104 transects inventoriés et d'un échantillon aléatoire de 180 points dans les pessières du Bois des Vieilles Fagnes. - Comparative distribution per age classes of 104 line-transects and a 180 points random sample.

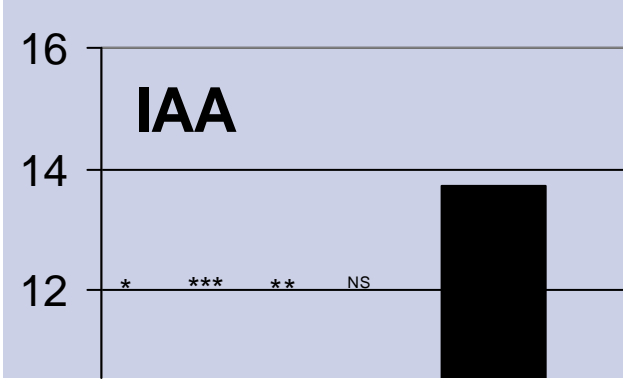


Fig. 2 - Moyennes des indices d'activité alimentaire par classes d'âge des pessières. Tests des sommes de rangs pour deux classes d'âge successives jusqu'à 75 ans [suivant SPRENT (1992) pour les sommes d'effectifs < 30 et DAGNELIE (1975) pour les sommes d'effectifs > 30]; NS : différence non significative; * : $p < 0,05$; ** : $p < 0,01$; *** : $p < 0,001$. - Mean feeding activity index per age classes. Rank-sim tests following SPRENT (1992) for $n < 30$ and DAGNELIE (1975) for $n > 30$.

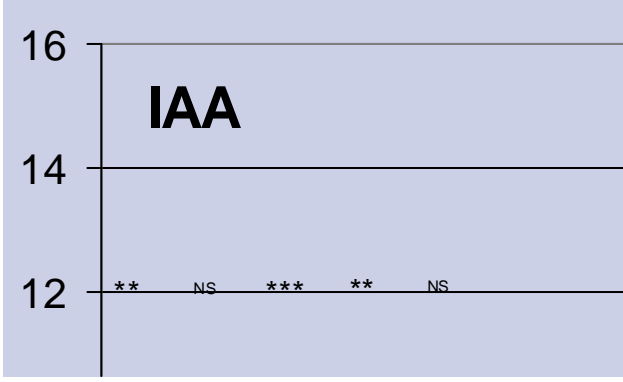


Fig. 3 - Moyennes des indices d'activité alimentaire par classes de hauteur moyenne des pessières. Tests, voir Fig. 1. - Mean feeding activity index per stand mean height classes. Tests as in Fig. 1.

significativement supérieur dans les zones sans élagage de circulation (Fig. 4; test des signes et rangs de Wilcoxon; $S_n = 0$; $p < 0,01$).

Le développement du couvert herbacé est associé aux jeunes plantations n'ayant pas atteint le stade du fourré et aux futaies âgées. Dans les stades intermédiaires et en dehors de trouées accidentelles, la litière seule couvre le sol. Les traces d'acti-

tivité du Cassenoix n'ont été trouvées qu'en dehors des parcelles où le couvert supérieur est suffisamment clair pour permettre la croissance de la végétation herbacée, de myrtilles ou d'une régénération des épicéas. Une unique exception concerne un transect situé dans une futaie de 43 ans où une demi-coque de noisette a été observée alors que le couvert de la canche flexueuse (*Deschampsia flexuosa*) atteignait à peine 1 %.

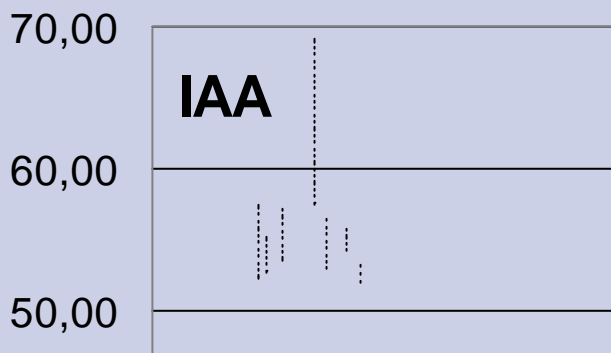


Fig. 4 - Influence de l'élagage de circulation sur l'indice d'activité alimentaire pour 9 paires de parcelles de même hauteur moyenne. - Influence of pruning on the feeding activity index in 9 pairs of even-height stands.

Tableau 1 - Diminution de l'indice d'activité alimentaire en fonction de la pratique des éclaircies dans les parcelles âgées de 20 à 40 ans. Test U de Mann-Whitney-Wilcoxon unilatéral suivant SPRENT (1992). Decrease of the feeding activity index in relation to thinning in 20 to 40 years old stands.

Nb éclaircies (n)	0 (5)	1 (8)	2 (8)
0			
1	U = 4 P = 0,05		
2	U = 1 P < 0,01	U = 24 P > 0,05	

Tableau 2 - Progression du nombre d'éclaircies en fonction de la hauteur moyenne du peuplement (> diagonale) et de son âge (< diagonale) pour des peuplements âgés de 20 à 40 ans. Test U de Mann-Whitney-Wilcoxon unilatéral suivant SPRENT (1992). Increase in thinning operations in relation to stand mean height (> diagonal) and to stand age (< diagonal) for 20 to 40 years stands.

Nb éclaircies (n)	0 (5)	1 (8)	2 (8)
0		U = 4 P < 0,01	U = 3 P < 0,01
1	U = 11 P > 0,05		U = 27,5 P > 0,05
2	U = 0 P < 0,01	U = 21 P > 0,05	

4. Discussion

4.1. Evaluation de la méthode utilisée

Le dénombrement des reliefs alimentaires, également utilisé plus tard par SCHAEERER (1999) sous une forme voisine, permet une quantification de l'utilisation de l'habitat se référant à des localisations précises, pour un ensemble d'activités donné. Cette méthode présente par là un avantage sur la cartographie des manifestations territoriales, spontanées ou répondant à la repasse des cris spécifiques. CLESSE *et al.* (1991) ont ainsi reconnu la possibilité de prise en compte de

contacts provoqués en dehors du territoire. De même, pour plus de 10% des sites alors recensés, plusieurs habitats étaient présents et n'a été retenu, arbitrairement, que le plus proche des descriptions figurant dans la littérature régionale, induisant peut-être un biais des données et entachant leur démarche de circularité. Le comptage des coques de noisettes donne quant à lui un indice statistique de l'utilisation réelle de l'habitat. Cet indice n'est pas lié à des individus donnés et est établi indépendamment du mode de comportement territorial existant, dont ROLANDO (1996) et ROLANDO & CARIOSO (1999, 2003) ont montré la flexibilité en fonction des ressources alimen-



Photo 1 - *Pessière équiennne non élaguée, non éclaircie, hauteur environ 9 m, stade optimal d'occupation par le Cassenoix moucheté (à droite du coupe-feu). - Non-pruned and non-thinned even-aged Spruce plantation, height about 9 m, optimal occupation stage by the Nutcracker (on the right side of the firebreak).*



Photo 2 - *Pessière équiennne non élaguée, non éclaircie, hauteur environ 11 m, stade optimal d'occupation par le Cassenoix moucheté (à droite du coupe-feu). - Non-pruned and non-thinned even-aged Spruce plantation, height about 11 m, optimal occupation stage by the Nutcracker (on the right side of the firebreak).*



Photo 3 - *Pessière équiennne après la première éclaircie: la fréquentation par le Cassenoix diminue fortement (à droite du coupe-feu). - Even-aged Spruce plantation after the first thinning: the Nutcracker's presence strongly decrease (on the right side of the firebreak).*



taires locales, sans toutefois contredire certaines conceptions antérieures, MATTES & JENNI (1984) liant la territorialité hivernale à la stabilité du seul site du dortoir individuel.

Les comptages ont été réalisés durant une courte période, au premier tiers de l'hiver, soit trois mois après la constitution des caches. Ils illustrent donc l'utilisation effective des caches pendant cette seule période. Les expériences menées sur le Cassenoix de Clark (*Nucifraga columbiana*), l'espèce vicariante du Cassenoix moucheté en Amérique du Nord, ont montré que certaines caches, les mieux mémorisées, sont retrouvées en priorité (KAMIL & BALDA, 1990; BALDA & KAMIL, 1992) mais on ignore encore quels sont les repères réellement utilisés par les cassenoix dans leur milieu (BEDNEKOFF *et al.*, 1997). TOMBACK (1980), sur le terrain, et BALDA & KAMIL (1992), en chambre expérimentale, ont également montré une diminution sensible du taux de redécouverte des caches après six mois. La réduction de la fréquence des nouvelles visites des caches déjà exploitées, due à la capacité de discrimination du Cassenoix qui lui permet de distinguer les caches encore garnies des caches pillées ou complètement exploitées, a été observée par KAMIL *et al.* (1993). Par ailleurs, CROCC (1977, 1990) a observé l'abandon des zones forestière d'altitude lorsque l'enneigement dépassait 1,7 m. De telles conditions sont absentes des pessières ardennaises mais BEDNEKOFF & BALDA (1997) ont montré que les Cassenoix de Clark

retrouvent plus efficacement leurs caches lorsque le coût de la recherche augmente, ce qui serait le cas, par exemple, en période d'enneigement. Hors contraintes, le taux d'erreur plus élevé indiquerait la propension, dont l'échelle reste indéterminée, qu'ont les Cassenoix à échantillonner leur environnement, reflet d'une capacité d'adaptation à des ressources fluctuantes. L'évolution de la mémorisation des caches entre deux saisons de récolte et les modifications de contraintes liées à l'enneigement pourraient dès lors entraîner une variation de la sélection de l'habitat alimentaire par les Cassenoix que seuls des relevés réguliers dans le temps pourraient détecter.

4.2. L'occupation de la série culturale de l'épicéa commun

Malgré les différences méthodologiques, les résultats obtenus ici, en termes d'âge (15 à 30 ans) et de hauteur moyenne (7 à 15 m) des pessières, correspondent aux descriptions établies pour l'Ardenne occidentale (CLESSE *et al.*, 1991) et, ponctuellement, pour le nord de l'Ardenne (DEROANNE & DE LIEDEKERKE, 1975; SORBI *et al.*, 1990). L'erreur de LAFONTAINE (1988) dans l'appréciation de l'âge des pessières occupées par le Cassenoix a déjà été relevée par CLESSE *et al.* (1991) de même que le caractère marginal du premier nid trouvé dans l'Entre-Sambre-et-Meuse par SIMON *et al.* (1975), situé à une vingtaine de mètres de hauteur (SORBI *et al.*, 1990).

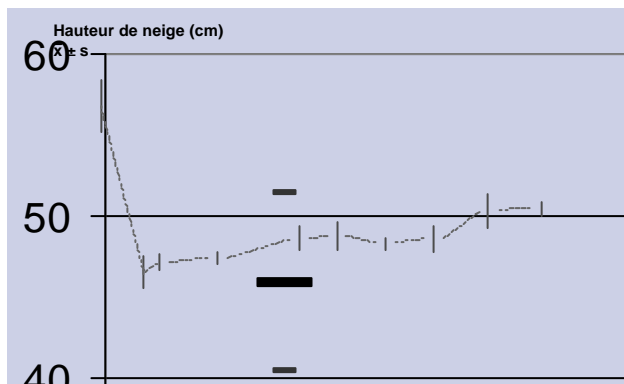


Fig. 5 - Hauteur de neige moyenne ($\pm s$) en fonction de l'âge des pessières. - Snow depth in relation to stand age.



Photo 4 - Cassenoix moucheté, Sart-lez-Spa, septembre 1992 (photo J.M. Winants).

Ce caractère marginal se retrouve dans le contact unique obtenu dans une pessière de 37 ans par DECEUNINCK & BAGUETTE (1991) lors de leur étude de la séquence de l'épicéa sur le plateau des Tailles. BULTEEL (1992a et b) indique également, sans fournir de données chiffrées relatives à leur répartition, que les "territoires" se trouvent presque exclusivement dans des parcelles de 15 à 30 ans et de hauteur moyenne (sans doute faut-il entendre par là la moitié de la hauteur du peuplement final soit effectivement entre une douzaine et une quinzaine de m). Les illustrations présentées par BULTEEL (1992b) semblent cependant concerner des épicéas plus âgés. Cet auteur signale aussi une prédilection pour les parcelles non élaguées et non éclaircies, de même que l'installation, en marge des pessières cultivées, dans des parcelles plus âgées qui n'ont pas fait l'objet de soins culturaux. Un tel exemple a été noté, hors échantillon, dans une parcelle non éclaircie de 76 ans, dans le bois des Vieilles Fagnes. Outre la quantification de l'exploitation des stades successifs des pessières équiennes, les présents résultats permettent de chiffrer l'impact négatif de ces deux premières opérations culturales, et en particulier de l'élagage de circulation, sur la fréquentation par le Cassenoix. En dehors

de la Wallonie, les informations relatives à l'habitat du Cassenoix moucheté dans les pessières artificielles se limitent le plus souvent à des données qualitatives indiquant une préférence pour le stade du perchis (voir Introduction); c'est assez précisément à celui-ci (*sensu* SCHÜZ, 1990) que correspond l'optimum décrit ici. Quelques auteurs précisent l'âge des pessières occupées : jusqu'à 20 ans dans le Bade-Wurtemberg (HÖLZINGER, 1997), de 20 à 40 ans en Rhénanie-Palatinat (HEYNE, 1995) et dans le Harz (HAENSEL, 1970).

4.3. Les facteurs de sélection

4.3.1. La protection contre l'enneigement

CROCQ (1990) estime qu'en dehors des zones de montagnes, la préférence du Cassenoix moucheté pour les jeunes pessières est déterminée par la recherche de microhabitats faiblement enneigés permettant un accès plus fiable et moins coûteux à ses réserves. Cette sélection de l'habitat alimentaire primerait sur le choix de l'habitat de nidification, le premier déterminant alors le second. En milieu forestier subalpin, SCHAEERER (1999) note la constitution préférentielle des caches au pied d'épicéas comportant des basses branches touffues et chargées de lichens; par contre, l'amont des troncs élagués, où la neige s'accumule, est peu utilisé. Au-delà des étages forestiers, la localisation des caches sur des arêtes exposées est également interprétée comme une recherche de situations où l'épaisseur de neige reste faible (KAJIMOTO *et al.*, 1998; MATTES, 1982). En Arizona et dans la Sierra Nevada, VANDER WALL & BALDA (1977) et TOMBACK (1978) interprètent aussi le stockage des graines de pins sur des versants sud comme la recherche des situations faiblement enneigées où, de plus, la fonte printanière est également hâtive. Dans les peuplements monospécifiques et équiennes d'épicéas en Ardenne, l'uniformité du couvert dans les parcelles et le relief moins mouvementé représentent des conditions assez différentes. Un relevé de l'épaisseur de la couche



de neige a été réalisé le 27 décembre 2001 dans le bois des Vieilles Fagnes. Dix sondages ont été faits dans dix parcelles âgées de 10 à 92 ans (Fig. 5). La plus faible épaisseur de neige est notée dans une parcelle de moins de 20 ans non élaguée. Une première augmentation est déjà perceptible dans une parcelle à peine plus âgées (21 ans) mais où l'élagage de circulation a été pratiqué. L'épaisseur de la couche neigeuse progresse ensuite régulièrement pour doubler à partir de 80 ans. Cet état de l'enneigement au sol correspond bien à une sélection des pessières par le Cassenoix visant à minimiser ce paramètre. Ces mesures montrent aussi que l'accumulation de neige est maximale dans le peuplement le plus jeune, qui n'a pas encore atteint le stade de fourré. Cette situation est typique des trouées et découle du ralentissement du vent dans ces espaces. Elle explique pourquoi le Cassenoix évite totalement ces découverts, contrairement à ce qui s'observe en montagne tant au-delà qu'en deçà des sites de nidifications.

4.3.2. La protection contre les concurrents potentiels

La constitution de réserves alimentaires n'est efficace que si celles-ci échappent au pillage par d'autres consommateurs. Ces déprédations des caches sont considérées comme importantes dans l'aire de répartition du Cassenoix sibérien (*Nucifraga caryocatactes macrorhynchos*) (revue in MATTES, 1982) ainsi que dans une étude californienne du Cassenoix de Clark (TOMBACK, 1980). SCHAERER (1999) estime par contre ce parasitage comme peu significatif lors de deux années de suivi dans les Alpes vaudoises, mais précise que les observations devraient porter sur un éventail complet des variations combinées de l'abondance des fructifications des espèces forestières utilisées par le Cassenoix et des cycles ou fluctuations d'effectif des différents concurrents potentiels. Cependant, ces paramètres interagissent et montrent dès lors des coïncidences et une succession régulière dans le temps (par ex. VINCENT, 1977; GIRAUDOUX *et al.*, 1994). MATTES (1982) minimise la concurrence possible

des micro-rongeurs dans la cembraie sur la base de l'écologie des espèces concernées : en forêt, et plus encore à partir de l'étage alpin, le Cassenoix utilise pour la constitution de ses caches des sites dégagés au sol, à faible couvert herbacé et arbustif, alors que les mulots (*Apodemus sp.*) et le Campagnol roux (*Clethrionomys glareolus*) recherchent un couvert plus dense, et que les Arvicolidés (*Pitymis* et *Microtus*) creusent leurs galeries à une profondeur supérieure à celle des caches. Dans les pessières ardennaises, les rongeurs susceptibles de déterrer les provisions du Cassenoix sont l'Ecureuil roux, les Mulots sylvestre et à collier (*Apodemus sylvaticus* et *flavicolis*) ainsi que le Campagnol roux. Il n'existe pas d'information sur les densités relatives de ces espèces en fonction des stades de croissance des pessières belges (R. Libois, com. pers.). Dans les peuplements monospécifiques et équiennes d'épicéas en Ardenne, les Ecureuils roux sont soumis à des contraintes alimentaires similaires à celles qu'ils rencontrent dans les boisements de conifères exotiques du nord de l'Angleterre et d'Ecosse : fluctuations très marquées dans le temps et dans l'espace des fructifications, rareté des ressources alternatives sauf, peut-être, des champignons (LURZ & SOUTH, 1998), effets aggravants potentiels des mises à blanc lors des années de faibles production de semences (LURZ *et al.*, 2003). Dans ces forêts, les zones d'activité des Ecureuils sont généralement polynucléaires et suivent l'évolution dans le temps et l'espace des noyaux de production de cônes (LURZ *et al.*, 1998, 2000). Les mouvements de dispersion inter-nuptiale peuvent conduire à la désertion des secteurs marqués par l'absence totale de fructification (LURZ *et al.*, 1997). L'épicéa commun fructifiant surtout à partir de 60 ans en Wallonie, avec une périodicité de 3 à 5 ans (WEISSEN, 1991), et les pessières de moins de 40 ans étant dépourvues de tout autre couvert végétal (voir ci-dessus), on peut prédire que l'activité des écureuils est concentrée dans les futaies les plus âgées. L'occupation de l'espace dans les habitats défavorables de Cumbria est atteinte par la dispersion des femelles, dont les centres d'activité coïncident avec les zones riches en cônes, qui



font l'objet d'une défense intra-spécifique, et les mouvements des mâles, qui adaptent leurs déplacements à ceux des femelles (LURZ *et al.*, 1997, 2000). Ces stratégies répondent aux hypothèses d'OSTFELD (1985) et de COCKBURN (1992) proposées pour expliquer l'organisation sociale et la dispersion des petits rongeurs. On pourrait donc supputer que ces mêmes mécanismes s'appliquent aux mulots et au Campagnol roux des pessières ardennaises, soumis aux mêmes contraintes alimentaires. La faiblesse de la fréquentation des stades s'étendant du fourré à la jeune futaie serait dans leur cas accentuée en raison de la moindre taille de leurs territoires et de leur capacité de dispersion réduite par rapport à l'Ecureuil. Une interaction avec la réduction de la couche de neige sous ces stades denses pourrait également jouer, KARLSSON & POTAPOV (1998) ayant montré qu'une épaisseur de neige faible restreint la mobilité du Campagnol roux.

4.3.3. La protection contre les prédateurs

D'une manière générale, les séquences d'alimentation se déroulent préférentiellement dans des conditions de sécurité qui permettent une réduction de la vigilance individuelle (LIMA & BEDNEKOFF, 1999). Différentes solutions permettent d'atteindre cette réduction. Parmi celles-ci, la compensation de la vigilance individuelle par la vigilance collective (MCNAMARA & HOUSTON, 1992; revue in LIMA & DEHN, 1990; LIMA *et al.*, 1999) nécessite de bonnes possibilités de détection et, donc, de visibilité des prédateurs (METCALFE, 1984), y compris pour des espèces forestières (KRAMS, 2001). Outre cet effet de détection, la formation de groupes conduit également à un effet de dilution de l'individu dans l'ensemble (DEHN, 1990). La recherche d'un habitat particulier, ou de sa proximité, peut quant à elle fournir, par exemple, un couvert protecteur (e. a. CARACO *et al.*, 1980; GRUBB & GREENWALD, 1982). Ces deux solutions ne sont pas mutuellement exclusives, la taille des groupes pouvant varier en fonction de la proximité du couvert (COLISHAW, 1997). Les deux espèces de cassenoix et le Geai des pinèdes (*Gymnorhinus*

cyanocephalus), qui se distinguent nettement des autres Corvidés par leur comportement alimentaire (VANDER WALL, 1990), pourraient illustrer cette balance entre sélection de l'habitat et sociabilité. Le Geai des pinèdes vit en groupes qui peuvent atteindre plusieurs centaines d'exemplaires dans les formations de pins pignons (principalement *Pinus edulis* et *P. monophylla*) et de genévriers (*Juniperus div. sp.*) ou les boisements de pin à bois lourd (*Pinus ponderosa*) du sud-ouest de l'Amérique du Nord. Il y exploite en commun quelques zones de stockage situées dans le périmètre d'activité du groupe (MARZLUFF & BALDA, 1992). Ces formations végétales sont des milieux semi-ouverts constitués, pour les premiers de boisements aérés bas (moins de 7 m de hauteur) en zone aride, pour les seconds de forêts parcs (BARBOUR & CHRISTENSEN, 1993). Une situation intermédiaire s'observe chez les Cassenoix mouchetés orientaux (*macrorhynchos* et *japonica*) et le Cassenoix de Clark, dont les récoltes sont effectuées dans les boisements de pins montagnards ou de la taïga (principalement *Pinus sibirica*, *P. koraiensis*, *P. parviflora*, *P. albicaulis*, *P. flexilis*). Des secteurs de stockage communautaires sont décrits en limite inférieure de l'étage alpin ou dans des découverts situés en forêt, parallèlement à la constitution de caches par des oiseaux isolés sur les sites mêmes de récolte (HUTCHINS & LANNER, 1982; HAYASHIDA, 1989; HUTCHINS & HUTCHINS, 1996). Ces pineraies sont plus denses que celles qui sont exploitées par le Geai des pinèdes (HAYASHI, 1952; FOWELLS, 1965; ISHIZUKA, 1974; plusieurs auteurs russes in VANDER WALL, 1990). Les Cassenoix mouchetés des étages collinéens et de basse-montagne d'Europe pourraient se situer à l'autre extrémité de ce compromis. Ces oiseaux récoltent des noisettes qu'ils stockent sur leur territoires, dans des pessières denses, le plus souvent seuls, rarement par paires, comme l'indiquent les observations de leur trafic entre les deux types de sites (obs. pers.). La situation des Cassenoix mouchetés des Alpes est plus complexe, certaines populations des pessières montagnardes et des cembraies subalpines récoltant alternativement des noiset-



Photo 5 - Cassenoix moucheté, femelle au nid. Logbiermé, avril 1989 (photo S. Sorbi). - Nutcracker, female in nest.

tes en limite inférieure de l'étage montagnard ou des graines d'arolles, qui sont dissimulées, suivant les oiseaux, depuis les peuplements d'épicéas jusqu'à la zone de combat de l'étage alpin (SCHAERER, 1999; obs. pers.). On pourrait dès lors aussi attendre un comportement social plus développé chez les Cassenoix orientaux (ssp. *macrorhynchos* et *kamtchatkensis*) qui occupent les pineraies subalpines buissonnantes de *Pinus pumila* (KAJIMOTO *et al.*, 1998).

4.3.4. Le mode de mémorisation

Retrouver les graines cachées est un processus cognitif, la mémoire spatiale, qui sert clairement une fonction biologique ayant des implications directes sur la survie et le succès de la reproduction et ceci, d'autant plus que l'espèce est dépendante de cette ressource (BALDA & KAMIL, 1989). Chez les cassenoix, BALDA (1980) a pu écarter l'utilisation de l'olfaction dans ce processus et VANDER WALL (1982) a prouvé l'importance des repères visuels dans la localisation extrêmement précise dont ils sont coutumiers. Des expériences sur le Cassenoix de Clark ont montré que chaque site est mémorisé individuellement et qu'il n'y a donc pas de règle générale, de mouvement par exemple, qui détermine ces localisations (KAMIL & BALDA, 1985, 1990; KAMIL *et al.* 1993). Des manipulations en laboratoire (BALDA, 1980; KAMIL *et al.*, 1986) ainsi que l'ex-

ploitation des caches recouvertes d'une épaisse couche de neige (CROCO, 1977. MATTES, 1978) montrent que d'éventuels repères en surface du sol ne sont pas exploités, ce qui peut constituer une adaptation aux modifications saisonnières du substrat intervenant pendant la longue période de stockage des graines. VANDER WALL (1982) a déterminé qu'au moins deux repères sont nécessaires tandis que KAMIL *et al.* (1999) ont observé que le cassenoix peut retrouver ses caches quelle que soit son orientation par rapport à ces repères. Toutefois, lorsque la cache est constituée très près d'un élément qui oblitère le champ de vision (phénomène d'overshadowing), le Cassenoix peut se contenter de ce seul repère pour relocaliser cette cache (GOULD-BEIERLE & KAMIL, 1999), indiquant par là qu'il est à même d'utiliser une distance et une direction pour s'orienter. KAMIL & JONES (1997, 2000) ont cependant mis en évidence une perte de précision plus rapide sur la distance que sur la direction en fonction de l'éloignement croissant des repères artificiels. Intégrant cet ensemble d'informations et la prééminence du paramètre directionnel, KAMIL & CHENG (2001) ont développé un modèle de mémoire spatiale pour les cassenoix basé sur le cumul d'orientations par rapport à des repères visuels. Ce modèle permet notamment de prédire, en dehors des situations d'overshadowing, un accroissement de l'efficacité des recherches



Photo 6 - Restes de noisettes consommées sur un lieu de récolte par un Cassenoix moucheté, Sart-lez-Spa, septembre 1992 (photo J.M. Winants). - Hazelnuts remains eaten by a Nutcracker in a collecting place.

lorsque le nombre de repères situés dans des directions variées augmente. Dans le milieu naturel, on pourrait imaginer que cette dernière condition ainsi que le comportement de l'erreur sur la distance conduise les cassenoix à sélectionner un habitat où la densité des repères, tels que les troncs, est élevée. Ce type de choix irait dans le même sens que les facteurs de sélection précédents. Par ailleurs, BALDA & WILTSCHKO (1991) ont décelé l'utilisation d'un compas solaire par le Geai buissonnier (*Aphelocoma coerulescens*), un autre Corvidé cachant ses provisions. WILTSCHKO *et al.* (1999) ont ensuite montré que le compas solaire est aussi une des composantes du système d'orientation du Geai des Pinèdes alors qu'il semble bien moins important chez le Cassenoix de Clark. Ces auteurs imputent cette variabilité interspécifique à une différence d'habitat, l'espèce forestière se fiant davantage aux repères matériels du site.

4.4. La relation du Cassenoix moucheté au coudrier

Le Cassenoix moucheté et le Cassenoix de Clark ont développé une relation mutualiste avec plusieurs espèces de pins : ils consomment leurs graines et en assurent également la dispersion dans des microhabitats favorables à leur germination et leur croissance (synthèse *in* LANNER,

1996). Les cassenoix ne consomment que 30 à 75 % des graines de pins qu'ils stockent (VANDER WALL & BALDA, 1977; MATTES, 1978; TOMBACK, 1982). On ignore cependant si les mêmes ratios sont valables pour les noisettes récoltées. D'après WÄSTLJUNG (1989), le Cassenoix moucheté est, parmi les consommateurs de noisettes de sa zone d'étude, dans le centre de la Suède, le plus apte à les disperser en raison de l'étendue de son rayon d'action. WÄSTLJUNG attire néanmoins l'attention sur la différence qui peut exister entre le prélèvement des noisettes et leur dispersion efficace. La constitution de caches sous le couvert épais des jeunes pessières place ces semences à l'abri des autres consommateurs potentiels mais aussi dans des conditions d'éclairage fort réduit. Les expériences de SANDERSON (1958 *in* VERA, 2000) montrent que les noisettes contiennent des réserves suffisantes pour permettre le développement du plant au cours de sa première saison de croissance. Le déficit en éclairage conduit à une augmentation du ratio tronc/racines par rapport aux semis de pleine lumière. Cette faiblesse du système racinaire associée à la déplétion des réserves cotylédonaire conduit à l'étiollement du plant au cours de la saison suivante. Sur les transects réalisés dans le bois des Vieilles Fagnes, aucun semis de noisetiers, même âgé d'un an, n'a pu être trouvé. La mise en place de dispositifs de mesure de l'impact des Cervidés sur la végétation (cf.



REIMOSER, 1991) a permis de montrer, dans des conditions similaires au sud du plateau des Hautes-Fagnes, que le Cerf élaphe (*Cervus elaphus*) et le Chevreuil (*Capreolus capreolus*) parviennent à éliminer complètement la régénération des feuillus sous le couvert des pessières équiennes (R. Dahmen, com. pers.). MITCHELL *et al.* (2000) ont également démontré la sensibilité des semis du coudrier à l'abroustissement par les ongulés en Ecosse. Le Cassenoix moucheté intervient donc, pour la part des caches constituées dans les pessières équiennes d'Ardenne, comme un prédateur des semences du noisetier. Cette situation contraste donc avec le rôle essentiel de disséminateur des cassenoix dans l'écologie des pins "à grosses graines".

4.5. Sélection de l'habitat et expansion géographique

Les données analysées ici ont été récoltées pendant une phase d'expansion importante du Cassenoix moucheté en Wallonie. Ainsi, un seul territoire a été occupé à partir de 1986 dans la partie occidentale du Hertogenwald. De 1989 à 1994, les surfaces de forêt résineuse de ce massif, soit quelque 9.000 ha largement dominés par l'épicéa, ont été entièrement colonisées. Une progression similaire est observée dans toute la ceinture forestière périphérique des Hautes-Fagnes et concerne plusieurs dizaines de couples (obs. pers.). Il s'agit d'une augmentation significative au niveau régional, l'estimation de population de BULTEEL (1992a) pour la fin des années 80 indiquant 180 à 210 territoires. Cette valeur a donc été rapidement dépassée. L'hypothèse de BULTEEL (1992a) liant l'absence du Cassenoix dans le Hertogenwald et la région de Rocherath dans les années 80 à la rareté du noisetier dans ces massifs peut donc être rejetée : dans les régions où le noisetier est un élément répandu du bocage, c'est la disponibilité en pessières denses qui est déterminante.

L'écart d'altitude du bois des Vieilles Fagnes correspond bien aux valeurs dominantes relevées

par BULTEEL (1992b) pour les territoires de l'espèce à la fin des années 80 et au début des années 90. L'expansion ultérieure du Cassenoix jusqu'à l'extrême limite nord de l'Ardenne l'a amené à occuper des sites à des altitudes nettement plus faibles dès 1993-1994 : 330 m dans le bois de Hèvremont à Limbourg, 320 et 310 m dans les vallons du Louba à Jalhay et du Werpré à Sart, 270 m dans le bois de Staneu à Theux (obs. pers.). On retrouve ainsi des valeurs similaires à celles de l'Ardenne occidentale et de Rhénanie-Westphalie (WINK, 1987; CLESSE *et al.*, 1991; RIEGEL, 1992; KOWALSKI, 1997). Ces cas sont à distinguer des reproductions isolées consécutives aux invasions de la sous-espèce *macrorhynchos* (FOUARGE, 1993; BIJSLMA *et al.*, 2001). BULTEEL (1992a) a rattaché le Cassenoix moucheté à l'avifaune typique de la Haute Ardenne. Utilisant au départ une définition de cette région basée sur des arguments phytogéographiques (BOON, 1975), il conclut que les oiseaux caractéristiques sont liés à la très forte dominance des monocultures d'épicéas dans un couvert forestier étendu. Ce sont donc en fait les pessières denses qui déterminent la présence du Cassenoix moucheté, plutôt que l'altitude, même si sa densité restera logiquement plus élevée là où cet habitat est plus répandu, soit au-delà de 400 à 450 m.

Il est remarquable que cette augmentation numérique et cette extension d'aire se soient produites pendant une période où la Wallonie est restée en marge des deux afflux de 1985 et 1991 (PIERRE & CLOTUCHE, 1986; JACOB & DE LIEDEKERKE, 1993). Cette constatation permet de relativiser l'influence de ces invasions dans l'évolution de l'aire de répartition du Cassenoix moucheté en Europe. Ces afflux concernent généralement la sous-espèce *macrorhynchos* mais la sous-espèce *caryocatactes* possède son propre régime d'invasion. Ce comportement forme d'ailleurs, avec les capacités particulières de transport (BOCK *et al.*, 1973) et de mémorisation des caches, les trois principales adaptations des Cassenoix à leur spécialisation alimentaire. Le schéma de colonisation de la Wallonie à partir des invasions de 1954



et 1968 a déjà été amendé depuis le rattachement des Cassenoix nicheurs à la sous-espèce nominale suite aux deux captures effectuées par M. Paquay en 1990 (*in* BULTEEL, 1992a). Celles-ci ont été confirmées depuis par une série de captures et de mensurations, provenant notamment du Groupe Ornithologique de l'Est (A. & E. Degros, com. pers.; obs. pers.). L'indétermination qui subsiste quant à la période d'apparition des Cassenoix nicheurs en Wallonie se retrouve également dans les Ardennes françaises FAUVEL, 1992) et s'apparente aux incertitudes qui concernent par exemple le statut ancien du Cassenoix dans les Vosges (LEFRANC & PFEFFER, 1975). Il en est de même de la rareté ou de la tardiveté des preuves de nidification dans les Alpes françaises (CROCQ, 1990; DEWITTE, 1993), fait d'autant plus marquant si on prend en compte la relative facilité de détection des nids du Cassenoix moucheté dans les peuplements d'arolles (obs. pers.). HAENSEL (1970) a démontré qu'une réduction ou une faible pression d'observation peut à elle seule induire une disparition ou une absence apparente de cette espèce discrète, comme ce fut le cas dans le Harz pendant l'entre-deux-guerres. Une situation identique a été notée en Rhénanie-Palatinat de 1959 à 1973 (HEYNE, 1995). Plus récemment, les cantonnements de Cassenoix établis dans le nord de l'Eifel à Monjoie et Roetgen depuis le milieu des années 80 (obs. pers.) n'ont été détectés par les ornithologues rhénans et la nidification prouvée qu'une dizaine d'années plus tard

(WEISHAUPT, 1996 *in* G.R.O. & W.O.G., 1997). Il est dès lors possible de conforter une hypothèse selon laquelle la dynamique des populations nicheuses de la sous-espèce *caryocatactes* et leurs mécanismes de dispersion, hors invasion, seraient prépondérants dans la progression du Cassenoix moucheté en Europe occidentale et liés à l'extension des plantations d'épicéas. La colonisation de la Wallonie dans les années 50 serait alors cohérente avec l'apparition du Cassenoix dans le Westerwald dès 1950 et dans le sud de l'Eifel à partir de 1955 (HEYNE, 1995). Les distances parcourues par ces oiseaux lors de leurs mouvements de dispersion peuvent corroborer cette hypothèse (BULTEEL, 1992a). Ainsi, le baguage belge fournit une unique reprise de Cassenoix moucheté : un poussin bagué le 21 avril 2001 à Hockay, dans la vallée de la Hoëgne, a été contrôlé le 4 novembre 2002 dans un poulailler à Montleban; le déplacement est de 36 km SSW (A. Degros, com. pers.). On ignore cependant encore à peu près tout de la productivité, de ses déterminants et de ses variations, chez les Cassenoix (BAUER & BERTHOLD, 1996).

REMERCIEMENTS : La carte des peuplements, indispensable à ce travail, m'a été fournie par F. Renard et D. Cremer, du cantonnement DNF de Spa, que je remercie.

SUMMARY : Habitat selection by the Spotted Nutcracker (*Nucifraga c. caryocatactes*) in the even-aged Norway Spruce (*Picea abies*) stands.

This study of habitat choice in the Spotted Nutcracker was conducted south-east of Spa (5°57' E; 50°28' N) at a 480-565 m elevation range. A statistical index of even-aged Spruce stands use was assessed by counting empty hazelnut shell remains on 104 hundred m line-transects during a brief period lasting from December 27th 1992 to January 1st 1993. This index peaked in 7 to 15 m mean height and 16 to 30 years old stands, the Nutcracker feeding

habitat ranging from 7.2 to 23.7 m and 12 to 58 years resp. A 2 m high pruning is the first cultural operation, occurring shortly before the first thinning at a stand age of ca. 20 years. Pruning significantly reduced habitat use by the Spotted Nutcracker as does thinning a bit later, but less clearly. The method used provides an insight into habitat use by the Nutcrackers for feeding activities ranging from food caching to recovery and consumption. Yet it covers neither hoar-



ding and caching at the hoarding place nor possible intra-seasonal habitat choice variation. The selection of thick-cover stands provides a good protection against snow cover which depth is twice as high in mature stands and four times higher in forest gaps and clearings. It is assumed that this caches are also safe from seed-eating mammals like Red Squirrels (*Sciurus vulgaris*), Bank Voles (*Clethrionomys glareo-*

lus) and Wood Mices (*Apodemus sylvaticus and flavicollis*). The use of close stands may allow the Nutcracker to keep an individualistic behaviour during the whole non-breeding season. Finally, attention is driven to the possible role of habitat choice in the Nutcracker's range evolution in Europe following the conifer forestry expansion and occurring independently of the invasive movements.

Bibliographie

- BALDA, R.P. (1980) : Recovery of cached seeds by a captive *Nucifraga caryocatactes*. *Z. Tierpsychol.*, 52 : 331-346.
- BALDA, R.P. & KAMIL, A.C. (1989) : A comparative study of cache recovery by three corvid species. *Anim. Behav.*, 38 : 486-495.
- BALDA, R.P. & KAMIL, A.C. (1992) : Long-term spatial memory in Clark's nutcracker, *Nucifraga columbiana*. *Anim. Behav.*, 44 : 761-769.
- BALDA, R.P. & WILTSCHKO, W. (1991) : Caching and recovery in Scrub Jays : transfer of sun-compass direction from shaded to sunny areas. *Condor*, 93 : 1020-1023.
- BANG, P. & DAHLSTRÖM, P. (1987) : *Guide des traces d'animaux*. Delachaux & Niestlé, Neuchâtel & Paris.
- BARBOUR, M.G. & CHRISTENSEN, N.L. (1993) : Contemporary vegetation and phytogeography in MORIN, N.R. (Ed.) *Flora of North America*. Vol. 1. Introduction. Oxford Univ. Press, New York & Oxford.
- BAUER, G. & BERTHOLD, P. (1996) : *Die Brutvögel Mitteleuropas*. Verbreitung und Gefährdung. Aula, Wiesbaden.
- BEDNEKOFF, P.A. & BALDA, R.P. (1997) : Clark's Nutcracker spatial memory : many errors might not be due to forgetting. *Anim. Behav.*, 54 : 691-698.
- BEDNEKOFF, P.A., BALDA, R.P., KAMIL, A.C. & HILE, A.G. (1997) : Long-term spatial memory in four seed-caching corvid species. *Anim. Behav.*, 53 : 335-341.
- BIJLSMA, R.G., HUSTINGS, F. & CAMPHUYSEN, C.J. (2001) : *Algemene en schaarse vogels van Nederland (Avifauna van Nederland 2)*. GMB Uitgeverij & KNNV Uitgeverij, Haarlem & Utrecht.
- BOCK, W.J., BALDA, R.P. & VANDER WALL, S.B. (1973) : Morphology of the sublingual pouch and tongue musculature in Clark's Nutcracker. *Auk*, 90 : 491-519.
- BOON, W. (1975) : Een nieuwe, objectieve begrenzing van de Hoge Ardennen. *Dunortiera*, 2 : 13-25.
- BULTEEL, G. (1992a) : Le Cassenoix moucheté (*Nucifraga caryocatactes*) en Ardenne : Répartition, effectifs, cadre biogéographique. *Aves*, 29 : 1-36.
- BULTEEL, G. (1992b) : Notenkraakers *Nucifraga caryocatactes* in de Hoge Ardennen : etho-ecologie van een hazelaarhorige populatie. *Oriolus*, 58 : 65-105.
- CAMARET, S., GUERIN, B. & LECLERCQ, D. (1998) : Mise en évidence de l'impact du casse-noix moucheté (*Nucifraga caryocatactes* L.) sur la distribution spatiale de la régénération du pin cembro (*Pinus cembra* L.). *Bull. Soc. Zool. de France*, 123 : 383-392.
- CARACO, T., MARTINDALE, S. & PULLIAN, H.R. (1980) : Avian Time Budgets and Distance to Cover. *Auk*, 97 : 872-875.
- CLESSE, B., DEWITTE, T. & FOUARGE, J.P. (1991) : Répartition et habitat du Cassenoix moucheté (*Nucifraga caryocatactes*) dans l'ouest de l'Ardenne. *Aves*, 28 : 57-74.
- COCKBURN, A. (1992) : Habitat heterogeneity and dispersal : environmental and genetic patchiness in STENSETH, N.C. & LIDICKER, W.Z. (Eds.) : *Animal dispersal : small animals as a model* : 65-95. Kluwer Acad. Publ., Dordrecht.
- COLISHAW, G. (1997) : Refuge use and predation risk in a desert baboon population. *Anim. Behav.*, 54 : 241-253.
- CROCO, C. (1977) : Biologie de l'alimentation du



- CASSE-NOIX *Nucifraga caryocatactes caryocatactes* (L.) dans les Alpes : étude des caches. *O.R.F.O.*, 47 : 319-334.
- CROCQ, C. (1990) : Le Casse-noix moucheté (*Nucifraga caryocatactes*). R. Chabaud - Lechevalier.
- DAGNELIE, P. (1975) : *Théorie et méthodes statistiques. Volume II. Les méthodes de l'inférence statistique.* Les Presses agronomiques de Gembloux, Gembloux.
- DECEUNINCK, B. & BAGUETTE, M. (1991) : Avifaune nicheuse de la séquence de l'Epicéa (*Picea abies*) dans la région du plateau des Tailles (Prov. du Luxembourg). *Aves*, 28 : 189-208.
- DEHN, M.M. (1990) : Vigilance for predators : detection and dilution effects. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 26 : 337-342.
- DEROANNE, M. & DE LIEDEKERKE, R. (1975) : Une nichée de Cassenoix près de Stavelot, en Ardenne liégeoise. *Gerfaut*, 65 : 165-167.
- DEWITTE, T. (1993) : Un nid de Cassenoix moucheté (*Nucifraga caryocatactes*) datant du siècle passé et provenant des Alpes. *Aves*, 30 : 137-140.
- FAUVEL, B. (Coord.) (1992) : *Les oiseaux de Champagne-Ardenne.* 2ème éd. Némont, Bar sur Aube.
- FELLENBERG, W. (1990) : 23. Ornithologischer Sammelbericht für Westfalen. *Charadrius*, 27 : 88-96.
- FOURGE, J. (1993) : Observation prolongée de deux Cassenoix mouchetés (*Nucifraga caryocatactes*) dans la vallée de la Meuse en 1991-1992. *Aves*, 30 : 133-137.
- FOWELLS, H.A. (1965) : *Sylvics of Forest Trees of the United States.* Agriculture Handbook, n° 271. U.S.D.A. Forest Service, Washington.
- GIRAUDOUX, P., DELATTRE, P., QUERE, J.P. & DAMANGE, J.P. (1994) : Structure and kinetic of rodent populations in a region of agricultural land abandonment. *Acta Oecologica*, 15 : 385-400.
- GOULD-BEIERLE, K.L. & KAMIL, A.C. (1999) : The role of proximity in landmark use by Clark's Nutcracker. *Anim. Behav.*, 58 : 477-488.
- G.R.O. & W.O.G. (1997) : Rote Liste der gefährdeten Vogelarten Nordrhein-Westfalens. *Charadrius*, 33 : 69-117.
- GRUBB, T.C. & GREENWALD, L. (1982) : Sparrows and a brushpile : foraging responses to different combinations of predation risk and energy cost. *Anim. Behav.*, 30 : 637-640.
- HAENSEL, J. (1970) : Zum Vorkommen des Dickschnabel-Tannenhähers (*Nucifraga c. caryocatactes* (L.)) im Harz. *Beitr. Vogelkde.*, 16 : 169-191.
- HAYASHI, Y. (1952) : The Natural Distribution of Important Trees, Indigenous to Japan. Conifers Report 2. *Bulletin of the Government Forest Experimentation Station*, 55, Tokyo.
- HAYASHIDA, M. (1989) : Seed Dispersal and Regeneration Patterns of *Pinus parviflora* var. *pentaphylla* on Mt Apoi in Hokkaido. *Res. Bull. Hokkaido Univ. Forest*, 46 : 177-190.
- HEYNE, K.H. (1995) : Zum Vorkommen des Dickschnabel-Tannenhähers (*Nucifraga c. caryocatactes* (L.)) im Hunsrück und in der Eifel (Region Trier). *Dendrocopos*, 22 : 27-35.
- HOLTMEIER, F.K. (1966) : Die ökologische Funktion des Tannenhähers im Zirben-Lärchenwald und an der Waldgrenze des Oberengadins. *J. Ornithol.*, 107 : 337-345.
- HÖLZINGER, J. (1997) : *Die Vögel Baden-Württembergs. Band 3.2: Singvögel 2. Passeriformes - Sperlingsvögel: Muscicapidae (Fliegenschnäpper) und Thraupidae (Ammertangaren).* Verlag E. Ulmer, Stuttgart.
- HUTCHINS, H.E. & HUTCHINS, A.M. (1996) : The role of birds and mammals in Korean pine (*Pinus koraiensis*) regeneration dynamics. *Oecologia* (Berl.), 107 : 120-130.
- HUTCHINS, H.E. & LANNER, R.M. (1982) : The central role of Clark's Nutcracker in the dispersal and establishment of whitebark pine. *Oecologia* (Berl.), 55 : 192-201.
- ISHIZUKA, K. (1974) : Mountain Vegetation in NUMATA, M. (Ed.) *The Flora and Vegetation of Japan.* Kondasha Ltd. & Elsevier, Tokyo & Amsterdam.
- JACOB, J.P. & DE LIEDEKERKE, R. (1993) : Chronique ornithologique 1991/3-4 : juin à novembre 1991. *Aves*, 30 : 201-220.
- KAJIMOTO, T., ONODERA, H., IKEDA, S., DAIMARU, H. & SEKI, T. (1998) : Seedling Establishment of Subalpine Stone Pine (*P. pumila*) by Nutcracker (*Nucifraga*) Seed Dispersal on Mt Yumori, Northern Japan. *Arctic Alpine Research*, 30 : 408-417.
- KAMIL, A.C. & BALDA, R.P. (1985) : Cache recovery and spatial memory in Clark's Nutcracker (*Nucifraga columbiana*). *J. Exp. Psychol. : Anim. Behav. Proc.*, 11 : 95-111.
- KAMIL, A.C. & BALDA, R.P. (1990) : Differential



- Memory for Different Cache Sites by Clark's Nutcrackers (*Nucifraga columbiana*). *J. Exp. Psychol.: Anim. Behav. Proc.*, 16 : 162-168.
- KAMIL, A.C. & CHENG, K. (2001) : Way-finding and landmarks : The multiple bearings hypotheses. *J. Exp. Biol.*, 204 : 103-113.
- KAMIL, A.C. & JONES, J.E. (1997) : The seed-storing corvid Clark's Nutcracker learns geometric relationships among landmarks. *Nature*, 390 : 276-279.
- KAMIL, A.C. & JONES, J.E. (2000) : Geometric rule learning by Clark's Nutcrackers (*Nucifraga columbiana*). *J. Exp. Psychol. : Anim. Behav. Proc.*, 26 : 439-453.
- KAMIL, A.C., BALDA, R.P. & GOOD, S. (1999) : Patterns of movement and orientation during caching and recovery by Clark's Nutcrackers (*Nucifraga columbiana*). *Anim. Behav.*, 37 : 1327-1335.
- KAMIL, A.C., BALDA, R.P. & GRIM K. (1986) : Revisits to emptied cache sites by Clark's nutcrackers (*Nucifraga columbiana*). *Anim. Behav.*, 34 : 1289-1298.
- KAMIL, A.C., BALDA, R.P., OLSON, D.J. & GOOD, S. (1993) : Returns to emptied cache sites by Clark's nutcrackers, *Nucifraga columbiana* : a puzzle revisited. *Anim. Behav.*, 45 : 241-252.
- KOWALSKI, H. (1997) : Stadtbrut des Tannenhähers (*Nucifraga caryocatactes caryocatactes*). *Charadrius*, 33 : 63-64.
- KARLSSON, A.F. & POTAPOV, E.R. (1998) : Consistency and change in bank vole (*Clethrionomys glareolus*) home ranges across a decade. *Can. J. Zool.*, 76 : 1329-1334.
- KRAMS, I. (2001) : Seeing without being seen : a removal experiment with mixed flocks of Willow and Crested Tits *Parus montanus* and *cristatus*. *Ibis*, 143 : 476-481.
- KRATOCHWIL, A. & SCHWABE, A. (1993) : Wuchsformen der Arve (*Pinus cembra* L.) in Abhängigkeit von der ornithochoren Ausbreitung - im Vergleich mit Weidbuchen (*Fagus sylvatica* L.). *Festschrift Zoller. Dissertationes Botanicae*, 196 : 107-134.
- LAFONTAINE, R.M. (1988) : Cassenoix moucheté *Nucifraga caryocatactes* in DEVILLERS, P., ROGEMAN, W., TRICOT, J., DEL MARMOL, P., KERWIJN, C., JACOB, J.P. & ANSELIN, A. : *Atlas des oiseaux nicheurs de Belgique*. I.R.S.N.B., Bruxelles.
- LANNER, R.M. (1996) : *Made for each other*. A *Symbiosis of Birds and Pines*. Oxford Univ. Press, New York & Oxford.
- LEFRANC, N. & PFEFFER, J. J. (1975) : Le Cassenoix moucheté *Nucifraga caryocatactes* dans les Vosges. *Alauda*, 43 : 103-110.
- LIMA, S.L. & BEDNEKOFF, P.A. (1999) : Temporal Variation in Danger Drives Antipredator Behavior : The Predation Risk Allocation Hypotheses. *Am. Nat.*, 153 : 649-659.
- LIMA, S.L. & DEHN, L.M. (1990) : Behavioral decisions made under the risk of predation : a review and prospectus. *Can. J. Zool.*, 68 : 619-640.
- LIMA, S.L., ZOLLNER, P.A. & BEDNEKOFF, P.A. (1999) : Predation, scramble competition, and the vigilance group size effect in dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 46 : 110-116.
- LURZ, P.W.W. & SOUTH, A.B. (1998) : Cached fungi in non-native conifer forest and their importance for red squirrels (*Sciurus vulgaris* L.). *J. Zool. Lond.*, 246 : 468-471.
- LURZ, P.W.W., GARSON, P.J. & OGILVIE, J.F. (1998) : Conifer species mixtures, cone crops and red squirrel conservation. *Forestry*, 71 : 67-71.
- LURZ, P.W.W., GARSON, P.J. & WAUTERS, L.A. (1997) : Effects of temporal and spatial variation in habitat quality on red squirrel dispersal behaviour. *Anim. Behav.*, 54 : 427-435.
- LURZ, P.W.W., GARSON, P.J. & WAUTERS, L.A. (2000) : Effects of temporal and spatial variations in food supply on space and habitat use of red squirrels (*Sciurus vulgaris* L.). *J. Zool. Lond.*, 251 : 167-178.
- LURZ, P.W.W., GEDDES, N., LLOYD, A.J., SHIRLEY, M.D.F., RUSHTON, T.P. & BURLSTON, B. (2003) : Planning a red squirrel conservation area : using a spatially explicit population dynamics model to predict the impact of felling and forest design plans. *Forestry*, 76 : 95-108.
- MCMANARA, J.M. & HOUSTON, A.I. (1992) : Evolutionary stable levels of vigilance as a function of group size. *Anim. Behav.*, 43 : 641-658.
- MARZLUFF, J. & BALDA, R.P. (1992) : *The Pinyon Jay. Behavioural Ecology of a colonial and cooperative Corvid*. T. & A.D. Poyser, London.
- MATTES, H. (1978) : *Der Tannenhäher im Engadin. Studien zu seiner Ökologie und Funktion im Arvenwald*. Münstersche Geographische Arbeiten, Heft 2. F. Schöningh, Paderborn.
- MATTES, H. (1982) : Die Lebensgemeinschaft von

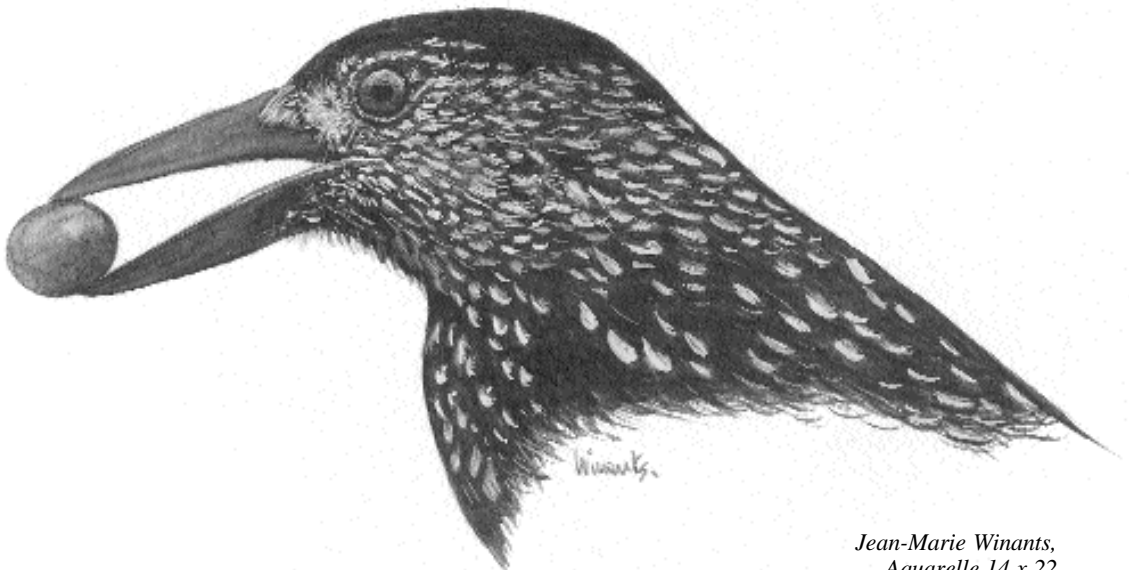


- Tannenhäher, *Nucifraga caryocatactes* (L.), und Arve, *Pinus cembra* L., und ihre forstliche Bedeutung in der oberen Gebirgswaldstufe. *Eidg. Anst. forstl. Versuchswes.*, Ber., Nr. 241.
- MATTES, H. (1993) : *Nucifraga caryocatactes caryocatactes* - Tannenhäher : Biotop, Nahrung in GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. & BAUER, K.M. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Band 13.* Aula, Wiesbaden.
- MATTES, H. (1998) : Casse-noix moucheté *Nucifraga caryocatactes* in SCHMID, H., LUDER, R., NAEF-DAENZER, B., GRAF, R. & ZBINDEN, N. : *Atlas des oiseaux nicheurs de Suisse. Distribution des oiseaux nicheurs en Suisse et au Liechtenstein en 1993-1996.* Station ornithologique suisse, Sempach.
- MATTES, H. & JENNI, L. (1984) : Ortsstreuung und Zugbewegungen des Tannenhähers im Alpenraum und am Randecker Maar / Schwäbische Alb. *Ornithol. Beob.*, 81 : 303-315.
- METCALFE, N.B. (1984) : The effect of habitat on the vigilance of shorebirds : is visibility important? *Anim. Behav.*, 32 : 981-985.
- MITCHELL, R.J., PALMER, S.C.F., TRUSCOTT, A.M. & WELCH, D. (2000) : Browsing and the regeneration of atlantic oakwoods. Centre for Ecology and Hydrology & Natural Environment Research Council, Poster. banchory.ceh.ac.uk/staffdetails/personal_pages/mitchell/LIFE_poster.PDF
- OSTFELD, R.S. (1985) : Limiting resources and territoriality in microtine rodents. *Am. Nat.*, 126 : 1-15.
- PIERRE, P. & CLOTUCHE, E. (1986) : Chronique ornithologique 1985/4 : septembre, octobre, novembre. *Aves*, 23 : 168-183.
- REIMOSER, F. (1991) : Verbiss-Kontrollgatter. Eine Methode zur objektiven Erfassung des Einflusses von Schalenwild und Weidevieh auf die Waldverjüngung (System Voralberg). *Österreichs Weidwerk*, 6 : 19-22.
- RIEGEL, J. (1992) : Zu Vorkommen und Nahrungserwerb des Dickschnäbeligen Tannenhähers (*Nucifraga c. caryocatactes*) im südlichen Bergischen Land. *Berichtsh. Arb. gem. Bergisch. Ornithol.*, 21 : 5-10.
- RIEGEL, J. (1993) : Weitere wahrscheinliche Brut des Tannenhähers (*Nucifraga caryocatactes*) im Stadtgebiet von Bergneustadt (Oberbergischer Kreis). *Berichtsh. Arb. gem. Bergisch. Ornithol.*, 22 : 25-27.
- ROLANDO, A. (1996) : Home range and habitat selection by the Nutcracker *Nucifraga caryocatactes* during autumn in the Alps. *Ibis*, 138 : 384-390.
- ROLANDO, A. & CARIOSO, L. (1999) : Effects of resource availability and distribution on autumn movements of the Nutcracker *Nucifraga caryocatactes* in the Alps. *Ibis*, 141 : 125-134.
- ROLANDO, A. & CARIOSO, L. (2003) : Non-territorial systems in corvids : the case for the Nutcracker (*Nucifraga caryocatactes*) in the Alps. *J. Ornithol.*, 144 : 69-80.
- RUDAT, V. (1984) : Zur Erfassung von Vorkommen des Tannenhähers. *Orn. Jber. Mus. Heineanum*, 8/9 : 77-85.
- RUDAT, V. & RUDAT, W. (1978) : Zum Verhalten von Tannenhäherfamilien in der Zeit vom Ausfliegen der Jungen bis zu deren Selbstständigwerden. *Zool. Jb. Syst.*, 105 : 386-398.
- SANDERSON, J.L. (1958) : *The autoecology of Corylus avellana (L.) in the neighbourhood of Sheffield with special reference to its regeneration.* Thèse de Doctorat, Univ. Sheffield.
- SCHÜTZ, J.P. (1990) : *Sylviculture 1. Principes d'éducation des forêts.* Presses Polytechniques et Universitaires Romandes, Lausanne.
- SCHAERER, Y. (1999) : Ecologie d'une population de Casse-noix moucheté *Nucifraga caryocatactes* des Préalpes vaudoises. *Nos Oiseaux*, 46 : 175-204.
- SIMON, P., DELMÉE, E. & DACHY, P. (1975) : Un nid de Cassenoix en Belgique. *Gerfaut*, 65 : 153-164.
- SORBI, S., ROBBRECHT, G., STEEMAN, C. & WILLE, E. (1990) : Observations de Cassenoix mouchetés (*Nucifraga caryocatactes*) nicheurs. *Aves*, 27 : 39-47.
- SPRENT, P. (1992) : *Pratique des statistiques nonparamétriques.* I.N.R.A., Paris.
- SWANBERG, P.O. (1981) : Kullstorlek hos Nötkräka *Nucifraga caryocatactes* i Skandinavien, relatered till föregående ars hassentö tillgång. *Vår Fågelvärld*, 40 : 399-409.
- TOMBACK, D.F. (1978) : Foraging strategies of Clark's Nutcracker. *Living Bird*, 16 : 123-161.
- TOMBACK, D.F. (1980) : How nutcracker find their seed stores. *Condor*, 82 : 10-19.
- TOMBACK, D.F. (1982) : Dispersal of Whitebark pine seeds by Clark's nutcracker : a mutualism hypothesis. *J. Anim. Ecol.*, 51 : 451-467.



- VANDER WALL, S.B. (1982) : An experimental analysis of cache recovery in Clark's Nutcracker (*Nucifraga columbiana*). *Anim. Behav.*, 30 : 84-94.
- VANDER WALL, S.B. (1990) : *Food hoarding in animals*. Univ. Chicago Press, Chicago.
- VANDER WALL, S.B. & BALDA, R.P. (1977) : Coadaptations of the Clark's Nutcracker and the Pinyon Pine for efficient seed harvest and dispersal. *Ecol. Monogr.*, 47 : 89-111.
- VERA, F.W.M. (2000) : *Grazing Ecology and Forest History*. CABI Publishing, Wallingford.
- VINCENT, J.P. (1977) : Interaction entre les micromammifères et la production des essences forestières. *Ann. Sci. forest.*, 34 : 77-87.
- WÄSTLJUNG, U. (1989) : Effects of crop size and stand size on seed removal by vertebrates in hazel *Corylus avellana*. *Oikos*, 54 : 178-184.
- WEISHAUP, U. (1996) : Eine Brut des Tannenhähers im Monschauer Land. *Aves-Journal*, 3/96 : 11.
- WEISSEN, F. (Coord.) (1991) : *Le fichier écologique des essences*. Ministère de la Région Wallonne, Namur.
- WILTSCHKO, W., BALDA, R.P., JAHNEL, M & WILTSCHKO, R. (1999) : Sun compass orientation in seed-caching corvids : its role in spatial memory. *Anim. Cognition*, 2 : 215-221.
- WINK, M. (1987) : *Die Vögel des Rheinlandes. Band 3. Atlas zur Brutvogelverbreitung im Rheinland*. Gesellschaft Rheinischer Ornithologen, Düsseldorf.

LUC SCHMITZ
Chemin des Morts, 216B
B - 4845 Sart-lez-Spa



Jean-Marie Winants,
Aquarelle 14 x 22