

Répartition du Grimpereau des bois *Certhia familiaris* et du Grimpereau des jardins *C. brachydactyla* dans les Pyrénées occidentales

Michel CLOUET & Jean JOACHIM

Résumé – Le but de ce travail est de préciser quels sont les facteurs qui affectent la répartition des deux espèces de grimpereaux *Certhia familiaris* et *C. brachydactyla* à l'échelle régionale et de discuter les mécanismes qui déterminent cette distribution. L'échantillonnage, réalisé à l'aide de la repasse du chant enregistré au cours des printemps 2004 à 2009, a permis de recueillir 190 relevés de présence d'une ou des deux espèces dans la partie occidentale (montagnes basques) des Pyrénées franco-espagnoles. La distribution du Grimpereau des bois coïncide avec l'étendue forestière plus ou moins continue de l'espace montagnard. Il est absent des secteurs les plus septentrionaux des montagnes basques. L'altitude moyenne des relevés où il est présent est de 1062m (470m-1460m ; n=130). La distribution du Grimpereau des jardins couvre l'ensemble de l'aire géographique étudiée à l'exception des stations montagnardes les plus élevées du versant nord et de la partie occidentale du versant sud. L'altitude moyenne des relevés où il est présent est de 849m (385m -1410m ; n=114).

La comparaison des fréquences d'occurrence relative de chaque espèce par tranche altitudinale de 200m dans la zone de sympatrie, entre 700 et 1500m, (n=137), montre leur inversion régulière le long du gradient altitudinal avec une très forte corrélation négative attestant du remplacement progressif du Grimpereau des jardins par le Grimpereau des bois qui devient largement prédominant ou exclusif à haute altitude.

Une analyse en composantes principales met en évidence une forte opposition entre les deux espèces :

- le Grimpereau des bois est associé au versant nord du massif, aux hautes altitudes et au sapin ;
- le Grimpereau des jardins est associé au versant sud, aux basses altitudes et au pin sylvestre.

Cette distribution est principalement liée aux nuances du climat qui apparaissent au sein de l'influence océanique d'ensemble sur les Pyrénées occidentales, qui interviennent sur la répartition des essences forestières et qui contribuent à la forte opposition de versants. Si le mécanisme de sélection de l'habitat paraît prépondérant dans l'explication de la répartition du Grimpereau des bois, l'éloignement de la source de peuplement et le phénomène d'exclusion compétitive pourraient être associés.

INTRODUCTION

Dans le sud-ouest de l'Europe, le Grimpereau des bois *Certhia familiaris* et le Grimpereau des jardins *C. brachydactyla*, considérés comme des espèces jumelles de souche eurasiatique, ont des répartitions différentes. Le premier, qui serait d'origine orientale, occupe une situation relictuelle limitée aux massifs montagneux et à des stations forestières sporadiques. Le Grimpereau des jardins, d'origine occidentale et d'apparition récente dans le sud de l'Europe (VOOUS 1960 ; HARRISON 1982) est beaucoup plus largement répandu (SCHEPERS 1997 ; SCHEPERS & TÖRÖK 1997).

Les Pyrénées occidentales et les montagnes basques constituent au sein de l'axe pyrénéo-cantabrique une zone de sympatrie où peuvent s'observer les modalités de répartition et les conditions de cohabitation des deux espèces (PURROY 1973 ; SPITZ 1976 ; CHAPPUIS 1994 ; ORSINI 1994 ; GABRIEL HERNANDO & PURROY BALDA 2003).

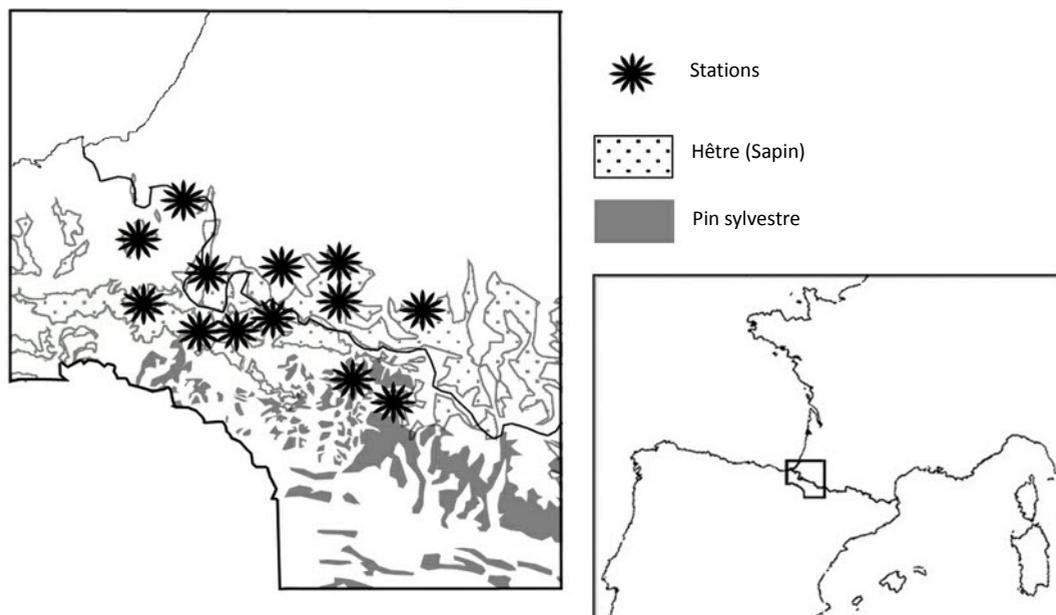


Figure 1 – Répartition des stations d'échantillonnage dans les Pyrénées occidentales

À leur extrémité occidentale, les Pyrénées sont sous l'influence d'un climat océanique qui affecte les versants nord et sud (IZARD 1985) et auquel sont associées des essences forestières dominées à l'étage montagnard par le hêtre *Fagus sylvatica* plus ou moins mélangé au sapin *Abies alba* (qui atteint là sa limite occidentale de répartition) ou au pin sylvestre *Pinus sylvestris*, selon l'intensité de l'humidité.

Le but de ce travail est, dans cet espace bioclimatique relativement homogène par rapport à l'ensemble pyrénéen, de préciser quels sont les facteurs qui affectent la répartition des deux espèces à l'échelle régionale et de discuter les mécanismes qui déterminent leur distribution dans cette zone de sympatrie.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La région étudiée correspond à la partie occidentale des Pyrénées sur ses deux versants, incluant l'extrémité de la chaîne et les massifs les plus septentrionaux des montagnes basques, du massif d'Anie à la vallée de la Bidassoa, et excluant les zones de plaine.

L'échantillonnage a été réalisé au cours des printemps des années 2004 à 2009 dans des forêts matures, étagées du piémont (385m) à la lisière supérieure (1460m), permettant de recueillir 190 relevés de présence d'une ou des deux espèces, regroupés en 16 stations (massifs ou vallées). Trois paramètres ont été retenus permettant de définir l'habitat pyrénéen des grimpeurs à l'échelle régionale : l'altitude, la situation du relief en versant nord ou sud par rapport à l'axe de la chaîne et l'essence forestière. Seule la pineraie à pins à crochets en limite de répartition à cette extrémité des Pyrénées, de faible superficie et peu dense dans la région étudiée n'a pas été échantillonnée (figure 1).

La méthode utilisée fut la repasse du chant enregistré qui présente l'avantage d'obtenir des réponses positives indépendamment de l'activité de chant spontané qui peut varier selon l'espèce et les conditions du lieu et du moment (SPITZ 1976 ; CHAPPUIS 1994).

A la suite de l'examen des diverses variables relevées, une analyse en composantes principales a été pratiquée sur l'ensemble du tableau des données afin de mesurer la distribution des variables entre elles, leur corrélation et cibler les variables les plus discriminantes dans l'étude de la distribution des deux espèces.

RÉSULTATS

Répartition géographique et altitudinale

Grimpereau des bois :

La distribution du Grimpereau des bois coïncide avec un manteau forestier plus ou moins continu à l'étage montagnard. Sa limite nord-ouest, d'après nos relevés, se situe sur le versant occidental de la vallée de la Nive des Aldudes (figure 1). Il est absent des secteurs les plus septentrionaux des montagnes basques (Gorramendi : 700-930m ; vallée de Baztan : 530-675m) à des altitudes où il se rencontre habituellement dans les forêts connectées de l'ensemble pyrénéen. Sa fréquence d'occurrence diminue d'est en ouest. Dans la tranche altitudinale entre 800 et 1000m, il représente 50 à 80% des contacts (Arbailles, Orion, Hayra, Ortanzurieta) mais seulement 17% dans la partie la plus occidentale de sa répartition (Arteziaga).

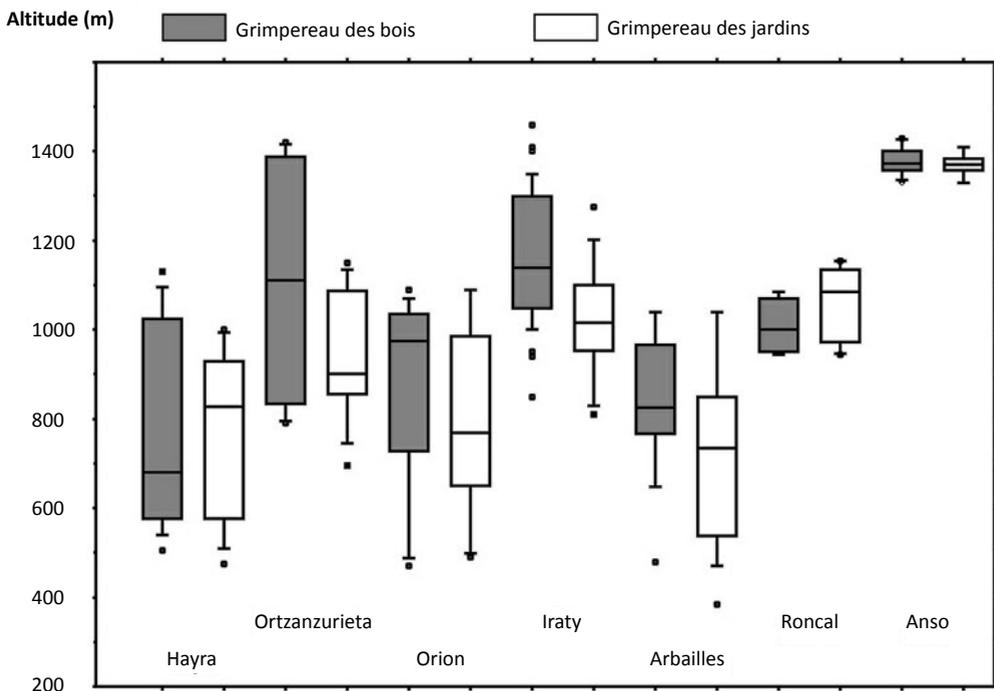


Figure 2 – Altitude des relevés de présence de chaque espèce dans les principales stations de la zone de sympatrie (la boîte contient 50% des échantillons, le trait représente la médiane)

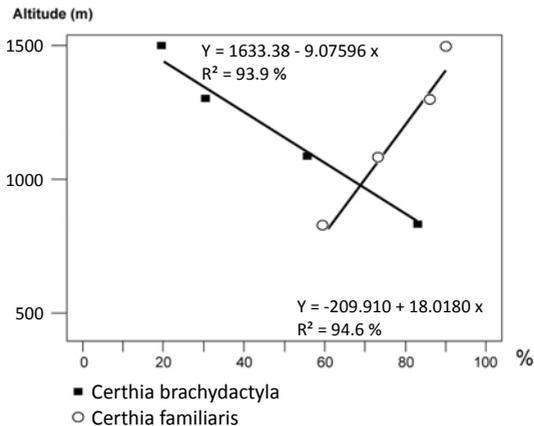


Figure 3 – Fréquences d’occurrence de chaque espèce par tranche altitudinale de 200 m dans la zone de sympatrie (n=137)

total de relevés) de chaque espèce par tranche altitudinale de 200m dans la zone de sympatrie, entre 700 et 1500m (n=137), montre leur inversion régulière le long du gradient altitudinal avec une très forte corrélation négative attestant du remplacement progressif du Grimpereau des jardins par le Grimpereau des bois qui devient largement prédominant ou exclusif à haute altitude (figure 3).

Répartition selon l'essence forestière dominante

Le Grimpereau des bois est présent dans toutes les formations forestières, quelle que soit l'essence, mais avec une moyenne altitudinale variable : il se trouve, au versant sud, jusqu'à la lisière inférieure des hêtraies mais manque dans les pinèdes de basse altitude (Erro : 718m) alors qu'il est présent dans les pinèdes d'altitude plus élevée plus proches de la partie centrale de la chaîne (1010m : vallée de Roncal).

Le Grimpereau des bois est l'espèce prédominante voire exclusive dans la hêtraie-sapinière et la sapinière (où sa fréquence représente 75 à 100% des contacts).

Le Grimpereau des jardins est absent de la sapinière pure (cette dernière étant située au dessus de la limite altitudinale maximale de l'espèce au versant nord). Il est seul présent dans les pinèdes de basse altitude du versant sud.

Les deux espèces se rencontrent dans les hêtraies pures.

Répartition selon le versant nord ou sud de la chaîne

La situation de versant nord ou sud de la chaîne fait apparaître une différence dans la moyenne altitudinale des deux espèces, plus élevée au versant sud (tableau 1).

Cette différence selon le versant est particulièrement marquée pour l'altitude maximale observée chez le Grimpereau des jardins : elle atteint 1410m en hêtraie-sapinière au versant sud (haute vallée d'Anso) en sympatrie avec le Grimpereau des bois, alors qu'au versant nord elle ne dépasse pas 1130m et le Grimpereau des bois est la seule des deux espèces présente à haute altitude.

Grimpereau des jardins :

La distribution du Grimpereau des jardins couvre l'ensemble de l'aire géographique étudiée à l'exception des stations montagnardes les plus élevées du versant nord et de la partie occidentale du versant sud.

L'altitude moyenne des relevés où les deux espèces sont contactées simultanément sur le même point est de 925m (480-1375m ; n=46).

La distribution des deux grimpereaux se recouvre donc largement et il existe une zone de sympatrie étendue dans la forêt pyrénéenne, sans remplacement d'une espèce par l'autre le long du gradient altitudinal, mais avec cependant une tendance au décalage du barycentre de la distribution du Grimpereau des bois vers le haut (figure 2).

La comparaison des fréquences d'occurrence relative (nombre de relevés où l'espèce est présente par rapport au nombre

Les fréquences d'occurrence des deux espèces dans la même essence forestière varient selon le versant. Ces variations affectent de manière plus importante le Grimpereau des jardins :

- dans les hêtraies, sa fréquence passe de 18% au versant nord (Iraty nord) à 50% au versant sud (Ortanzurieta, Iraty sud) ;
- dans les hêtraies-sapinières de zéro au versant nord (ouest de Anie) à 50% au versant sud (haute vallée d'Anso), alors que la fréquence du Grimpereau des bois est comprise dans toutes ces stations entre 77 et 100%.

Résultats de l'analyse multivariée

Une analyse en composantes principales (ACP) a été effectuée sur les paramètres définissant l'habitat (altitude, situation du relief en versant nord ou sud par rapport à l'axe de la chaîne et essence forestière) considérés comme variables.

a) La première composante exprime 35,7 % de l'inertie du nuage ; la deuxième, 25,9 % et la troisième 11,9 %, les trois premiers axes cumulent donc plus de 70% de l'inertie du nuage.

Lorsque l'on analyse la dispersion des variables sur le premier plan de l'ACP (CP1*CP2) (figure 4), une forte opposition caractérise la première composante : le Grimpereau des bois est associé au versant nord, aux hautes altitudes et au sapin. Il s'oppose au Grimpereau des jardins lié au versant sud, aux basses altitudes et au pin sylvestre. La position médiane du hêtre sur cet axe s'explique bien par sa présence sur les deux versants et la fréquentation de cette formation par les deux espèces.

b) La deuxième composante conforte l'opposition des deux versants.

Ainsi, l'approche multivariée permet de distinguer l'association de chaque espèce à des paramètres particuliers de l'habitat pyrénéen et de souligner l'effet de versant.

Tableau 1 – Valeurs altitudinales des relevés de chaque espèce

Versant pyrénéen	Altitude (m)	Grimpereau des bois	Grimpereau des jardins
Ensemble des 2 versants	Altitude moyenne	1062	849
	Altitude minimale	470	385
	Altitude maximale	1460	1410
	Amplitude (max-min)	990	1025
	Nombre de relevés	n=130	n=114
Versant nord de la chaîne	Altitude moyenne	1029	796
	Altitude minimale	470	385
	Altitude maximale	1460	1130
	Amplitude (max-min)	990	745
	Nombre de relevés	n=92	n=63
Versant sud de la chaîne	altitude moyenne	1139	914
	Altitude minimale	790	535
	Altitude maximale	1430	1410
	Amplitude (max-min)	640	875
	Nombre de relevés	n=38	n=51

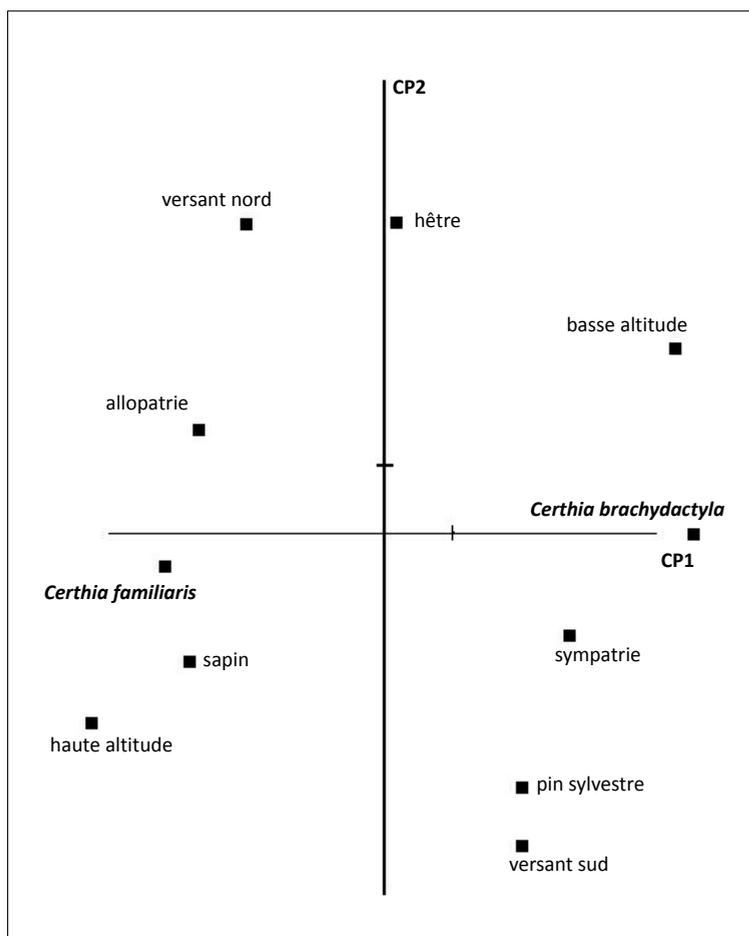


Figure 4 – Dispersion des variables sur le premier plan de l'ACP (CP1*CP2)

DISCUSSION

Si les deux espèces se rencontrent dans une large zone de sympatrie, elles présentent des particularités dans leur répartition qui peuvent répondre à trois principaux mécanismes, dont l'action est plus ou moins intriquée.

Préférence / évitement d'habitat

La sélection de l'habitat peut être évoquée devant la présence du seul Grimpereau des bois dans la sapinière et son absence de la pinède de basse altitude. De même pour le Grimpereau des jardins devant son évitement des forêts d'altitude élevée du versant nord au profit des basses.

Préférence ou évitement d'habitat qui peuvent correspondre à des contraintes physiologiques ou constituer une stratégie d'évitement de la concurrence (BARBAULT 1992) sont ici essentiellement associés aux nuances du climat qui apparaissent au sein de l'influence océanique d'ensemble sur les Pyrénées occidentales et qui interviennent sur la répartition des essences forestières (DUPIAS 1985). La modalité plus froide et plus humide du climat océanique en altitude est associée à la présence du

sapin à la partie supérieure de l'étage montagnard, auquel est fortement lié le Grimpereau des bois (et à l'absence du Grimpereau des jardins à haute altitude au versant nord et dans la partie la plus occidentale du versant sud). À l'inverse une modalité plus sèche annonciatrice de l'influence méditerranéenne apparaît au versant sud, marquée par la présence du pin sylvestre. Elle est associée à l'absence du Grimpereau des bois dans cette essence à basse altitude où cette influence est la plus marquée (alors qu'il est présent dans les pinèdes d'altitude élevée). La pénétration méditerranéenne dans les hautes vallées les plus internes rend compte de la présence du Grimpereau des jardins dans la hêtraie-sapinière d'altitude du versant sud (haute vallée d'Anso) et de l'augmentation de sa fréquence dans la hêtraie de ce même versant.

L'essence forestière ne paraît cependant pas avoir d'influence en elle-même, comme le montrent les observations dans l'ensemble pyrénéen. Le Grimpereau des jardins présente au versant sud une amplitude d'habitat bien supérieure à celle du versant nord, occupant dans les Pyrénées centrales et orientales, les rares hêtraies-sapinières, et les pineraies jusqu'à plus de 2000m (PURROY 1973, 1974 ; CLOUET & JOACHIM, 2010). Le versant sud de ces secteurs de la chaîne est marqué par un caractère méditerranéen et continental péri-méditerranéen (IZARD *et al.*, 1985) qui favorise l'expansion altitudinale du Grimpereau des jardins (au même titre que celle d'autres espèces comme dans les Pyrénées orientales françaises (AFFRE & AFFRE 1980).

La forte opposition de versant mise en évidence dans l'ACP est donc secondaire à l'influence du climat qui permet ainsi de distinguer une espèce « ombrophile », le Grimpereau des bois, davantage liée à un climat froid et humide et une espèce « xérophile », le Grimpereau des jardins. Cette particularité se retrouve dans des situations ponctuelles où, dans une même forêt, le Grimpereau des jardins se positionne sur un haut de versant, alors que le Grimpereau des bois occupe seul la partie basse moins ensoleillée et plus humide.

Cette affinité de chaque espèce a déjà été notée dans d'autres massifs : Alpes (SPITZ 1976 ; LAURENT 1987), Vosges du Nord (MULLER 1993), Massif Central (BRUGIÈRE 1987).

On retrouve aussi à l'échelle des Pyrénées la même modalité de répartition qu'à l'échelle du continent européen (SCHEPERS 1997 ; SCHEPERS & TÖRÖK 1997 ; LEBRETON & THÉVENOT 2009).

Fonctionnement / statut des populations

La sélection de l'habitat ne peut cependant expliquer l'absence du Grimpereau des bois des massifs de l'extrémité nord-ouest de la chaîne.

Cette absence ne peut être due ni à l'altitude de ces massifs puisque le Grimpereau des bois se rencontre en effet à des altitudes plus basses en lisière des forêts montagnardes, ni au type de forêt également représenté par la hêtraie (habitat largement utilisé ailleurs par l'espèce), ni enfin au climat typiquement océanique.

Par contre, ces stations sont en situation périphérique, isolées par rapport à l'aire de répartition continue du Grimpereau des bois dans la chaîne elle-même et par rapport aux montagnes basques du nord de la Navarre en continuité de l'axe pyrénéo-cantabrique (ELOSEGUI ALDASORO 1985). Elles pourraient représenter des situations insulaires où la disparition des individus ne serait plus compensée par la colonisation de nouveaux arrivants, aboutissant au final à l'extinction de la population. Ce phénomène d'extinction de petites populations isolées a été évoqué dans l'évolution de la répartition du Grimpereau des bois dans le nord de l'Espagne (GABRIEL HERNANDO & PURROY BALDA 2003). Cette hypothèse est concordante avec l'observation d'une diminution des fréquences d'occurrence vers l'extrémité occidentale de la chaîne (possible effet « péninsule »).

En se référant au modèle puits-sources (HANSKI 1999), ces massifs périphériques pourraient également fonctionner comme des puits face à une source constituée de la population de la forêt montagnarde. Cependant dans le modèle puits-sources, les populations périphériques sont moins

productives du fait d'une moindre qualité d'habitat ; or, ici à qualité d'habitat *a priori* équivalente, pourrait apparaître un phénomène de compétition du Grimpereau des jardins omniprésent à basse altitude, excluant le Grimpereau des bois.

Concurrence interspécifique

L'étendue de la zone de sympatrie observée ici n'est pas en faveur d'une forte concurrence interspécifique entre les espèces jumelles de grimpereau potentiellement compétitives.

L'exclusion compétitive a déjà été évoquée dans le cas où existe le remplacement d'une espèce par une autre le long d'un gradient altitudinal (TERBORGH & WESKE 1975 ; TERBORGH 1985) ou dans le cas d'une disjonction des territoires d'espèces jumelles comme chez les roitelets ou les hypolaïs (FERRY & DESCHARENTS 1974 ; LOVATY 2000).

Dans notre zone d'étude, on n'observe pas d'étagement strict des deux espèces. Elles sont toutes deux contactées à la limite inférieure de la forêt montagnarde au versant nord et jusque dans la plus haute hêtraie-sapinière du versant sud. Dans les massifs à l'altitude peu élevée (Hayra, Orion, vallée de Roncal), l'étendue de la zone de sympatrie correspond même à la superposition quasi complète de leur distribution (figure 2).

Cependant l'inversion progressive des fréquences d'occurrence de chaque espèce observée le long du gradient altitudinal sur l'ensemble de la zone d'étude (figure 3) indique une tendance au remplacement progressif d'une espèce par l'autre. D'autre part, la proportion relativement faible des relevés où les deux espèces sont contactées simultanément dans cette zone de sympatrie (29%) indique que le chevauchement des territoires des deux espèces n'est pas constant.

Un phénomène d'exclusion compétitive pourrait donc intervenir, mais n'apparaître qu'en association avec d'autres facteurs et dans les situations les plus extrêmes d'habitat et de disponibilité des ressources trophiques (c'est aux plus hautes et aux plus basses altitudes que s'observe une seule espèce).

La cohabitation des deux espèces de grimpereaux dans la zone de moyenne montagne (l'altitude moyenne des relevés où les deux espèces sont contactées simultanément est de 925m) est un bon exemple de la plus grande richesse spécifique de cet étage mise en évidence par exemple sur le plan botanique (OZENDA 2002) ou ornithologique (LEBRETON & GIRARD 2005). La prédominance ou la présence exclusive d'une seule espèce à haute altitude correspond à la diminution de cette richesse spécifique dans un contexte de diminution de l'ensemble des ressources en relation avec la baisse des températures et de la période végétative. Le Grimpereau des bois apparaît alors comme l'espèce la mieux adaptée au climat de haute montagne sous influence océanique.

À basse altitude, les espèces montagnardes disparaissent, soit par évitement d'habitat, soit par exclusion compétitive de la part d'espèces localement mieux adaptées, ce qui pourrait être évoqué ici dans le cas du Grimpereau des bois face à l'espèce jumelle. Le Grimpereau des bois peut en effet faire preuve d'une amplitude d'habitat très marquée (qui va à l'encontre du phénomène d'évitement évoqué ici pour les pinèdes de basse altitude) comme en Grande-Bretagne ou en Corse où il occupe, en l'absence du Grimpereau des jardins, tous les milieux boisés (CRAMP & PERRINS 1994 ; PRODON *et al.* 2002).

Il pourrait en être de même dans les massifs périphériques où la concurrence pourrait jouer aux dépens du Grimpereau des bois, espèce en limite de répartition et en situation relictuelle en Europe de l'Ouest, sans tendance à l'expansion (GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1991 ; CRAMP & PERRINS 1994 ; SCHEPERS & TÖRÖK 1997) au profit du Grimpereau des jardins, plus répandu et dont le caractère plus agressif a déjà été signalé (CHAPPUIS 1994).

CONCLUSION

Les modalités du climat (en relation avec le relief) et l'altitude font apparaître les préférences et les évitements d'habitats des deux espèces. Leur distribution dans les Pyrénées occidentales préfigure le contraste majeur observé dans l'ensemble pyrénéen où s'opposent encore plus fortement un versant nord auquel est lié le Grimpereau des bois et un versant sud associé au Grimpereau des jardins.

Si le mécanisme de sélection de l'habitat paraît prépondérant, la distance à la source de peuplement et le phénomène d'exclusion compétitive sont également à considérer pour expliquer la répartition du Grimpereau des bois.

Summary – Distribution of the Treecreeper *Certhia familiaris* and the Short-toed Treecreeper *C. brachydactyla*

Records of both species of treecreepers *Certhia familiaris* and *C. brachydactyla* using song play-back were collected during springs 2004 to 2009 (n=190) in western Pyrenees where they occur sympatrically. Mean altitude of Treecreeper records was 1062m a.s.l. (470-1460m ; n=130). Mean altitude of Short-toed treecreeper records was 849m a.s.l. (385-1410m ; n=114). Frequencies of both species were strongly negatively correlated along the altitudinal gradient leading to the Treecreeper predominant or alone at high altitudes. A principal components analysis taking into account the habitat parameters underlines a strong opposition between species. Treecreeper is associated with the northern slope, high altitudes and fir. Short toe treecreeper is linked to the southern slope, low altitudes and scot pine. Distribution of the sympatric treecreepers is mainly depending of climate variations which determine a strong northern-southern slope opposition. Habitat selection would be the main mechanism limiting elevational range of the Short-toed treecreeper under oceanic influence on the northern slope and the westernmost part of the southern slope. Interspecific competition and distance from the center of its distribution could explain the absence of the Treecreeper from peripheral massifs.

Resumen – Distribución del Agateador norteño *Certhia familiaris* y del Agateador común *C. Brachydactyla* en los Pirineos Occidentales

El objetivo de este trabajo es precisar cuales son los factores que afectan la distribución de las dos especies de agateadores *Certhia familiaris* y *C. brachydactyla* a escala regional y de discutir sobre los mecanismos que determinan esta distribución. El muestreo, realizado con la ayuda de reclamos con cantos grabados en las primaveras del 2004 al 2009, ha permitido obtener 190 datos de ocurrencia de una o de las dos especies en la parte occidental (montañas vascas) de los Pirineos. La distribución del Agateador norteño coincide con la extensión forestal más o menos continua en la montaña. Está ausente de los sectores más septentrionales de las montañas vascas. La altitud media de las citas es de 1062 m (470 m-1460 m; n=130). La distribución del Agateador común cubre el conjunto del área geográfica estudiada, con la excepción de las zonas de montaña más elevadas de la vertiente norte y de la parte occidental de la vertiente sur. La altitud media de las citas donde está presente es de 849 m (385 m-1410 m; n=114). La comparación de las frecuencias de ocurrencia relativa de cada especie por franja de altitud de 200 m en la zona de solape de las dos especies, entre 700 y 1500 m (n=137), muestra una inversión regular a lo largo del gradiente de altitud, con una fuerte correlación negativa, demostrando un sustitución progresiva del Agateador común por el Agateador norteño que pasa a ser ampliamente dominante, incluso exclusivo, a alta altitud. Un análisis de los factores principales pone en evidencia una fuerte oposición entre las dos especies: 1) el Agateador norteño está presente en las vertientes norte, en altitudes altas y bosques de abetos ; 2) el Agateador común se asocia con las vertientes sur, bajas altitudes y bosques de pino silvestre. Esta distribución está ligada a la influencia oceánica en los Pirineos occidentales, que influye en el clima, y que interviene en la repartición de los bosques y que contribuyen a una fuerte diferenciación de las vertientes. Si el mecanismo de selección del hábitat parece preponderante en la explicación de la distribución del Agateador norteño, el alejamiento de la población fuente, y el fenómeno de exclusión competitiva podrían estar relacionados.

Bibliographie

- AFFRE G. & AFFRE L., 1980. Distribution altitudinale des oiseaux dans l'est des Pyrénées. *L'Oiseau et R.F.O.* 50 : 1-22.
- BARBAULT R., 1992. *Ecologie des peuplements*. Masson, Paris.
- BRUGIÈRE D., 1987. Synthèse des connaissances sur la distribution du Grimpereau des bois (*Certhia familiaris*) dans le Massif Central. *Le Grand-Duc* 30 : 15-21.
- CHAPPUIS C., 1994. Grimpereau des bois *Certhia familiaris*. In *Nouvel Atlas des Oiseaux Nicheurs de France*. YEATMAN-BERTHELOT D. & JARRY G., eds. Société Ornithologique de France, Paris.
- CLOUET M. & JOACHIM J., 2010. La répartition des deux espèces de grimpereaux *Certhia familiaris* et *C. brachydactyla* dans les Pyrénées. *Alauda* 78 : 137-148.
- CRAMP S. & PERRINS C.M. (eds), 1993. *The birds of the westren Palearctic*. Vol. VII. Oxford University Press.
- DUPIAS G., 1985. *Végétation des Pyrénées*. Notice détaillée des cartes de végétation. CNRS Paris.
- ELOSEGUI ALDASORO J., 1985. *Navarra Atlas de aves nidificantes (1982-1984)* Caja de Ahorros de Navarra.
- FERRY C. & DESCHAIRES A., 1974. Le chant, signal interspécifique chez *Hippolais icterina* et *polyglotta*. *Alauda* 42 : 289-312.
- GABRIEL HERNANDO M. & PURROY BALDA J., 2003. Agateador Norteno *Certhia familiaris*. In *Atlas de las aves reproductoras de Espana*. Ministerio des Medio Ambiente & SEO/BirdLife. Madrid.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM U. N. & BAUER K. M., 1991. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas* 12/II, Aulag Verlag. Wiesbaden.
- HANSKI L., 1999. *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press. Oxford.
- HARRISSON C., 1982. *An Atlas of the Birds of the Western Palearctic*. Collins. Londres.
- IZARD M., 1985. Climat. In Dupias G. – *Végétation des Pyrénées*. Notice détaillée des cartes de végétation. CNRS Paris.
- IZARD M., CASANOVA H., DEVAU B. & PAUTOU G., 1985. Continentalité et notion de zone interne dans les Pyrénées. *Acta Oecol.*, 6 : 317-344.
- LAURENT J. L., 1987. Utilisation de l'espace par deux espèces jumelles *Certhia brachydactyla* et *familiaris* en zone de sympatrie. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 42 : 297-309.
- LEBRETON P. & GIRARD I., 2005. Comment et pourquoi la richesse avifaunistique évolue-t-elle en montagne. *Alauda* 73 : 91-106.
- LEBRETON P. & Thévenot M., 2009. Comparaison de l'avifaune de sapinières et de pinèdes médio-européennes et méditerranéennes. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 64 : 171-188.
- LOVATY F., 2000. Des territoires disjoints entre les Roitelets huppés *Regulus regulus* et les Roitelets à triple bandeau *Regulus ignicapillus* se reproduisant dans des îlots continentaux. *Alauda* 68 : 193-200

- MULLER Y., 1993. Les Grimpereaux des bois et des jardins (*Certhia familiaris* et *C. brachydactyla*) en sympatrie dans les Vosges du Nord. *Ciconia* 17 : 103-114.
- ORSINI P., 1994. Grimpereau des jardins *Certhia brachydactyla*. In *Nouvel Atlas des Oiseaux Nicheurs de France*. YEATMAN-BERTHELOT D. & JARRY G., eds. Société Ornithologique de France. Paris.
- OZENDA P., 2002. *Perspectives pour une Géobiologie des Montagnes*. Presses polytechniques et universitaires romandes. Lausanne.
- PRODON R., THIBAULT J. C. & DEJAIFVE P. A., 2002. Expansion vs Compression of bird altitudinal ranges on a Mediterranean island : interaction of climate and history. *Ecology*, 83 : 1294-1306.
- PURROY F. J., 1973. La répartition des deux grimpereaux dans les Pyrénées. *L'Oiseau et R.F.O.*, 43 : 205-211.
- PURROY F. J., 1974. Contribucion al conocimiento ornitologico de los pinares pirenaicos. *Ardeola*, 20 : 245-261.
- SCHEPERS F., 1997. *Certhia brachydactyla* Short-toed Treecreeper. In *The EBCC Atlas of European Breeding Birds*. HAGEMEIJER W.J.M. & BLAIR M.J., eds. T & A. D. Poyser. Londres.
- SCHEPERS F. & TÖRÖK J., 1997. *Certhia familiaris* Treecreeper. In *The EBCC Atlas of European Breeding Birds*. HAGEMEIJER W.J.M. & BLAIR M.J., eds. T & A. D. Poyser. Londres.
- SPITZ F., 1976. Problèmes de répartition des deux grimpereaux (*Certhia brachydactyla* et *familiaris*) en France. *L'Oiseau et R.F.O.*, 46 : 187-193.
- TERBORGH J., 1985. The role of ecotones in the distribution of Andean birds. *Ecology* 66 : 1237-1246.
- TERBORGH J. & WESKE J. S., 1975. The role of competition in the distribution of Andean birds. *Ecology* 56 : 562-576.
- VOOUS K.H., 1960. *Atlas of european birds*. Nelson. Londres.

Michel CLOUET : 54 Allées des Demoiselles, 31400 Toulouse
dr.clouet@wanadoo.fr

Jean JOACHIM : INRA-CEFS, Comportement & Ecologie
Comportement & Ecologie de la Faune Sauvage
Chemin de Borde Rouge BP52627, F-31326 Castanet Tolosan Cedex
Jean.Joachim@toulouse.inra.fr