

Le Bec-croisé *Loxia curvirostra* dans les Pyrénées : un état des connaissances

Michel CLOUET

Résumé. De nombreuses études récentes ont permis de mieux connaître l'écologie et l'évolution des populations de becs-croisés. Leur statut et leur origine sont précisés grâce à l'analyse du deutérium présent dans les plumes. Les études morphologiques et bioacoustiques ont confirmé la différenciation de populations en fonction de leur adaptation à une essence particulière de pin dans une dynamique de co-évolution. La génétique a suggéré une expansion rapide des populations et leur différenciation récente.

Peu d'espèces ont suscité autant de travaux récents que le Bec-croisé « des sapins » *Loxia curvirostra*, espèce polytypique de l'hémisphère nord, spécialiste des conifères. Depuis les années 1990, tant en Amérique du Nord qu'en Europe, de nombreuses études ont permis de mieux connaître sa biologie et d'aborder d'intéressantes perspectives en termes d'adaptation et d'évolution. Les Pyrénées et l'Espagne ont largement contribué à la réalisation de ces études.

Statut et origine

Dans les Pyrénées, comme ailleurs en Europe du Sud, le Bec-croisé bien mal nommé « des sapins » est un oiseau essentiellement sédentaire qui exploite différentes essences de pins : Pin à crochets *Pinus uncinata*, Pin sylvestre *Pinus sylvestris* et Pin d'Alep *Pinus halepensis* au versant sud (GÉNARD & LESCOURRET, 1987 ; MASSA 1987 ; SENAR *et al.*, 1993 ; CLOUET, 2000 ; BORRAS & SENAR, 2003 ; ALONSO & ARIZAGA, 2011). À l'inverse, les populations du nord de l'Europe sont liées à l'Épicéa *Picea abies* et sont migratrices (Newton, 2006). L'intensité de cette migration est fonction de la fructification des épicéas et peut donner lieu à des invasions atteignant et franchissant, entre autres, les Pyrénées.

L'origine de ces invasions a été récemment documentée grâce à l'analyse du deutérium, isotope stable de l'hydrogène présent dans les plumes des oiseaux et dont la concentration varie selon le type d'habitat et la localisation géographique. Ainsi, dans les cas d'invasions de becs-croisés ayant atteint la Grande-Bretagne, cette origine a pu être reconnue, selon les années, comme le nord de la Scandinavie, le nord de la Russie, la Sibérie ... (MARQUISS *et al.*, 2012).

Au versant sud des Pyrénées, l'application de cette technique à des becs-croisés capturés dans les pinèdes montagnardes à Pin sylvestre a montré que les variations d'effectifs observées au cours de quatre années consécutives étaient dues, pour une faible proportion, à la présence d'individus originaires d'Europe du Nord, et principalement à des mouvements d'oiseaux d'origine ibérique (avec la même signature en deutérium) exploitant la même ressource alimentaire de pins sylvestres (ARIZAGA *et al.*, 2015).

Une étude complémentaire sur des becs-croisés présents dans un peuplement de Pin d'Alep de la vallée de l'Ebre a conclu qu'ils n'étaient ni sédentaires, ni originaires des pinèdes montagnardes à Pin sylvestre, mais qu'ils pourraient appartenir, selon leurs caractères morphométriques, à un éco-type propre au Pin d'Alep (ARIZAGA *et al.*, 2014).

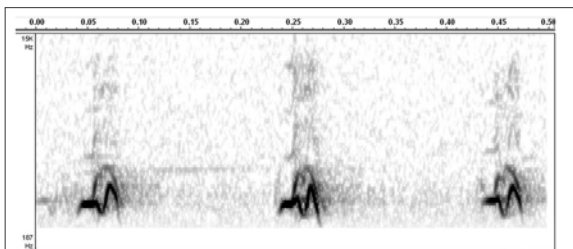


Fig. 1.1 (La Pierre-Saint-Martin, Pyrénées)

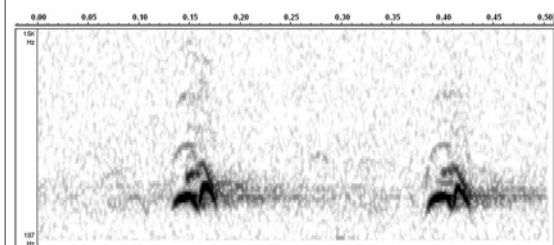


Fig. 1.2 (La Pierre-Saint-Martin, Pyrénées)

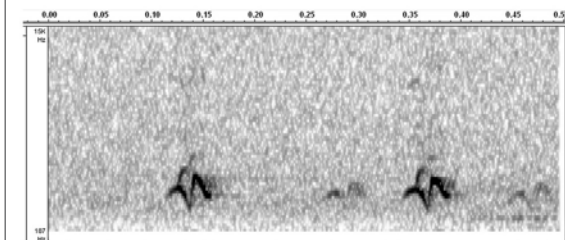


Fig. 1.3 (La Pierre-Saint-Martin, Pyrénées)

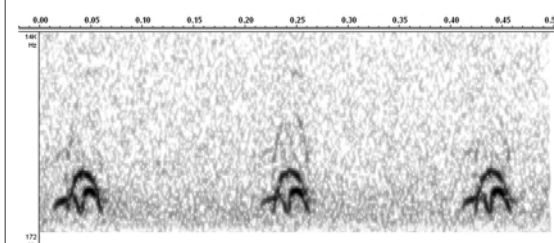


Fig. 1.4 (La Pierre-Saint-Martin, Pyrénées)

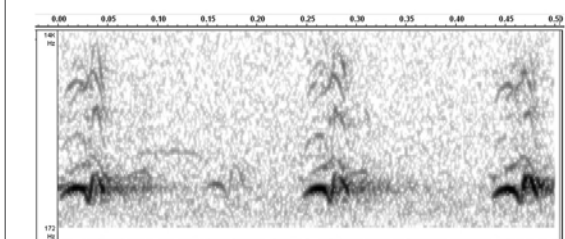


Fig. 1.5 (La Pierre-Saint-Martin, Pyrénées)

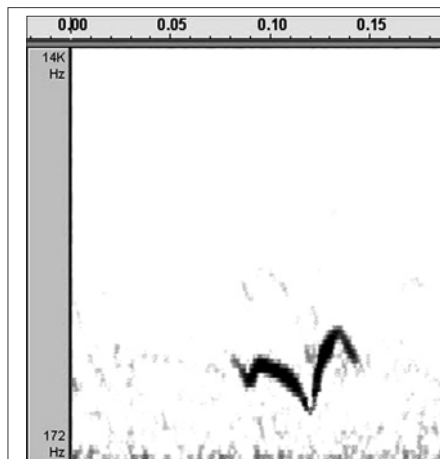


Fig. 1.6 (type C, Alpes)

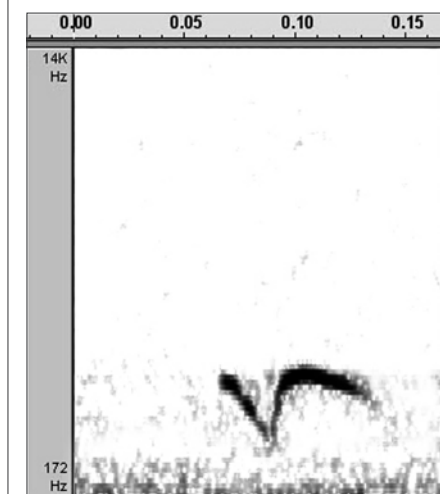


Fig. 1.7 (type X, Alpes)

Figure 1. Sonagrammes de cris de contact enregistrés dans les forêts de Pins à crochets du secteur de La Pierre-Saint-Martin à l'automne 2013 (**Fig. 1.1** à **1.5**). La structure du cri est caractéristique, constituée de deux éléments en forme d'aile volante surmontés d'un troisième, uniquement présent dans le cri de contact pyrénéen. Cette structure diffère de autres types vocaux connus en Europe, par exemple des types C (**Fig. 1.6**) et X (**Fig. 1.7**) des populations migratrices liées à l'Épicéa enregistrés dans les Alpes (d'après CLOUET & JOACHIM, 2015).

Ces contributions, outre la précision sur l'origine des oiseaux, apportent un argument supplémentaire à la spécialisation des populations de becs-croisés sur un type spécifique de ressource alimentaire.

Écologie et différenciation

Le lien entre essences particulières de conifères et populations de becs-croisés présentant des adaptations morphologiques pour l'exploitation de ce type de ressource, et assorties d'un cri de vol spécifique, a été initialement mis en évidence en Amérique du Nord (GROTH, 1988, 1993 ; BENKMAN, 1993, 2003) et constitue l'apport essentiel à la connaissance de la biologie et de l'évolution des taxons du genre *Loxia*.

En Europe, les variations morphologiques ont été initialement documentées pour les becs-croisés de la région méditerranéenne et de ses îles (MASSA, 1987). Des différences de taille, de structure du bec et de cri de vol ont été retrouvées entre les populations de becs-croisés des Alpes, des Pyrénées et de Corse (CLOUET & JOACHIM, 1996 ; CLOUET, 2003).

Des études morphométriques conduites ensuite en Espagne et aux Baléares, dans des pinèdes d'essences différentes (Pin à crochets, sylvestre, d'Alep) (ALONZO *et al.*, 2006 ; BORRAS *et al.*, 2008 ; EDELAAR *et al.*, 2012) ont montré que taille et structure du bec diffèrent selon l'essence exploitée et peuvent être considérées comme le marqueur d'un éco-type spécifique.

Parallèlement aux études morphométriques, 13 types vocaux ont été identifiés en Europe correspondant à des populations qui diffèrent par leur statut et leur origine (ROBB, 2000 ; FÖRSCHLER & KALKO, 2009).

Dans les Pyrénées, la population de becs-croisés des forêts de pins à crochets se caractérise par un type vocal particulier retrouvé dans les différents massifs échantillonnés le long de la chaîne (CLOUET & JOACHIM, 2015 ; Figure 1). Cette homogénéité bio-acoustique participe, avec la structure du bec (valeurs élevées de la hauteur et de l'indice de courbure) à la définition de l'éco-type lié à *Pinus uncinata*.

Comme l'a encore confirmé une récente étude comparative en Espagne (EDELAAR *et al.*, 2012), c'est l'isolement écologique (en relation avec l'exploitation d'une ressource spécifique) et non l'isolement géographique par la distance qui constitue le moteur de la différenciation des populations du complexe *Loxia curvirostra*. Des populations de becs-croisés ibériques géographiquement très proches mais exploitant trois essences de pins différentes (Pins à crochets, sylvestre, d'Alep) ont développé des caractères morphologiques et acoustiques propres, témoins de leur adaptation à chacune des ressources et d'un certain degré d'isolement reproducteur (voir aussi BENKMAN, 1993, 2003 pour l'Amérique du Nord ; MARQUISS & RAE, 2002 pour l'Écosse).



Bec-croisé des sapins (photo P. NAVARRE)

Génétique

Les différences morphologiques et l'isolement écologique des populations de becs-croisés contrastent avec leur absence de différenciation génétique à l'échelle continentale (QUESTIAU *et al.*, 1999 ; CLOUET & GOAR, 1999) et même entre espèces : Bec-croisé des sapins, Bec-croisé perroquet *Loxia pytyopsittacus* et Bec-croisé d'Écosse *L. scotica* (PIERTNEY *et al.*, 2001). Les études les plus récentes sur un plus grand nombre d'échantillons et associant analyse des ADN mitochondrial et nucléaire ont cependant affiné la structure des populations méditerranéennes, montrant les plus fortes différences entre becs-croisés des Baléares et du continent. Ces études suggèrent également que la divergence entre les populations d'Europe Occidentale correspondrait à une expansion rapide accompagnée de la spécialisation sur différents types de ressource alimentaire et se situerait au cours d'une période récente (les derniers 11 000 ans) (BJÖRKLUND *et al.*, 2013). La différenciation écologique et morphologique (témoin de la plasticité phénotypique) apparaît relativement rapidement sans ou avec une très faible différence de structure génétique (du fait de la rapidité de l'expansion et/ou de la persistance d'un flux génique).

Comme l'a démontré magistralement la dernière synthèse sur les pinsons de Darwin *Geospiza sp.* (GRANT & GRANT, 2014), l'évolution morphologique, sous l'effet de fortes pressions de sélection, peut donc se faire à l'échelle d'un très petit nombre de générations.

Co-évolution

Le lien à une essence particulière de conifère s'inscrit dans un contexte de co-évolution, thème largement développé en Amérique du Nord mais aussi dans les îles méditerranéennes et les Pyrénées, (BENKMAN, 1999 ; EDELAAR & BENKMAN, 2006 ; SMITH & BENKMAN, 2007 ; CLOUET & JOACHIM, 2008 ; BENKMAN & PARCHMAN, 2009, 2013 ; BENKMAN *et al.*, 2010 ; MEZQUIDA & BENKMAN, 2010).

Ainsi, pour reprendre l'exemple des Pyrénées, la structure des cônes de pins à crochets et en particulier l'important développement du crochet et la forte épaisseur de l'écaïlle peuvent être interprétés comme une défense de l'arbre vis à vis de la prédation des graines et de la sélection exercée par les becs-croisés. Cette évolution favorise les becs-croisés à plus gros bec, leur permettant une plus grande efficacité dans l'extraction des graines et témoigne de leur adaptation à la ressource locale dans une dynamique de sélection réciproque.

Le complexe *Loxia curvirostra* constitue donc un bon modèle d'étude de radiation adaptative et de co-évolution. La diversité des conifères en Europe du Sud permet un large spectre d'interactions avec les populations de becs-croisés, et au sein de cette mosaïque, les Pyrénées offrent des exemples caractéristiques d'adaptation locale et d'isolement écologique.

Sur le long terme, il serait intéressant de suivre plus particulièrement cette population liée au Pin à crochets afin de préciser le degré de son isolement reproducteur et le conservatisme de sa niche écologique (WIENS *et al.*, 2010). Ses différents marqueurs (structure du bec, cri de vol, caractères génétiques) vont-ils évoluer, à quel rythme et comment en fonction de possibles variations des différentes composantes de cette niche (évolution de la répartition des essences avec les changements climatiques, irrégularité de production de cônes conduisant à utiliser une autre ressource...)?

Summary. The Crossbill *Loxia curvirostra* in the Pyrennees : the state of knowledge.

Many recent studies improved the knowledge of the ecology and evolution of crossbills. Isotopic (deuterium) analyses inferred their origin and status. Morphological and vocal studies supported specialization on key conifer resources in a context of co-evolution. Genetic analyses suggested a rapid expansion of crossbill populations and subsequent differentiation.

Resumen. El Piquituerto común *Loxia curvirostra* en los Pirineos: estado del conocimiento.

Varios estudios recientes han proporcionado una mejor comprensión de la ecología y la evolución de las poblaciones de piquituertos. Sus estatus y origen se establecen mediante el análisis del deuterio en las plumas. Los estudios morfológicos y bioacústicos confirman la diferenciación de las poblaciones en función de sus relaciones con una especie específica de pino, en un proceso de co-evolución. Los análisis genéticos sugieren una rápida expansión de las poblaciones y su diferenciación de origen reciente.

BIBLIOGRAPHIE

- ALONSO D., & ARIZAGA J., 2011. Seasonal patterns of breeding, moulting and body mass variation in Pyrenean Common Crossbills *Loxia curvirostra curvirostra*. *Ringing & Migration* 26: 64-70.
- ALONSO D., ARIZAGA J., MIRANDA R., ÁNGELES HERNÁNDEZ M., 2006. Morphological diversification of Common Crossbill *Loxia curvirostra* populations within Iberia and the Balearics. *Ardea* 94: 99-107.
- ARIZAGA J., ALONSO D. & EDELAAR P., 2015. Stable isotope in a southern European crossbill population indicate restricted movements between regions with different pine species. *J. Zoology* 295: 49-55.
- ARIZAGA J., ALONSO D. & HOBSON K.A., 2014. Disentangling the origin of crossbills using morphologie and isotopic characters. Are southern European crossbills restricted to population-specific key resources? *J. Ornithol.* 155: 1027-1035.
- BENKMAN C.W., 1993. Adaptation to single resources and the evolution of crossbills (*Loxia*) diversity. *Ecological Monograph* 63: 305-325.
- BENKMAN C.W., 1999. The selection mozaic and diversifying coevolution between crossbills and lodgepole pine. *Am. Nat.* 153 (Suppl.): 75-91.
- BENKMAN C.W., 2003. Divergent selection drives the adaptative radiation of crossbills. *Evolution* 57: 1176-1181.
- BENKMAN C. W. & PARCHMAN T. L., 2009. Coevolution between crossbills and black pine : the importance of competitors, forest area and resource stability. *J. Evol. Biol.* 22 :942-953.
- BENKMAN C.W. & PARCHMAN T. L., 2013. When directional selection reduces geographic variation in traits mediating species interactions. *Ecology and Evolution* 3 (4): 961-970.
- BENKMAN C. W., PARCHMAN T. L. & MEZQUIDA E.T., 2010. Patterns of coevolution in the adaptative radiation of crossbills. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1206 : 1-16.
- BENKMAN C. W., PARCHMAN T. L., FAVIS A. & SIEPIELSKI A. M., 2003. Reciprocal selection causes a coevolutionary arms race between crossbills and lodgepole pine. *Am. Nat.*, 162 : 182-194.
- BJÖRKLUND M., ALONSO D. & EDELAAR P., 2013. The genetic structure of crossbills suggests rapid diversification with little niche conservatism. *Biol. J. Linnean Society* 109: 908-922.
- BORRAS A. & SENAR J.C., 2003. Piquituerto común (*Loxia curvirostra*) in *Atlas de las aves reproductoras de España*. Marti R. & del Moral J.C. eds. SEO/BirdLife Madrid.
- BORRAS A., CABRERA J. & SENAR J.C., 2008. Local divergence between Mediterranean crossbills occurring in two different species of pine. *Ardeola* 55: 169-177.

- CLOUET M., 2000. The breeding biology of the Common Crossbill *Loxia curvirostra* in the Central Pyrenees. *Bird Study* 47: 186-194.
- CLOUET M., 2003. Taille du bec et période de reproduction chez les Beccroisés *Loxia curvirostra* des forêts de pins. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 58 : 419-433.
- CLOUET M. & GOAR J.L., 1999. Le Beccroisé d'Annam. *Alauda* 67 : 53-62.
- CLOUET M. & JOACHIM J., 1996. Premiers éléments de comparaison de trois populations françaises de Beccroisés *Loxia curvirostra*. *Alauda* 64 : 149-155.
- CLOUET M. & JOACHIM J., 2008. Sélection des cônes de pins à crochets *Pinus uncinata* par les beccroisés des sapins *Loxia curvirostra* dans les Pyrénées. *Alauda* 76 : 223-230.
- CLOUET M. & JOACHIM J., 2015. Vocal types of crossbills in the Pyrenees and the Alps: a contribution to the *Loxia curvirostra* complex biogeography. *Alauda* 83: 125-131.
- EDELAAR P. & BENKMAN C. W., 2006. Replicated population divergence caused by localised coevolution ? A test of three hypotheses in the red crossbill-lodgepole pine system. *J. Evol. Biol.* 19 : 1651-1659.
- EDELAAR P., ALONSO D., LAGERVELD S., SENAR J.C. & BJÖRKLUND M., 2012. Population differentiation and restricted gene flow in Spanish crossbills : not isolation-by-distance but isolation-by-ecology. *J. Evol. Biol.* 25: 417-430.
- FÖRSCHLER M.I. & KALKO E.K.V., 2009. Vocal types in crossbill populations (*Loxia* spp.) of Southwest Europe. *J. Ornithol.* 150:17-27.
- GÉNARD M. & LESCOURRET F., 1987. The Common Crossbill *Loxia curvirostra* in the Pyrenees: some observations on its habitats and on its relation with conifer seeds. *Bird Study* 34: 52-63.
- GRANT P.R. & GRANT R., 2014. *40 years of evolution : Darwin's Finches in Daphné Major Island*. Princeton University Press.
- GROTH J.G., 1988. Resolution of cryptic species in Appalachian Red Crossbills. *Condor* 90:745-760.
- GROTH J.G., 1993. *Evolutionary differentiation in morphology, vocalizations and allozymes among nomadic sibling species in the North American Red Crossbill (Loxia curvirostra) complex*. University of California publications in Zoology 127. University of California Press.
- MARQUISS M. & RAE R., 2002. Ecological differentiation in relation to bill size amongst sympatric, genetically undifferentiated crossbills *Loxia* spp. *Ibis* 144: 494-508.
- MARQUISS M., NEWTON I., HOBSON K. A. & KOLBEINSSON Y., 2012. Origins of irruptive migrations by Common Crossbills *Loxia curvirostra* into northwestern Europe revealed by stable isotope analysis. *Ibis* 154: 400-409.
- MASSA B., 1987. Variations in Mediterranean Crossbills *Loxia curvirostra*. *Bull. Brit. Ornithol. Club* 107:118-129.
- MEZQUIDA E.T. & BENKMAN C. W., 2010. Habitat area and structure affect the impact of seed predators and the potential for coevolutionary arms race. *Ecology*, 91 : 802-814.
- NEWTON I., 2006. Movements patterns of Common Crossbills in Europe. *Ibis* 148 :782-788.

- PIERTNEY S.B., SUMMERS R. & MARQUISS M., 2001. Microsatellite and mitochondrial DNA homogeneity among phenotypically diverse crossbill taxa in the UK. *Proceedings of the Royal Society B* 268: 1511–1517.
- QUESTIAU S., GIELLY L., CLOUET M. & TABERLET P., 1999. Phylogeographical evidence of gene flow among common crossbill (*Loxia curvirostra*, Aves, *Fringillidae*) populations at the continental level. *Heredity* 83: 196–205.
- ROBB M. S., 2000. Introduction to vocalizations of crossbill in north-western Europe. *Dutch Birding* 22: 61-107.
- SEJAR J. C., BORRAS A., CABRERA T. & CABRERA J., 1993. Testing for the relationship between coniferous crop stability and common crossbill residence. *J Field Ornithol* 64 :464-469.
- SMITH J.W. & BENKMAN C.W., 2007. A coevolutionary arms race causes ecological speciation in crossbills. *Am Nat* 169: 455-465.
- STEPHENS P.R., 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters* 13: 1310–1324.
- WIENS J.J., ACKERLI D.D., ALLEN A.P., ANAKER B.L., BUCKLEY L.B., CORNELL H.V., DAMCHEN E.I., DAVIES T.J., GRYNES J.A., HARRISON S.P., HAWKINS B.A., HOLT R.D., MC CAIN C.M. & STEPHENS P.R., 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*, 13: 1310-1324.

Michel CLOUET : 55 avenue des capucines, 40150 Hossegor
dr.clouet@wanadoo.fr