

LE PIC À DOS BLANC *DENDROCOPOS LEUCOTOS* : DEUX SCÉNARIOS POUR EXPLIQUER L'HISTOIRE DE SON PEUPEMENT DANS LE SUD DE L'EUROPE ET ANALYSE DES RAPPORTS TAXONOMIQUES ENTRE LES SOUS-ESPÈCES *LILFORDI* ET *LEUCOTOS*

JEAN-LOUIS GRANGÉ & FRANÇOIS VUILLEUMIER



Pic à dos blanc *Dendrocopos leucotos lilfordi* femelle, montrant les flancs striés abondamment ; à comparer avec l'individu *leucotos* de la photo 4 (p. 209). La couleur rosée des sous-caudales peut remonter au devant des pattes chez certains individus. Vallée d'Aspe, début juin 2009.

La distribution des espèces, telle que nous la connaissons de nos jours, résulte non seulement des conditions climatiques naturelles des derniers siècles et des profondes modifications aux paysages dues à l'action de l'homme, mais aussi, à de bien plus longues échelles, temporelle et spatiale, de l'évolution des climats et des zones de végétation, au cours de périodes géologiques plus ou moins récentes. Le cas du Pic à dos blanc, et de ses deux sous-espèces européennes tout spécialement, l'illustre clairement, et nous rappelle l'importance de la biogéographie historique dans la compréhension des processus de différenciation des populations et, éventuellement, des espèces.

Préambule – Cet essai a comme origine les observations de terrain détaillées sur le Pic à dos blanc *Dendrocopos leucotos*, et les réflexions qui s’ensuivirent, effectuées par l’auteur principal, Jean-Louis Grangé (GRANGÉ 1991a, 1991b, 1993, 2001, *in press*, GRANGÉ *et al.* 2002). La contribution de François Vuilleumier consiste en la mise au point de questions concernant la différenciation entre populations menant à la formation des espèces, ou spéciation, et à deux suggestions émises sur l’histoire évolutive de certaines populations de ce pic, appelées ici scénarios. Cet article est consacré en priorité au Pic à dos blanc, mais il offre cependant aux lectrices et lecteurs qui veulent découvrir l’histoire biogéographique des oiseaux ouest-européens, une description générale et une ouverture bibliographique sur un sujet fascinant, quoique complexe.

Le Pic à dos blanc au sein du genre *Dendrocopos*

« Une des choses les plus frappantes chez cet oiseau, c’est son obstination, l’endurance avec laquelle il donne ses coups de bec. » (THIBAUT DE MAISIÈRES 1940)

« De tous les Pics bigarrés, le Pic à dos blanc (ou Pic leuconote) est le plus grand, le plus rare aussi. Sa silhouette élancée et sa taille d’un dixième plus forte le distinguent du Pic épeiche : il est nettement plus long de bec, de cou et de queue. Dépourvu d’épaulettes blanches, il se reconnaît aisément à son étole dorsale noire soulignée d’une bordure blanche et aux vigoureuses barres blanches tachant les ailes... » (GÉROUDET 1998)

Le Pic à dos blanc est l’une des 20 espèces de pics bigarrés du genre *Dendrocopos* incluses dans la révision critique des oiseaux du monde de DICKINSON (2003), qui fait autorité d’un point de vue taxonomique. La monographie de BLUME (1968), déjà un peu ancienne, est néanmoins à consulter pour les aspects biologiques et écologiques des espèces de *Dendrocopos*, de même que le bel ouvrage de WINKLER *et al.* (1995) pour des informations plus récentes. La distribution géographique et la diversification des espèces de ce genre (espèce-type *D. major* : voir glossaire en pp. 220-221), sont principalement asiatiques, ce qui ne signifie pas nécessairement, toutefois, que l’Asie soit un centre de différen-

ciation ou de spéciation. Il y a environ 9 espèces aux Indes et à Sri Lanka, 7 en Chine, 5 dans les îles du Sud-Est asiatique (Bornéo, Philippines, Andamans) et de l’Indonésie (Sulawesi, Sumatra, Java, Bali, îles de la Sonde), 3 au Japon (PETERS 1948 ; DICKINSON 2003). Une espèce, *D. dorae* (PETERS 1948 ; WINKLER *et al.* 1995) est localisée en Arabie saoudite. Deux espèces ouest-paléarctiques, *D. major* et *D. minor*, ont des sous-espèces endémiques (PETERS 1948 ; ETCHÉCOPAR & HÜE 1964) dans le nord-ouest de l’Afrique, et l’une d’elles, *D. major*, est représentée aux îles Canaries (PETERS 1948 ; ETCHÉCOPAR & HÜE 1964) par deux sous-espèces, isolats insulaires représentant un début de spéciation.

En plus du Pic à dos blanc, quatre espèces de *Dendrocopos* se partagent le continent européen : le Pic épeiche *Dendrocopos major*, le Pic mar *D. medius*, le Pic épeichette *D. minor* et le Pic syriaque *D. syriacus*. Dans nos pays ouest-européens, les Pics épeiche et épeichette nous sont les plus familiers, suivis du Pic mar. Le Pic syriaque est déjà plus exotique.

Le Pic à dos blanc a une vaste distribution géographique en Eurasie, allant des Pyrénées et de la Scandinavie à l’ouest, à travers toute l’Asie tempérée jusqu’en Chine, en Corée, au Japon et à la presqu’île du Kamchatka à l’est, c’est-à-dire entre les latitudes 20° et 160° est et les longitudes 65° et 25° nord (carte *in* VOOS 1960). Les détails de cette distribution, avec les noms des sous-espèces propres à chaque région continentale et à chaque île, sont donnés avec une grande précision géographique par VAURIE (1965), mais hélas sans carte. En fait, aucune des cartes publiées ne cerne vraiment la réalité de la distribution du Pic à dos blanc. En Europe, ceci est démontré, par exemple, par une comparaison des différences, parfois considérables, entre les cartes des éditions successives, françaises et étrangères, du « Peterson ». Dans l’Ouest paléarctique, le Pic à dos blanc est distribué en populations isolées dans les Pyrénées, en Italie, Suisse, Liechtenstein, Allemagne, Autriche, Hongrie, Slovaquie, Roumanie, Bulgarie, Pologne, Biélorussie, Norvège, Suède, Finlande, Russie européenne et plusieurs pays des Balkans. Il y est en général rare, sauf localement en Norvège (HOGSTAD & STENBERG 1997).

La distribution et la variation géographiques du Pic à dos blanc posent de nombreuses questions sur ses origines biogéographiques. C’est dans le but d’aborder certaines de ces questions que cet article a été rédigé.



Comment reconstruire l'histoire biogéographique du Pic à dos blanc ?

«L'histoire du genre *Dendrocopos* peut être considérée comme étant liée à l'histoire de la végétation forestière arcto-tertiaire, puisque toutes les espèces de ce groupe sont des oiseaux véritablement arboricoles, qui ne se trouvent que très rarement au sol...» (Voous 1947)

Commençons donc par une réflexion écologique et demandons-nous s'il existe des rapports clairs entre la distribution du Pic à dos blanc en Eurasie et la répartition des grandes unités de végétation définies par les phytogéographes. Si oui, il serait alors possible de déduire l'histoire de *Dendrocopos leucotos* à partir de données phytogéographiques. TAKHTAJAN (1986) a proposé une subdivision et une nomenclature des grandes unités phytobotaniques du monde, raffinant les classifications antérieures (SCHOUW 1823; ENGLER 1924; SCHMITHÜSEN 1961; GOOD 1974). Le Pic à dos blanc est distribué dans une partie de chacune des quatre « Régions Floristiques de l'Ancien Monde » définies par Takhtajan. Une étude de la composition floristique et de l'origine des flores de ces quatre régions révèle immédiatement leur profonde hétérogénéité et montre que le Pic à dos blanc occupe une grande diversité de zones de végétation, bien que toutes soient de type forestier.

Pour les populations européennes de la sous-espèce *leucotos*, HARRISON (1982) a donné cette description des habitats : « [Le Pic à dos blanc se trouve] ... dans la partie plus chaude de la zone boréale et dans les montagnes de la zone tempérée. [Il] vit dans les forêts anciennes qui ont de nombreux arbres morts, d'habitude des forêts mixtes ou de feuillus, à l'occasion dans des forêts climax de conifères, et dans les forêts de feuillus des vallées, des plaines inondables et le long de rivières et de ruisseaux. Dans le sud de sa distribution, il occupe des forêts de hêtres et de sapins. En hiver, il peut se déplacer vers des zones plus ouvertes comme les lisières de forêts ou vers des forêts entrecoupées de zones de cultures ». Ceci s'applique toutefois moins aux oiseaux de la sous-espèce *lilfordi*, qui semblent davantage forestiers.

Le Pic à dos blanc, dans sa distribution eurasiatique en général et ouest-européenne en particulier, montre une plasticité écologique qui suggère une adaptabilité à divers types de forêts de composition floristique variée. Le manque de concordance entre la phytogéographie et la distribution de *D. leucotos* nous pousse à écarter l'hypothèse de Voous (1947) citée précédemment et chercher ailleurs pour découvrir des indices historiques. La distribution en taches continentales et insulaires du Pic à dos blanc semble une bonne piste.

L'importance des isolats et de leur différenciation

«L'objectif est de préciser la nature et l'ampleur de la variation géographique entre populations voisines, de détecter les isolats géographiques, les caractères que présentent les populations intermédiaires entre populations phénotypiquement distinctes, les contacts secondaires entre taxons auparavant isolés...» (BLONDEL 1986)

Le Pic à dos blanc fait partie des espèces de *Dendrocopos* qui ont des distributions géographiques en taches, avec des isolats continentaux et insulaires différenciés morphologiquement à divers degrés, donc des schémas de variation géographique suggérant des processus de spéciation en cours, ce qui est alléchant pour celles et ceux que la biogéographie historique intéresse (BLONDEL 1986, 1995). *Dendrocopos leucotos* présente des isolats continentaux dans l'Ouest paléarctique d'une part (Pyrénées, Italie, Balkans et Caucase) et dans l'Est paléarctique de l'autre (Kamchatka, Russie; Szechuan, Chine), ainsi que des isolats insulaires au Japon et à Taiwan (Voous 1960; fig. 1).

Quelle est donc l'origine de ces isolats ? A-t-on affaire à des populations au moment même de leur évolution en espèces (espèces *in situ nascenti*) ? Comment faut-il les nommer : espèce, semi-espèce, sous-espèce ? Notre essai explore ces questions en se référant spécialement aux populations européennes du Pic à dos blanc. Nous espérons que nos réflexions inciteront d'autres ornithologues à se pencher, à leur tour, sur ce genre de problèmes, que ce soit sur des pics ou sur d'autres groupes d'oiseaux.

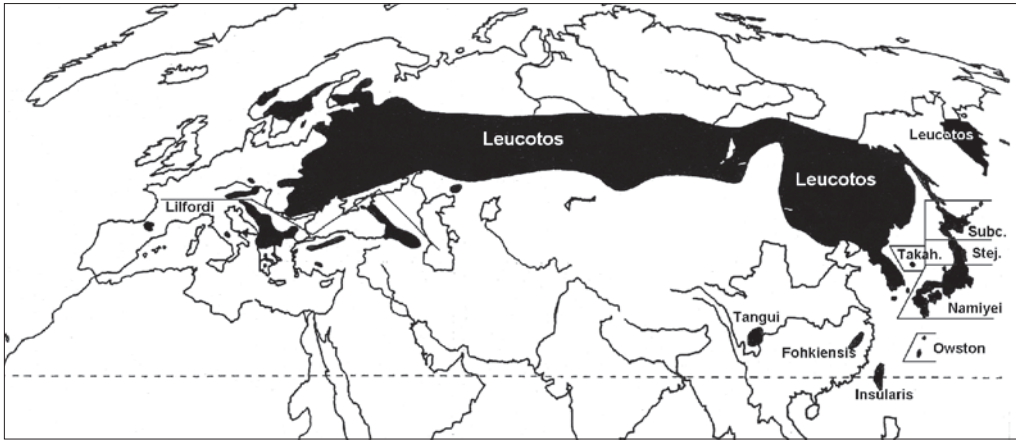


Fig. 1 – Carte de distribution de divers taxons du Pic à dos blanc *Dendrocopos leucotos* (Subc. = *subcirris*; Stej. = *stejnegeri*; Takah. = *takahashii*). D'après WINKLER *et al.* (2005), modifié.

Un peu d'histoire

«Les pics sont certainement un groupe ancien d'oiseaux.» (WINKLER *et al.* 1995)

Selon les documents paléontologiques à notre disposition (nous y reviendrons plus loin) et les informations moléculaires apportées par les études de séquences d'ADN, la famille des pics (*Picidae*) est apparue à la Période Tertiaire de l'Ere Cénozoïque, entre -53 et -50 millions d'années (LAYBOURNE *et al.* 1994; MAYR 2001). Bien plus récemment dans l'histoire géologique du globe, les épisodes glaciaires et interglaciaires de la Période Quaternaire et spécialement de son Epoque Pléistocène, ont, depuis environ un million d'années, plusieurs fois remanié la répartition de diverses espèces de pics dans l'hémisphère nord, séparant puis mettant en contact de façon répétée des taxons proches, au gré des pulsations de climat et de végétation (Voous 1947). Ainsi, la répartition actuelle des Picedés européens n'est-elle qu'une image ponctuelle à l'échelle des temps géologiques, qui nous masque les vicissitudes passées qu'ont connues ces espèces et qui nécessite que toute analyse biogéographique tienne compte de ces variations temporelles et spatiales.

C'est l'ornithologue néerlandais Karel Hendrik Voous (1920-2002), qui, le premier, s'est penché sur l'histoire évolutive et biogéographique du genre *Dendrocopos* dans un travail basé sur l'examen de 1250 spécimens d'une douzaine de musées et de plusieurs collections privées. Dans les années quarante, ce genre de recherche était très rare et nous

devons énormément à Voous d'avoir relevé si tôt le défi de l'évolution et de la spéciation au sein du genre *Dendrocopos*. En effet, le travail fondamental sur la spéciation géographique, ou allopatrique, celui d'Ernst Mayr (1904-2005) n'avait été publié qu'en 1942, seulement cinq ans avant la monographie de Voous! Après ce début si prometteur, relativement peu de progrès dans la compréhension du sujet «spéciation» pour les *Picidae* ouest-paléarctiques fut réalisé entre la fin des années 1940 et les années 1970 (voire 1980).

C'est l'ouvrage de SHORT (1982) qui relança les études sur cette famille et leur évolution. Short avait entrepris l'étude taxonomique et évolutive de tous les *Picidae* au niveau mondial, par des recherches de terrain et par l'analyse des milliers d'exemplaires des collections de l'American Museum of Natural History (AMNH) à New York. Il fut suivi six ans plus tard par un livre en italien sur les pics du monde, de FRUGIS *et al.* (1988), puis, plus récemment, par le volume de WINKLER *et al.* (1995). Et n'oublions pas les synthèses de CRAMP (1985), GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER (1980) et de DEL HOYO *et al.* (2002), qui ont mis à jour et clarifié les données éparpillées de la littérature paléarctique, centre-européenne et mondiale, respectivement.

Dans les trente dernières années, un renouveau d'intérêt pour la paléontologie des oiseaux a démontré, d'une part que le matériel ornithologique de nombreux gisements est fort riche (par exemple WEESIE 1982, 1987) et, de l'autre, qu'il est parfaitement possible de



déterminer, sur la seule base de fragments d'os, des espèces morphologiquement très semblables, y compris les pics (OLSON 1985; TYRBERG 1998). Ainsi, en combinant ces nouvelles informations paléontologiques avec des données paléo-palynologiques récentes (HUNTLEY & BIRKS 1983; HUNTLEY 1988), des auteurs comme JANOSSY (1981) et MOURER-CHAUVIRÉ (1972, 1979, 1980) ont décrit de nombreuses espèces fossiles, alors que d'autres (BOCHENSKI 1985; BLONDEL 1985, 1988, 2000; BLONDEL & MOURER-CHAUVIRÉ 1998 par exemple) ont tenté de recréer l'histoire biogéographique de l'avifaune Plio-Pléistocène du Paléarctique occidental, reprenant ainsi les tentatives du pionnier que fut MOREAU (1954). Dans un même temps, des recherches basées sur l'analyse de plusieurs molécules d'ADN de divers groupes d'oiseaux et d'autres animaux ont mis au jour la répartition de variations jusqu'alors insoupçonnées au sein de certaines espèces (la phylogéographie; AVISE & WALKER 1998). Dans le cas de notre continent, ces travaux ont suggéré que ces différenciations sont le résultat d'isolement géographique et d'évolution au niveau moléculaire dans des refuges sud-européens pendant les phases d'expansion des glaciers quaternaires, suivis par une colonisation postglaciaire vers le nord (TABERLET *et al.* 1998; HEWITT 1999).

C'est ce *corpus* de données nouvelles provenant de divers secteurs des connaissances modernes qui nous a incités à réfléchir sur l'origine des populations européennes du Pic à dos blanc et sur les voies possibles de migration suivies depuis sa distribution principale en Asie. Nous posons deux questions: (1) quelles sont les modalités de peuplement de l'Europe par l'espèce fondamentalement asiatique qu'est *Dendrocopos leucotos*? (2) quels sont les degrés de divergence entre les sous-espèces européennes *leucotos* et *lilfordi* et que signifient ces divergences?

Dans le but de répondre à ces deux questions, nous passerons en revue l'influence des périodes glaciaires sur l'avifaune européenne, puis examinerons l'espèce Pic à dos blanc en détail avant de proposer deux scénarios de peuplement de notre continent; nous terminerons enfin avec des suggestions concrètes pour orienter les recherches à venir.

Histoire de l'avifaune européenne au Quaternaire

« Le Pléistocène doit être considéré comme la période de formation de l'avifaune moderne du Paléarctique occidental. Cette avifaune se développa au cours de bouleversements climatiques en corrélation avec les glaciations successives du nord et du centre de l'Europe, qui furent accompagnées de changements tout aussi profonds dans la végétation. » (BOCHENSKI 1985)

La période géologique appelée le Quaternaire, qui dura entre -2 ou -1,8 millions d'années (MA) et le Présent, est divisé en deux époques: l'époque Pléistocène (de loin la plus longue, de -2 ou -1,8 millions d'années jusqu'à -10 000 ans) et l'époque Holocène (de -10 000 ans jusqu'au Présent). Le Quaternaire est la dernière période de l'Ere Cénozoïque, allant de la fin du Tertiaire, la plus ancienne période du Cénozoïque, de -66 millions d'années jusqu'au Présent. Notons ici que dans la littérature, « Quaternaire » (la dernière période géologique du Cénozoïque) et « Pléistocène » (la première époque du Quaternaire) sont souvent confondus ou même employés de façon interchangeable. Nous donnons dans un glossaire les définitions de tous ces termes (pp. 220-221). Mais dans la discussion qui suit, comme les auteurs que nous citons n'ont pas toujours distingué entre « Quaternaire » et « Pléistocène », nous utiliserons ces deux termes comme synonymes.

Pendant le Quaternaire, l'Europe a connu environ 20 pulsations glaciaires et interglaciaires, plus ou moins cycliques mais irrégulières quant à leurs amplitudes, chacune d'une durée moyenne d'environ 100 000 ans. La dernière phase pléniglaciaire, qui s'acheva il y a 15 000 ans environ, fut suivie par une phase postglaciaire ou de déglaciation, dans laquelle nous vivons actuellement.

Au cours des phases principales pléniglaciaires du Quaternaire européen, aucune végétation arborescente n'a pu persister au nord des Pyrénées, des Alpes et des Carpates (BLONDEL & MOURER-CHAUVIRÉ 1998). Pendant les phases d'avance des glaciers continentaux, les milieux steppiques atteignirent, au sud-est, la vallée de

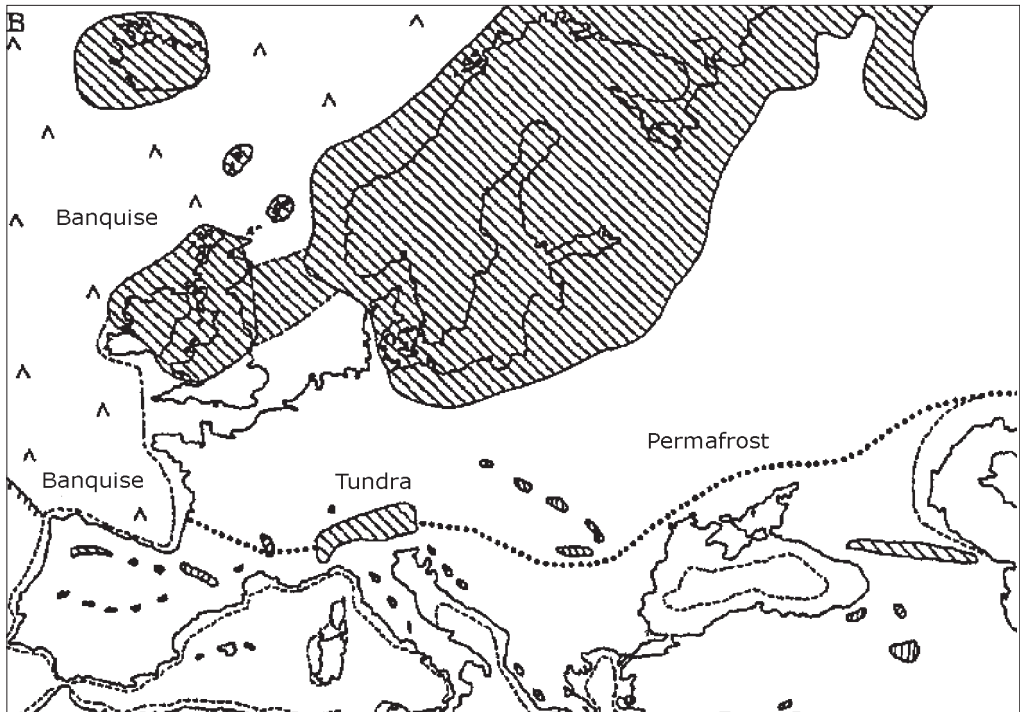


Fig. 2 – Limites de la calotte glaciaire (hachures) et de la toundra à la fin du dernier âge glaciaire (il y a 18 000 ans), d'après HEWITT (1999).

la Loire, tandis que les forestiers furent confinés au sud et sud-est du continent (fig. 2, d'après HEWITT 1999). De nombreuses espèces forestières ou de milieux semi-ouverts trouvèrent ainsi « refuge » (selon le terme généralement utilisé) dans les trois péninsules de l'Europe occidentale, Ibérique, Italienne et Balkanique et, plus à l'est, en péninsule Anato-lienne, autour de la mer Caspienne et dans le Caucase (HEWITT 1999).

Pendant les phases interglaciaires, en général courtes (entre 10 000 à 20 000 ans), un réchauffement rapide du climat prit place, avec une augmentation de la température de l'océan Atlantique de 10°C en moins de 400 ans et un recul de la banquise de 2 km par an après la fin de la dernière glaciation ! La fonte de cette dernière énorme masse de glace a permis, par mouvement isostatique, une élévation du niveau des océans de l'ordre de 130 m, ce qui a isolé la Grande-Bretagne du continent. La végétation a rapidement colonisé les espaces libérés de glace. Les pins (*Pinus* sp.) et noisetiers (*Corylus* sp.) ont progressé au rythme de 1500 m par an et les aulnes (*Alnus* sp.) de 2000 m par an (HEWITT 1999). Le Hêtre

Fagus sylvatica a été l'une des dernières espèces à quitter ses refuges glaciaires, entre -6000 et -4000 ans (HEWITT 1999 ; PHILIPON & CHEDDADI 2005). Il est notable que cette colonisation postglaciaire s'est produite plus rapidement à l'est du continent qu'à l'ouest, selon les études de paléo-palynologie (HEWITT 1999).

Quel fut le développement de l'avifaune européenne pendant ces épisodes géologico-écologiques, qui modifièrent si profondément, à plusieurs reprises, notre continent ? L'ornithologue anglais Reginald Moreau (1897-1970) fut l'un des premiers à donner une réponse à cette question (MOREAU 1954). Les études paléo-palynologiques effectuées depuis lors ont modifié et amplifié les conclusions de Moreau (HUNTLEY & BIRKS 1983 ; HUNTLEY 1988). De plus, les données paléontologiques nouvelles nous ont permis d'entrevoir, sous un angle de plus en plus précis, le développement de l'avifaune européenne durant le Quaternaire (et antérieurement). Il convient de distinguer entre (a) l'origine des espèces d'oiseaux du Paléarctique occidental et (b) l'origine de l'avifaune de cette région biogéographique pendant le Quaternaire ou Pléistocène.



BOCHENSKI (1985) nous rappelle ainsi cette distinction en ce qui concerne l'origine des espèces: « Une majorité importante des oiseaux fossiles du Pléistocène Inférieur et Moyen appartiennent à des genres qui font partie de la faune actuelle. Ces oiseaux [fossiles] ne diffèrent souvent des oiseaux récents, que par des détails ostéologiques et, par conséquent, ne sont pas toujours décrits comme des espèces distinctes; à cause de leurs ressemblances, ces espèces [fossiles] sont quelquefois considérées comme des sous-espèces [d'espèces modernes] ». Et de plus: « Dans de nombreux cas, ces [taxons fossiles] peuvent être considérés comme étant les ancêtres des espèces modernes, par exemple *Tetrao praeurogallus* [comme ancêtre de *T. urogallus*], ... *Tetrastes praebonasia* [ancêtre de *Tetrastes bonasia*] ... ou encore *Dendrocopos praemedius* [ancêtre de *D. medius*] ».

A propos de l'origine de l'avifaune, définie comme l'ensemble des espèces d'oiseaux vivant dans une région donnée à une époque donnée, BOCHENSKI (1985) nous donne les chiffres suivants. Des 71 familles d'oiseaux qui vivent actuellement dans le Paléarctique occidental, 58 (82 %) y étaient présentes (selon les fossiles, bien entendu) pendant le Quaternaire. Un observateur moderne qui eut pu faire marche arrière dans le temps et se promener dans cette région il y a 250 000 ans, y aurait trouvé une faune avec laquelle il se serait senti familier. Mais si ce même observateur pouvait maintenant reculer bien plus dans le temps, au Miocène ou au Pliocène, donc à la fin du Tertiaire, il y a entre 10 et 2 millions d'années, il aurait vu des oiseaux tout à fait différents, comme des Trogonidés et des Capitonidés, deux familles maintenant strictement tropicales dans leur distribution, à la fois dans le Vieux et dans le Nouveau Monde.

Rappelons toutefois que certaines des espèces de l'avifaune actuelle se sont probablement différenciées avant le début des glaciations, au cours du Pliocène (KLICKA & ZINK 1997; BLONDEL & MOURER-CHAUVIRÉ 1998). Ainsi, sur 182 espèces européennes prises en compte dans des

gisements fossilifères de cette époque, seules 6 étaient absentes, alors que 6 ont disparu depuis. Des études nord-américaines vont dans le même sens, qui révèlent que seuls les 31 % des « espèces-sœurs » (*sister species* en anglais) de passereaux ont divergé durant le Quaternaire, les 69 % restants s'étant séparées précédemment (KLICKA & ZINK 1997, 1999).

Il est possible de conclure de ces diverses sources que les événements climatiques du Quaternaire ont joué le rôle d'accélérateur de spéciation plutôt que de générateur de nouvelles espèces. Les taxons déjà en voie de spéciation se sont repliés dans des zones refuges lors des épisodes froids, dont la durée moyenne fut neuf fois plus longue que celle des périodes inter-glaciaires, plus clémentes. Dans certains cas, ces taxons ont pu atteindre des degrés de divergence suffisants pour constituer de nouvelles espèces (AVISE & WALKER 1998; ZINK *et al.* 2004). La plupart des espèces qui ont survécu aux longs épisodes glaciaires l'ont fait par des réponses « passives » (déplacements d'aires de répartition) et des phénomènes de vicariance (séparation en populations géographiquement dissociées), tout en maintenant relativement inchangées leurs exigences écologiques (NEWTON 2003). Quant au rythme et tempo de spéciation allopatrique, KLICKA & ZINK (1999) avaient suggéré, sur des bases moléculaires, qu'une spéciation peut avoir lieu en moins de 500 000 ans d'isolement. Et l'un de nous (FV) a pensé que, dans certains cas, la spéciation allopatrique peut même s'effectuer en 10 000 à 15 000 ans environ, ce qui est suggéré, par exemple, par la différenciation entre deux pipits d'Amérique du Sud, *Anthus correndera* du continent et des Iles Falkland, et son dérivé, *Anthus antarcticus* de Géorgie du Sud, dont les ancêtres n'ont pu coloniser cette île subantarctique qu'après la fonte des glaces. Il y a fort longtemps déjà que Moreau avait pensé – et suggéré lors de discussions avec FV en 1966 – que la spéciation pouvait effectivement prendre place dans un laps de temps très court.

Mentionnons ici aux lectrices et lecteurs qu'il faut distinguer deux modes de spéciation. Il y a celui, allopatrique, reconnu par les néontologistes, qui est le résultat éventuel d'une séparation géographique initiale (MAYR 1942,

¹ Nomenclature selon DICKINSON (2003); en Suisse et en France, *Bonasa bonasia*, la Gélinoche des bois.

1963), et il y a l'autre, dit phylétique (SIMPSON 1953), reconnu fréquemment par les paléontologistes, pendant lequel une espèce est modifiée en une autre dans le temps (mais pas dans l'espace; pour un exemple néontologique possible, voir VUILLEUMIER 1967). En Europe occidentale, *Tetrao praeurogallus* aurait bien

pu, au courant du Quaternaire, donner naissance sans isolement géographique, à l'espèce moderne *Tetrao urogallus*. Et de même pour d'autres espèces, comme *Perdix paleaoperdix* devenant *P. perdix*, *Lagopus atavus* devenant *L. lagopus* ou *Corvus antecorax* devenant *C. corax*².



Fonds Paul Barruel (ex Editions Silva), Musée d'histoire naturelle, La Chaux-de-Fonds

Pic syriaque *Dendrocopos syriacus* mâle (en haut) et Pic à dos blanc *Dendrocopos leucotos lilfordi* mâle. Six barres dorsales sont bien visibles sur cet individu.



Trois réactions possibles des espèces d'oiseaux au réchauffement postglaciaire

«Les trois grandes péninsules méditerranéennes (Ibérique, Ligurie et Balkanique), ainsi que les grandes îles et les parties aval, actuellement immergées, du thalweg des grands fleuves, ont dû constituer des refuges relativement disjoints à l'intérieur desquels une active différenciation a dû se produire chez les plantes.» (BLONDEL 1995)

Le recul vers le nord, puis le retrait complet, des immenses glaciers du Quaternaire dans le nord et le centre de l'Europe pendant les époques interglaciaires plus chaudes, eurent un effet considérable sur la zonation de la végétation dans le sud de l'Europe. Les types de végétation, en particulier forestiers, qui avaient trouvé refuge dans le sud de l'Europe, purent coloniser ou re-coloniser de vastes territoires auparavant inhabitables. La faune, y compris l'avifaune, a également réagi à ces réchauffements en suivant, en quelque sorte, les avancées ou re-avancées vers le nord de la végétation ou de certains de ses éléments. Nous suivons ici TYRBERG (1991), selon qui l'avifaune a réagi au réchauffement post-glaciaire et aux changements de végétation selon trois modes principaux :

- Les **relictés glaciaires** sont des espèces d'origine arctique qui ont survécu aux épisodes glaciaires dans des refuges montagneux du sud de l'Europe; elles ont regagné le nord lors du réchauffement, mais, fait important, ont laissé des populations isolées dans les reliefs européens, comme les Lagopèdes alpin *Lagopus muta* et des saules *L. lagopus*, le Pluvier guignard *Charadrius morinellus* et l'Alouette haussecol *Eremophila alpestris*.
- Les **espèces montagnardes** ont une aire de répartition restreinte aux hautes altitudes de l'Europe du Sud, comme l'Accenteur

alpin *Prunella collaris*, le Chocard à bec jaune *Pyrhocorax graculus* ou la Niverolle alpine *Montifringilla nivalis*. Les restes fossiles de ces espèces, datant de -115 000 à -10 000 ans, ont été trouvés dans des zones d'altitude mais pas à des latitudes élevées (TYRBERG 1991). Nous suggérons que *Dendrocopos leucotos lilfordi* pourrait être rattaché à ce groupe (voir *infra*).

- Les **espèces steppiques**, de l'Est européen, ont pu se maintenir avec des populations isolées en Espagne ou au Maghreb, comme l'Aigle impérial ibérique *Aquila (heliaca) adalberti* (espèce ou sous-espèce, selon les points de vue), la Buse féroce *Buteo rufinus* et les Gangas cata *Pterocles alchata* et unibande *Pt. orientalis*.

La courte durée moyenne des phases interglaciaires, leur petit nombre relatif et la rapidité d'expansion vers le nord des espèces d'origine arctique et steppique n'ont, semble-t-il, pas favorisé une diversification suffisante pour une subséquente spéciation (TYRBERG 1991; HEWITT 1999). Par contre, pour certaines espèces montagnardes, un centre de diversité (et de spéciation dans certains cas) s'est dessiné dans les vastes chaînes montagneuses d'Asie centrale, en particulier pour des genres comme *Carpodacus* (18 espèces asiatiques; DICKINSON 2003), *Prunella* (11 espèces en Asie centrale; DICKINSON 2003) et *Montifringilla* (8 espèces en Asie centrale; DICKINSON 2003; GEBAUER & KAISER 1994), dont pourraient être originaires leurs représentants européens actuels (TYRBERG 1991), qui seraient donc d'anciens isolats.

HEWITT (1999) a émis l'idée que ces espèces ont pu survivre localement à plusieurs cycles glaciaires en suivant les fluctuations altitudinales des étages de végétation couvrant les montagnes, diverger pendant des périodes d'isolement, puis éventuellement connaître une spéciation. Dans les reliefs discontinus d'Europe centrale, leur expansion postérieure vers le nord semble avoir été limitée par des barrières géographiques, écologiques ou éthologiques, ou encore par (ou à cause de) la compétition d'espèces proches parentes mais à plus grande amplitude d'habitats, ce qu'attesteraient les sous-espèces propres aux Pyrénées, aux Alpes, aux Apennins et aux montagnes des Balkans. Dans le cas des Pyrénées, par exemple, des

² Un troisième mode de spéciation, dit spéciation sympatrique, ou encore spéciation instantanée, peut se produire sans isolement géographique, en particulier chez les plantes, par remaniements subits de configurations chromosomiques.

sous-espèces ont été décrites pour le Lagopède alpin *L. m. pyrenaicus* (CAIZERGUES *et al.* 2005), le Grand Tétrás *Tetrao urogallus aquitanicus* (DURIEZ *et al.* 2007; RODRIGUEZ-MUÑOZ *et al.* 2007) et la Perdrix grise *Perdix perdix hispaniensis*. De plus, des publications récentes suggérant la divergence, au niveau sub-spécifique, de populations pyrénéennes d'espèces comme la Niverolle alpine (FERNÁNDEZ & ALVAREZ 2005) et la Chouette de Tengmalm *Aegolius funereus* (LLORENTE *et al.* 2005), semblent aller dans le même sens d'une endémicité à un niveau taxonomique inférieur à celui de l'espèce.

Peuplement et caractéristiques du Pic à dos blanc

«[Le Pic à dos blanc] a sa limite nord vers l'isotherme de juillet de 59 ° F. ... Pendant la dernière période glaciaire, il doit avoir presque complètement disparu de l'Europe occidentale. Jusqu'en 1959, la population apparemment très petite des Pyrénées occidentales était la seule relictive connue de l'espèce en Europe occidentale. Cette population avait été redécouverte par Danis dans la Vallée de l'Aspe en 1937, après y avoir vécu incognito pendant presque un siècle. En 1956, l'espèce fut observée à nouveau dans les Basses-Pyrénées par Robert Mainard [sic: Robert Hainard!] et Jacques Burnier *et, en 1959, une autre population relictuelle fut découverte par Edgardo Moltoni dans les Abruzzes. Une population relictuelle semblable fut découverte en 1940 dans les forêts de montagne du Szechuan et décrite plus tard par Tso-hsin Cheng de l'Academia Sinica.*» (Voous 1960)

Les sous-espèces européennes

«[La] différenciation subspécifique [au sein de l'espèce *Dendrocopos leucotos*] est évidemment le résultat [sic! corollaire] de sa vaste répartition, qui inclut de nombreuses populations isolées [continentales] et des populations insulaires, dont certaines sont extrêmement distinctes et méritent peut-être le statut d'espèces; la race du sud-ouest *lilfordi* [est] peut-être aussi une espèce distincte, séparée par l'altitude et l'écologie de la race nominale parapatrique *leucotos*.» WINKLER & CHRISTIE (2002)

L'espèce *Dendrocopos leucotos* a été décrite en 1803 par Bechstein sous le nom de «*Picus leucotos*» sur la base d'un unique spécimen, femelle, d'hiver, provenant de Silésie (sud de la Pologne). WINKLER & CHRISTIE (2002) retiennent actuellement 10 sous-espèces (cf. fig. 1). La sous-espèce nominale, *D. leucotos leucotos*, occupe plus de 90 % de la répartition mondiale, alors que *D. l. lilfordi* est cantonnée à l'extrême sud-ouest et les 8 autres à l'extrême est (Chine, Japon et îles environnantes). Voous (1947) explique cette dominance par l'origine récente de *leucotos*, qui aurait peuplé l'aire actuelle à la fin de la dernière glaciation depuis un refuge situé en Mandchourie (Chine du Nord-Est). Au sein de cette vaste aire de répartition, les plumages de *D. l. leucotos* demeurent d'une grande homogénéité, en dépit d'anciennes divisions subspécifiques aujourd'hui abandonnées (en particulier dans l'extrême est de l'aire de répartition et dans l'ex-Yougoslavie; GORMAN 2004) et malgré quelques variations présentées par des oiseaux très clairs dans l'Oural et en Sibérie occidentale (flancs non barrés, rectrices centrales avec des taches blanches, blanc du dos plus étendu).

L'étude moléculaire d'ELLEGREN *et al.* (1999) suggère que l'absence de différenciation entre populations scandinaves, polonaises et lettonnes serait due à une fragmentation récente d'une aire de répartition autrefois continue et (ou) à un flux régulier de gènes apporté par des individus erratiques venus de Sibérie lors d'invasions cycliques. Ces dernières années, la sous-espèce nominale marque des signes de progression en Europe centrale, peut-être à la faveur du vieillissement des forêts. C'est le cas en Suisse, où l'espèce est apparue pour la première fois en 1996 dans les Grisons (WINKLER 1999), précédant les nidifications annuelles dans ce même canton et dans son voisin de St-Gall depuis 1999 (BÜHLER 2001, 2008). Cette installation a fait suite à des observations régulières au Liechtenstein depuis 1981, où la reproduction avait été prouvée en 1996 (MAUMARY *et al.* 2007). Récemment, un individu attribué au taxon *leucotos* a été observé les 28 et 29 décembre 2005 dans la Nièvre (France) dans un contexte d'afflux d'espèces forestières (DESJARDINS & MERLE 2006). Il s'agit de la deuxième observation certaine de ce taxon pour la France continentale après une capture dans les Vosges en 1892 (LEGENDRE 1929; DUBOIS *et al.* 2008), bien



que l'espèce ait été citée pour le Jura au XIX^e siècle (LEGENDRE 1929).

Le taxon *lilfordi* a été décrit en 1871 par SHARPE & DRESSER (1871) comme l'espèce « *Picus Lilfordi* », à partir d'un spécimen provenant d'Épire (Grèce) fourni par Lord Lilford. Huit exemplaires de Macédoine collectés par le Dr Krüper et un de Turquie envoyé par M. Robson avaient été également examinés par ces auteurs : les deux caractères retenus pour cette description furent le dos rayé (et non blanc) et la calotte rouge cramoisi (vermillon chez *D. l. leucotos*). Les Balkans et le Caucase constituent les bastions de différenciation supposée, où les caractères de plumage devraient donc être les plus marqués. En 1885, G. Radde signale pour la première fois l'existence du Pic à dos blanc dans le Caucase et c'est Buturlin qui, en 1907, rattacha à *D. l. lilfordi* les oiseaux de cette région (DEMENTIEFF 1934).

A noter que la Corse, aujourd'hui inhabitée par l'espèce, a livré quatre spécimens, tous rapportés à *D. leucotos lilfordi* et examinés ou cités par VOOUS (1947) et par THIBAUT (1983). Les deux exemplaires du Muséum de Bruxelles (collection De Selys Longchamps) ont été obtenus par Isui Jonston le 8 septembre 1842 et par Wellby le 6 juin 1843 (selon les étiquettes). Les deux autres, étiquetés « Korsika » sans autres données, se trouvent au Muséum de Berne (communication personnelle du Dr W. Kuenzi à Voous 1947). Selon THIBAUT (1983), ce sont les seules informations sûres pour cette île : « L'absence de données depuis un demi-siècle, alors que la Corse a été visitée par des centaines d'observateurs, nous incite à penser [que le Pic à dos blanc] ne fait plus partie de l'avifaune nicheuse ». Des citations du XIX^e s. du Var et des Alpes-Maritimes (LEGENDRE 1929), chaînon manquant avec la population corse, laissent penser à une distribution plus vaste dans un passé pas si lointain !

Il est important de souligner que *leucotos* et *lilfordi* étaient (et sont encore ?) en contact dans le nord des Balkans. En Slovénie, *D. l. lilfordi* est présent dans le sud du pays et *D. l. leucotos* existerait au nord sans zone de contact (J. Gregori, *in litt.* J.-L. G.). En Croatie, selon D. Ciković (*in litt.* J.-L. G.), il n'y aurait plus de zone de contact à l'heure actuelle. En

Serbie, seul pays où une véritable zone de contact existe (existait ?), il y aurait 14 % d'hybrides (GORMAN 2004). En Roumanie, *leucotos* habite les Carpates et une petite population de *lilfordi* existe en Dobroudja (sud-est du pays) : l'hybridation n'est pas exclue mais très incertaine, 120 km séparant les deux zones de répartition (D. Munteanu et A. Sandor, *in litt.* J.-L. G.). L'étude détaillée de cette zone de parapatricie serait fondamentale pour établir le rang spécifique ou subsppécifique de ces taxons, qui ont été considérés par MATVEYEV (1985) comme deux espèces distinctes (résumé avec carte dans HAFFER 1989). MATVEYEV (1985) indique même avoir examiné des hybrides entre les deux espèces.

Caractères du plumage

« La sous-espèce [*Dendrocopos leucotos lilfordi*] se distingue nettement de la sous-espèce nominale *leucotos* par les barres noires de son croupion, et aussi par les stries noires plus abondantes et plus marquées sur les côtés du corps, et enfin par les rectrices extérieures, avec des barres plus larges et plus symétriques. Le croupion est blanc, pas barré, dans la sous-espèce nominale *leucotos*. » (VAURIE 1959)

Les caractères du plumage de la sous-espèce *lilfordi* avaient été comparés par Buturlin (1907) (cité par HARTERT 1912) à ceux de sa sous-espèce nouvelle « *Dendrocopos leuconotus sinicus* [sic] », de « Pékin en Chine nord-orientale ». Une analyse des travaux postérieurs à Buturlin est instructive ; elle démontre la nécessité de se référer aux sources originales et de se méfier des assertions des sources secondaires.

Par la suite, Voous (1947) reprit l'assertion de Buturlin et attribua même à Hartert cette comparaison. Voous (1947) cita HARTERT (1912) ainsi : « ... selon la description de la forme du nord de la Chine (*sinicus*) donnée par Hartert (1912), *lilfordi* semble montrer [appears to show dans le texte original] des similarités proches [close similarities en anglais] des oiseaux des populations du nord de la Chine... ». En fait, c'est Buturlin en 1907 qui avait fait cette comparaison, qu'HARTERT (1912) n'avait fait que répéter.

Historique des découvertes et descriptions

Concernant les populations de l'Ouest européen (Pyrénées et Italie), l'historique de la découverte de l'espèce dans les Pyrénées a été faite par GRANGÉ (2001). Il nous suffira de rappeler que la première mention du Pic à dos blanc date de 1769 (fig. 3) sous le nom de « *Picus varius maximus* » (MOLTONI 1959). La découverte de l'espèce dans les Pyrénées revient à LOCHE (1852) qui, en février 1851, tua deux oiseaux à Urdos, soit 20 ans avant la description de ce taxon par Sharpe et Dresser, en 1871. L'absence de documentation ne permet pas à ce fin naturaliste de mettre en évidence des caractéristiques particulières des individus pyrénéens. Le spécimen mâle adulte capturé par V. Danis le 7 août 1936 au bois de Guillers (Vallée de Barétous) était en mue et est rattaché à la forme *lilfordi* fondée d'Europe sud-orientale par les caractères suivants : « *dos blanc barré largement de noir, pigmentation plus intense: poitrine et flancs marqués de flammes noires plus larges que*

dans la forme boréale et les ailes présentant des marques blanches moins étendues...la poitrine a une teinte un peu jaunâtre, caractère qui se trouve encore plus accentué chez les oiseaux d'extrême orient » (DANIS 1937). Le rattachement des oiseaux pyrénéens à *lilfordi* est confirmé par BROUSSE & JACQUEMARD BROUSSE (1958), avec l'observation d'un couple en juin 1958 à Iraty. PURROY (1972) signale les dimensions biométriques supérieures (longueur ailaire et du bec) des individus pyrénéens en comparaison de ceux des Balkans. Cependant, le faible échantillon pris en compte (trois individus) nous incite à la prudence : BERNONI (1994) synthétise les données biométriques provenant d'Italie, des Pyrénées, des Balkans (Grèce, ex-Yougoslavie), de Turquie et de Corse, où il apparaît que la longueur ailaire des *lilfordi* occidentaux est supérieure à celle des *lilfordi* orientaux chez les deux sexes. Concernant la taille du bec, les résultats sont beaucoup plus disparates. L'annexe 1 reprend les données biométriques des taxons *lilfordi* et *leucotos* telles qu'elles ressortent d'une révision bibliographique effectuée par nos soins : malgré le faible échantillon numérique de *lilfordi* disponible, il n'apparaît aucun cline décroissant nord-sud pour les variables mesurées, comme le voudrait la Règle de Bergman (taille supérieure des individus du nord de l'aire de répartition par rapport à ceux du sud au sein d'une même espèce).



Fig. 3 – Picchio vario massimo (Pic à dos blanc), paru en 1769 dans la Storia Naturale degli Uccelli de Gérini (in MOLTONI 1959).

Mais Voous (1947) alla plus loin. Selon lui, cette soi-disant ressemblance (entre *sinicus* et *lilfordi*) suggérerait l'ancienneté de ces deux populations : « ... [en] ... indiquant l'âge relativement plus ancien de *lilfordi* et de *sinicus*, comparés à *leucotos* et *uralensis* ». Les soi-disant « indications d'ancienneté » de ces deux taxons, fondées sur une comparaison fort ancienne et sur un seul spécimen de *sinicus*, donc un échantillon infime, ne sont pas acceptables sans études détaillées, de préférence moléculaires. De plus, même si elle était acceptable, l'hypothèse d'ancienneté de Voous n'est pas la seule explication possible. En effet, il a été observé depuis longtemps que des populations ou sous-espèces d'une espèce donnée, distribuées très loin l'une de l'autre, ou les unes des autres, montrent des ressemblances

plus grandes entre elles que des populations ou sous-espèces géographiquement proches. Ces phénomènes de ressemblances, qui se développent indépendamment dans des localités séparées, ont été appelés *polytopisme*, ou *polytopie*, et ces populations ou sous-espèces ont été dénommées *polytopiques* (voir MAYR 1963)³.

En plus de cette apparente polytopie, les populations du Pic à dos blanc montrent souvent une variabilité individuelle assez marquée, ce qui a été relevé par VAURIE (1959).

³ Ce terme ne doit pas être confondu avec celui de *polytypie*. Une espèce polytypique montre une certaine variabilité géographique, formellement reconnue par des sous-espèces, alors qu'une espèce monotypique n'en a pas.



La figure 4, reproduite de GORMAN (2004), montre la variabilité du dessin du dos chez diverses populations de *leucotos* : l'individu de droite au dos blanc le moins marqué est toutefois bien différent de *lilfordi*, dont les stries blanches du haut du dos sont toujours bien individualisées, moins larges, surtout la barre supérieure des couvertures médianes. De plus, les oiseaux des Pyrénées présentent souvent six stries dorsales, voire sept (contre cinq chez *leucotos*), plus rapprochées les unes des autres (photos 1 à 3), ce qui est visible sur les clichés de deux oiseaux de la population suisse récemment découverte (photos 4 à 6). Les flancs sont plus striés chez *lilfordi* (voir p. 195), caractère bien apparent chez les oiseaux observés dans de bonnes conditions. Le plumage juvénile des *lilfordi* pyrénéens diffère de ceux de *leucotos* sur deux points principaux : la couleur de la calotte des femelles à l'envol est noire, totalement semblable à l'adulte de même sexe, le mâle ayant une calotte entièrement rouge dès cet âge ; les sous-caudales ne sont pas teintées de rouge/rosé mais tachetées de stries grossières de teinte brun-roux ainsi que les flancs (Grangé, inédit). Une comparaison des paramètres de reproduction *leucotos/lilfordi* n'a pas relevé de divergences notables, ce qui peut être dû à une convergence d'adaptations au milieu forestier et à des contraintes d'ordre phylogénique (GRANGÉ 1993 ; GRANGÉ *et al.* 2002 ; GRANGÉ *in press*), les diverses espèces du genre *Dendrocopos* ayant une biologie de reproduction très proche. Cependant, toutes les populations de *lilfordi* habitent exclusivement des régions montagneuses avec présence de hêtres (les pentes moyennes à forte y étant préférées), alors que *leucotos*, plus généraliste, peut se trouver dans des massifs forestiers de plaine aussi bien que de montagne (Pologne, Carpates, Alpes).

Essai biogéographique

« [Le Pic à dos blanc fut sans doute beaucoup plus répandu en Europe centrale quand le continent était couvert de forêts dans leur état primitif. Les déboisements et surtout les exploitations forcenées des massifs forestiers aux basses altitudes ont refoulé l'espèce et

morcelé ses refuges, que la sylviculture rationnelle a encore diminués. ... Dans les régions méridionales où la sous-espèce *lilfordi* se trouvait déjà disloquée – probablement en conséquence des glaciations – on peut supposer que beaucoup de ses positions de repli ont été anéanties déjà très anciennement par les civilisations destructrices de vieilles forêts. » (GÉROUDET 1998)

Il faut distinguer entre deux niveaux d'explications historiques. Le premier consiste en une reconstruction de l'**origine du genre** *Dendrocopos*, ce qui remonte à des époques lointaines du Tertiaire. Ce n'est pas le propos de cet article, mais c'était l'un des buts de l'étude de Voous (1947). Mentionnons seulement qu'à ces époques, le climat de l'hémisphère nord, en Eurasie et en Amérique du Nord, était plus tempéré qu'à l'heure actuelle et que ces régions étaient recouvertes de végétation forestière d'un caractère floristique beaucoup moins boréal.

Le second niveau est la reconstruction de l'**origine des espèces**, par exemple *D. leucotos*, au sein d'un genre comme *Dendrocopos*. Pour analyser ce second niveau, il faut commencer par la reconstruction de l'histoire de l'**origine de populations** au sein de l'espèce *D. leucotos*. C'est ce que nous allons tenter ci-après. En d'autres termes, les reconstitutions historiques sont organisées d'une **façon hiérarchique**, si bien que pour atteindre le niveau le plus général (ici, le genre *Dendrocopos*) il faut s'attaquer d'abord au particulier (ici l'espèce *D. leucotos* et ses populations différenciées, qu'elles soient, ou non, considérées comme des sous-espèces). Dans notre cas, nous nous intéressons aux sous-espèces européennes *leucotos* et *lilfordi*, qui sont sûrement la clef nécessaire pour ouvrir la question de l'origine d'un taxon comme l'espèce *Dendrocopos leucotos*.

Dans un travail précédent, l'un de nous avait proposé une méthodologie pour aborder le niveau numéro 2 résumé ci-dessus, donc pour pouvoir répondre à la question : quelle est l'origine de telle ou telle espèce (VUILLEUMIER 1980) ? Cette méthodologie comprend l'élaboration d'un ou de plusieurs schémas explicatifs ou « scénarios » (pour employer le jargon des

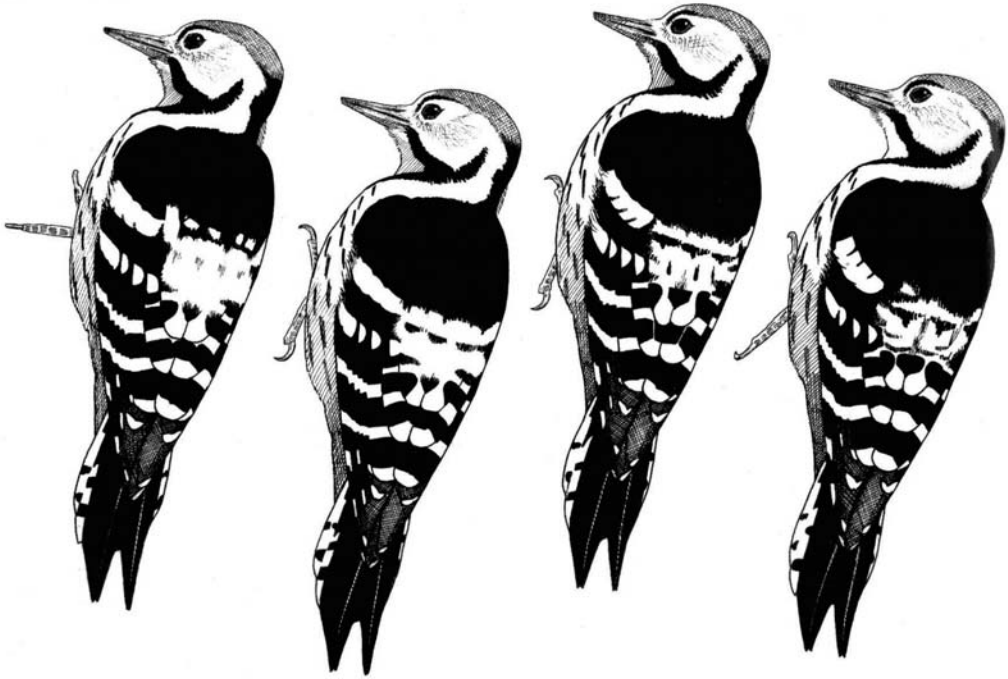


Fig. 4 – Motifs dorsaux de 4 exemplaires de Pic à dos blanc *Dendrocopos leucotos leucotos* en provenance de Hongrie, d'après GORMAN (2004).



P. Navarre

Pic à dos blanc *Dendrocopos leucotos lilfordi* femelle : dos présentant 6 stries dorsales bien différenciées ; à noter que la jugulaire n'atteint pas la calotte. Pyrénées françaises, mai 2006.



P. Navarre

Pic à dos blanc *Dendrocopos leucotos lilfordi* mâle : six stries dorsales, certaines incomplètes. Pyrénées françaises, mai 2006.





Pic à dos blanc *Dendrocopos leucotos lilfordi* femelle : dos présentant au moins 6 stries bien différenciées. Pyrénées françaises, printemps 2005.



Pic à dos blanc *Dendrocopos leucotos leucotos* mâle : les stries dorsales sont mal délimitées. Alpes suisses, 24 mars 2008.



Pic à dos blanc *Dendrocopos leucotos leucotos* femelle : le dos présente une zone blanche bien définie. Alpes suisses, 23 décembre 2007.



Pic à dos blanc *Dendrocopos leucotos leucotos* femelle : 4 stries dorsales sont bien marquées. Dans cette position, avec dos blanc non apparent et flancs non visibles, cet individu se rapproche d'un *lilfordi* au dos peu strié ! Alpes suisses, 15 mars 2008.

évolutionnistes), à partir des données à sa disposition. Une fois le ou les scénarios échafaudés, le chercheur se doit alors de suggérer comment pouvoir « falsifier » (le terme est de POPPER 1972) le ou les scénarios en question. Cette démarche a pour but de révéler les failles logiques. Si un scénario donné est « falsifié », il doit être alors rejeté comme étant incorrect et remplacé par un ou plusieurs autres. Ainsi, l'explication de phénomènes historiques complexes, comme l'évolution des espèces peut, petit à petit, être cernée de plus en plus près. Tout comme l'historien qui tente d'interpréter des documents d'archives mal classés, l'ornithologue analyse et confronte des données éparées, souvent contradictoires, et, hélas, toujours incomplètes.

Dans son travail sur le genre *Dendrocopos*, Voous (1947) avait proposé un scénario très détaillé, mais également, hélas, très embrouillé, pour expliquer l'histoire biogéographique de *Dendrocopos leucotos*. Une lecture attentive de ces pages révèle, d'une part que Voous avait un certain biais en faveur d'explications impliquant les événements glaciaires et post-glaciaires du Quaternaire, et, de l'autre, un certain manque de logique dans ses raisonnements. Notez bien que notre but n'est pas d'accuser Voous d'avoir émis des hypothèses sans doute assez farfelues, mais d'indiquer à quel point les reconstitutions historiques sont hérissées de difficultés, qu'il faut négocier avec la plus grande prudence.

Divers scénarios peuvent être envisagés pour expliquer l'histoire du peuplement et de la répartition actuelle de *D. leucotos* dans son ensemble et, en particulier, dans notre continent, spécialement pour expliquer que la sous-espèce *lilfordi* ne soit présente que dans les montagnes du sud de l'Europe et dans le Caucase. À la lumière de cette distribution, et de l'emplacement réel ou possible de la zone de contact entre *leucotos* et *lilfordi* (voir carte in HAFFER 1989), et des localisations et datations de spécimens fossiles (voir *infra*), nous allons examiner deux schémas d'explications qui nous semblent vraisemblables. Nous ferons suivre ces deux scénarios par des suggestions pour des recherches visant à les falsifier, dans l'esprit scientifique moderne (voir POPPER 1972).

Les premiers témoins fossiles de Pic à dos blanc en Europe apparaissent dans des gisements datant du Pléistocène Moyen (de -730 000 à -127 000 ans), en France (Grotte du

Lazaret à Nice) et en Italie (Sicile), puis du Pléistocène supérieur (de -127 000 à -10 000 ans) en Europe (Autriche, Belgique, France, Grèce, Italie, Slovaquie) et en Asie (Chine) (TYRBERG 1998). À l'Holocène (de -10 000 ans à nos jours), le Pic à dos blanc est trouvé en Pologne et en Hongrie (Mourer-Chauviré, *in litt.* J.-L. G.).

Relevons maintenant que WEESIE (1987) a cité la présence de deux individus de *D. leucotos* dans des gisements du Pléistocène moyen et supérieur de deux localités de Crète, la « Grotte Liko » (un spécimen) et « Gumbes C » (un spécimen). La « Grotte Liko » est extrêmement riche en matériel aviaire fossile, et a fourni plus de 10 000 spécimens d'oiseaux fossiles, y compris, en particulier, plus de 2500 de la chouette fossile endémique *Athene cretensis*, qui diffère de l'espèce voisine *A. noctua* par sa taille plus grande, ses ailes plus longues et, surtout, par des pattes de dimensions disproportionnellement plus longues (WEESIE 1982). WEESIE (1987) remarqua que les espèces « *A[ccipiter] gentilis*, *C[olumba] oenas*, *A[egolius] funereus*, *D. leucotos*, et *P[yrhula] pyrrhula* [présentes dans ces mêmes gisements] sont des espèces typiques de forêts tempérées ou boréales » et que « leur présence dans la faune pléistocène de Crète indique un climat plus frais et un paysage plus boisé en Crète que ce n'est le cas aujourd'hui ».

Le grand intérêt de la Crète dans des reconstructions historiques réside dans le fait que sa faune de mammifères endémiques, qui y vécut pendant le Pléistocène supérieur, comprenait deux espèces d'éléphants nains, une d'hippopotame nain, huit de cervidés, cinq de rongeurs et une de loutre (SONDAAR & BOEK-SCHOTEN 1967; SONDAAR 1971). Ces espèces fossiles, notamment les éléphants et l'hippopotame nains, suggèrent que les régions maintenant insulaires, comme la Crète (et d'autres îles méditerranéennes, telles que Malte, la Sicile, la Sardaigne et Chypre), servirent de refuges à des taxons qui ne purent pas survivre à la détérioration du climat plus au nord et qui atteignirent ces îles par terre ferme – car elles étaient alors en connection directe avec le continent. Par analogie, il est probable que certaines espèces d'oiseaux de distribution nordique (forêts boréales) ou centre-européenne (forêts tempérées), comme *Dendrocopos leucotos*, purent trouver refuge dans les péninsules du sud de l'Europe, et leurs annexes, qui devinrent éventuellement des îles.



Scénario 1

Dendrocopos leucotos aurait envahi l'intégralité du continent européen à l'un des interglaciaires en provenance d'Asie et se serait réfugié dans les montagnes du sud européen lors des glaciations. Avec le réchauffement (de -14000 à -10000 ans), il y aurait eu reconquête des territoires perdus en suivant la progression du manteau forestier. Une régression postérieure serait intervenue en Europe occidentale par suite des activités humaines (déforestation) au cours du dernier millénaire (TOMIALOJC 2000a, b). L'absence de structuration génétique, notée par ELLEGREN *et al.* (1999), parmi et entre les populations de *leucotos* du nord de l'Europe, suggère une colonisation à partir d'un noyau en provenance de l'est. Si *lilfordi*, depuis les refuges méridionaux, avait participé au repeuplement de l'Europe du Nord, des différences génétiques devraient exister entre certaines populations nordiques. La même situation prévaut pour les Pics épeiche et tridactyle *Picoides tridactylus*, où transparaît une grande homogénéité génétique (suggérée par les analyses de séquences de quelques molécules d'ADN) au sein de leurs populations eurasiatiques, excepté les plus occidentales de l'épeiche (péninsule Ibérique, Maghreb), non prises en compte dans cette étude (ZINK *et al.* 2002a, b).

Suivant ELLEGREN *et al.* (1999), ZINK *et al.* (2002a, b) y voient l'indice d'une recolonisation post-glaciaire orientale et récente des territoires allant de la Sibérie à l'Europe du Nord. D'autre part, les différences morphologiques actuelles (surtout plumage et biométrie) entre les deux taxons n'auraient pas pu être atteintes en un laps de temps de 10000 ans comme l'exigerait ce scénario. De plus, il est difficilement explicable que *lilfordi* ne soit pas présent (même à l'état relictuel) entre son habitat actuel et celui de *leucotos* en Europe continentale s'il avait progressé en même temps que le manteau forestier lors du réchauffement climatique post-glaciaire. Enfin, l'argument le plus fort à l'encontre de ce scénario est apporté par les fossiles. Au Pléistocène, aucun spécimen n'a été trouvé en Europe du Nord (Scandinavie, pays Baltes, Pologne). Les gisements avec présence du Pic à

dos blanc atteignent au nord l'Autriche et la Tchéquie, à l'ouest la Savoie, et se concentrent en Italie et en France (TYRBERG 1998; Mourer-Chauviré, *in litt.* J.-L. G.). A l'Holocène, l'espèce apparaît en Hongrie et (de façon incertaine) en Pologne (Mourer-Chauviré, *in litt.* J.-L. G.). Comparativement, les gisements confirmant la présence du Pic épeiche au Pléistocène ont été trouvés en Angleterre, Ukraine, Allemagne, Israël et Hongrie (TYRBERG 1998). En outre, l'expansion du Hêtre lors du post-glaciaire a été relativement lente: il atteint le continent européen entre 6000 et 4000 ans (PHILIPON & CHEDDADI 2005) et l'Angleterre il y a seulement environ 3500 ans (HEWITT 1999). Cette chronologie rend improbable la présence en ces lieux du Pic à dos blanc, très inféodé au Hêtre, avant une éventuelle disparition sous l'influence de la déforestation, selon le scénario proposé par TOMIALOJC (2000a, b).

Scénario 2

Dans ce deuxième scénario, nous faisons une distinction entre l'histoire des taxons *lilfordi* et *leucotos*, respectivement, dont nous supposons que les arrivées sur notre continent ne sont pas synchrones. *Dendrocopos leucotos lilfordi*, forme plus ancienne que *leucotos* (VOOUS 1947; PURROY 1972) serait arrivé entre deux inter-glaciaires au Pléistocène moyen (-730000 à -127000 ans) mais n'aurait peuplé que les montagnes du sud (Pyénées, Apennins, Abruzzes, Balkans et Caucase; plus les Alpes méridionales?) où il aurait survécu *in situ* aux deux épisodes glaciaires suivants et n'aurait pas participé à l'onde de reconquête forestière vers l'Europe continentale. Ainsi, il aurait constitué la seule population de l'Ouest paléarctique pouvant être qualifiée d'autochtone. La présence de l'espèce *Dendrocopos leucotos* comme fossile en Crète (WEESIE 1987; mais à quelle sous-espèce appartenait cette population?) et de la sous-espèce *lilfordi* en Corse jusqu'au milieu du XIX^e siècle (THIBAUT 1983) plaident en faveur d'une présence ancienne. Elle semble devoir être issue d'une régression marine depuis l'Italie ou les Alpes-Maritimes, soit durant l'épisode glaciaire le plus récent, appelé «pont toscan» ou, plus anciennement, l'espèce ayant été trouvée au



P. Navarre

Pic à dos blanc *Dendrocopos leucotos lilfordi* femelle. Notez la striation des flancs, les sous-caudales et le bas-ventre rosés et le relativement long bec. Vallée d'Aspe, juin 2009.

Pléistocène moyen près de Nice et en Sicile (TYRBERG 1998). *Dendrocopos leucotos* n'aurait pénétré en Europe occidentale et en Scandinavie qu'à partir des 10 000 dernières années, en provenance de l'est de l'Asie (Mandchourie selon VOOUS 1947). La zone de contact entre les deux taxons daterait de cette époque et aucune profonde incursion de *leucotos* dans l'habitat de *lilfordi* n'aurait eu lieu.

Les analyses des gisements fossiles cités précédemment sont un argument en faveur du second scénario (voir *supra*). Le temps d'isolement de *lilfordi* dans son habitat actuel depuis le Pléistocène moyen (de -730 000 à -127 000 ans) peut avoir permis à ce taxon l'acquisition des divergences physiques et d'habitat, constatées par rapport à *leucotos*. Le degré de divergence génétique que ces caractères ont atteint reste à définir, car aucune étude moléculaire détaillée prenant en compte les diverses populations de *lilfordi* et de *leucotos* (et les autres sous-espèces asiatiques également!) n'a été effectuée à ce jour. Seul, ce type d'étude pourra valider (ou remettre en cause) le scénario proposé.

En conclusion, *Dendrocopos leucotos lilfordi* ferait partie des « espèces de

montagne » et non des « espèces relictées glaciaires », selon les suggestions de TYRBERG (1991). La Niverolle alpine et l'Accenteur alpin, dont les représentants de leurs genres respectifs sont nombreux dans l'extrême est du Paléarctique pourraient avoir suivi le même schéma de peuplement de l'Europe occidentale, n'ayant jamais occupé les zones septentrionales.

Comment falsifier ou réfuter ces scénarios ?

Pour pouvoir réfuter l'un ou l'autre des deux scénarios proposés précédemment, les données nécessaires devront provenir d'une analyse de séquences de plusieurs molécules d'ADN, prenant en compte, non seulement des échantillons prélevés dans plusieurs des populations ouest-européennes de *Dendrocopos leucotos*, de chacun des taxons *lilfordi* et *leucotos*, mais également du plus grand nombre possible de populations dans les taxons du reste de la répartition de l'espèce, en particulier en Asie centrale (*uralensis*) et orientale (*sinicus*, *fohkiensis*) et, finalement, dans



certaines des populations isolées dans les îles japonaises appartenant à des taxons comme *subcirris*, *stejnegeri*, *namiyei* et *owstoni*. Les degrés de différenciation montrés par une telle analyse moléculaire, devraient (1) pouvoir permettre de distinguer entre populations et/ou taxons qui sont génétiquement séparés (et morphologiquement différents ou non) les uns des autres, et entre populations qui le sont moins ou pas (une fois de plus en comparaison avec la morphologie) et (2) par emploi d'algorithmes appropriés, donner des indications sur le tempo de telles différenciations. Il sera également intéressant d'apprendre si les ressemblances au niveau morphologique, soulignées par Voous (1947), entre populations ou taxons occidentaux comme *leucotos* (d'Europe) et orientaux comme *ussuriensis* (de Mandchourie), sont confirmées par des ressemblances au niveau moléculaire. La confrontation éventuelle de ces données nouvelles avec les suggestions faites dans les scénarios permettra, soit de refuter ces derniers, soit de les accepter.

Les études moléculaires que nous suggérons ci-dessus restent pour l'avenir. Les Picedés ont été un groupe d'oiseaux relativement délaissé par les études moléculaires comparatives jusqu'à ces toutes dernières années (voir cependant WINKLER *et al.* (2005) qui, à propos de l'étude du Pic d'Okinawa, *Saphaeopipo* ou *Dendrocopos noguchii*, soulignent l'originalité des populations de l'extrême sud-ouest de *D. leucotos lilfordi*). ZINK *et al.* (2002a, b), WEBB & MOORE (2005), BENZ *et al.* (2006) et FUCHS *et al.* (2007) ont effectué des analyses génétiques supra-génériques où, au sein de chaque genre de pic, peu d'espèces sont prises en compte.

Note taxonomique et nomenclaturale

Dans l'attente de travaux plus larges, nous notons que plusieurs auteurs, entre autres WINKLER & CHRISTIE (2002), ont suggéré que le taxon *lilfordi* méritait peut-être une position spécifique plutôt que subsppécifique. De même, BRAZIL (1991) a écrit que la population de l'île japonaise d'Amami, le taxon *owstoni*, qui est morphologiquement bien différencié des

autres taxons japonais ou extrême-orientaux de *D. leucotos*, «mérite plus ample étude orientée vers son élévation au rang d'espèce».

Au vu de ces commentaires, nous pouvons proposer d'attribuer le nom de Pic de Lilford à *Dendrocopos leucotos lilfordi*. Cette nomenclature, sans être taxonomique, permettrait de prêter davantage attention à ce taxon à la distribution si morcelée, et en particulier de mettre en évidence son statut, qui nécessite des mesures de conservation.

Nous laissons toutefois ouverte la question du traitement formel du taxon *lilfordi*: sous-espèce, espèce, semi-espèce? Une des pistes de recherche consisterait en l'examen biométrique des spécimens croates et serbes de *leucotos* et *lilfordi*. Cette étude permettrait, sans doute, de déterminer si, dans ces zones de contact ou parapatrie, des différences plus marquées qu'ailleurs favoriseraient une réduction de la compétition interspécifique, et des coûts de reproduction associés, comme cela a été montré pour les Sittelles des rochers *Sitta tephronota* et de Neumayer *S. neumayer* en Iran, où ces deux espèces cohabitent dans une zone relativement étroite (VAURIE 1951; HAFFER 1977; GRANT 1975; BOCK 2004). Certains Pinsons de Darwin *Geospiza* spp., des îles Galapagos, fournissent d'autres exemples de ce phénomène, connu sous le terme de «déplacement des caractères» ou *character displacement* en anglais (GRANT 1975; résumé in BLONDEL 1995).

Conservation du Pic de Lilford

«[Comprendre] la structure génétique de populations en déclin numérique constitue l'une des deux plus importantes questions scientifiques à résoudre pour pouvoir les conserver; l'autre question est celle de déterminer la surface minimale critique des habitats ou écosystèmes [en dessous de laquelle une population n'est plus viable].» (LOVEJOY 1977)

La taille estimée de la population du Pic de Lilford (tabl. 1), comprise entre 3400 et 7110 couples, place ce taxon comme le picidé européen aux effectifs les plus faibles, bien en dessous de ceux du Pic tridactyle (minimum de

350 000 couples), considéré comme SPEC 3 par BIRDLIFE INTERNATIONAL (2004), alors que *D. leucotos* (tous taxons confondus) est dit être « à statut sûr ». Les populations pyrénéennes et italiennes de *lilfordi* (environ 350-400 couples chacune), du fait de leur isolement, et comme dans de vraies îles, sont soumises à des fluctuations stochastiques pouvant amener à une réduction drastique de leur aire de répartition et (ou) de leurs effectifs. Et il est bien évident que des modifications dans le traitement forestier des régions boisées pyrénéennes et italiennes du Pic à dos blanc peuvent apporter des réductions dramatiques de leurs effectifs.

Nous espérons que le présent travail permettra de mieux apprécier ces isolats en France et en Italie, et ainsi d'apporter les arguments biologiques et évolutifs indispensables à la formulation de mesures de protection. Il nous paraît donc urgent d'entreprendre des études moléculaires sur les diverses populations de *lilfordi* et, tout spécialement, les populations isolées des Pyrénées et d'Italie, pour savoir quel est leur degré possible d'*inbreeding*, ou consanguinité, un paramètre clef pour établir les bases scientifiques de la préservation de ces populations relictuelles.

Quelques suggestions pour orienter les recherches futures

« Le progrès scientifique peut être caractérisé par une meilleure compréhension de phénomènes complexes, par l'élimination de contradictions, ..., par la possibilité de faire de meilleures prédictions probabilistes et par l'énoncé de connections causales entre des phénomènes jusqu'alors disjoints. » (MAYR 1982)

Ce que dit Mayr, le grand maître à penser de l'évolution, dans cette citation est applicable aux problèmes particuliers de l'étude de la spéciation. Pour mieux comprendre la formation des espèces, il nous faudra effectivement réaliser les directives de Mayr. Nous aurons progressé dans notre compréhension des phénomènes de spéciation des oiseaux de la Région paléarctique lorsque nous aurons réussi à éliminer les contradictions encore existantes dans nos raisonnements, pourrons faire des prédictions valables, et pourrons établir les corrélations causales correctes. Nous espérons que ce travail pourra inciter les ornithologues

francophones à étudier les phénomènes de spéciation dans la Région paléarctique en général, et ouest-paléarctique en particulier. Morphologie, écologie, comportement et marqueurs moléculaires sont autant d'avenues de recherche, sur le terrain et dans le laboratoire, ou, mieux, les deux en coordination. Les cas de spéciation en cours ne manquent pas, mais leur étude détaillée n'a fait que commencer. Un bon début serait une analyse du Pic épeiche *Dendrocopos major*, et une comparaison entre la spéciation chez *D. major* et chez *D. leucotos*.

Remerciements – J.-L. Grangé adresse ses remerciements à C. Mourer-Chauviré, qui lui a fait part de son avis sur les scénarios proposés et indiqué des pistes bibliographiques, à J. Blondel pour ses remarques et propositions toujours éclairantes et à B. Posse, ainsi qu'à la Rédaction de *Nos Oiseaux*, pour leur aide dans l'élaboration du manuscrit définitif. G. Gorman l'a autorisé à reproduire la figure 4, tirée de son ouvrage sur les Pics d'Europe. U. Bühler l'a très aimablement autorisé à publier des documents photographiques d'oiseaux des Alpes suisses. Il remercie également P. Navarre pour le prêt amical de ses clichés de Pic à dos blanc, réalisés dans les Pyrénées occidentales. Les renseignements sur la répartition et les effectifs du Pic de Lilford proviennent d'échanges de correspondance avec A. Sakoulis (Grèce), B. Taulant (Albanie), A. Sandor et D. Munteanu (Roumanie), D. Ciković et J. Muzinić (Croatie), J. Gregori (Slovénie) qu'il remercie amicalement. Fr. Vuilleumier apprécie l'aide financière de l'American Museum of Natural History (Sanford Fund), qui lui a permis d'observer le Pic à dos blanc en Pologne, en Hongrie et au Japon, et le fait que ce musée, grâce à ses riches collections bibliographiques et de matériel scientifique, lui a permis l'étude de divers *Picidae* au long de sa carrière. Finalement, il se doit de mentionner avec reconnaissance l'aide de ses deux maîtres en ornithologie, Paul Géroutet en Europe et Ernst Mayr en Amérique.

Résumé – Le Pic à dos blanc *Dendrocopos leucotos*: deux scénarios pour expliquer l'histoire de son peuplement dans le sud de l'Europe et analyse des rapports taxonomiques entre les sous-espèces *lilfordi* et *leucotos*. La distribution des deux taxons paléarctiques de Pic à



Tabl. 1 – Effectifs de *Dendrocopos leucotos lilfordi* dans les pays d'Europe et du Caucase.

Pays	Estimation du nbre de couples	Tendances du peuplement	Références
France	300-400	stable	GRANGÉ (2001)
Espagne	78-95	stable	MARTI & DEL MORAL (2003)
Italie	300-385	stable	BERNONI (1994)
Grèce	200-500	stable	A. Sakoulis, <i>in litt.</i> , J.-L. G. 2002
Albanie	200-500	en diminution	B. Taulant, <i>in litt.</i> , J.-L. G. 2002
Turquie	500-900	en diminution	BIRDLIFE INTERNATIONAL (2004)
Croatie	100-500	en diminution	BIRDLIFE INTERNATIONAL (2004)
Serbie	500-1000	stable	BIRDLIFE INTERNATIONAL (2004)
Slovénie	20-30	stable	BIRDLIFE INTERNATIONAL (2004)
Bosnie	1-10	en diminution	GASIĆ (2007)
Macédoine	100-1000	stable	BIRDLIFE INTERNATIONAL (2004)
Bulgarie	1200-1700	stable	BIRDLIFE INTERNATIONAL (2004)
Roumanie	Rare <100	stable	A. Sandor, <i>in litt.</i> , J.-L. G. 2005
Géorgie	Espèce présente	?	
Azerbaïdjan	0-100	stable?	BIRDLIFE INTERNATIONAL (2004)
Russie	Espèce présente?	?	
Total	3400-7110		

dos blanc est remarquable du fait de l'extension de l'aire occupée par la sous-espèce *Dendrocopos leucotos leucotos* (de la Scandinavie au Pacifique, à travers la Sibérie), en regard des isolats de population de *D. leucotos lilfordi* (Balkans, Caucase, Italie et Pyrénées occidentales). Afin de comprendre pourquoi *lilfordi* est uniquement présent dans les montagnes du sud de l'Europe, a) nous examinons l'influence des épisodes glaciaires sur l'avifaune européenne en général et sur diverses sous-espèces de *Dendrocopos leucotos* (10 acceptées à ce jour) en particulier, b) nous donnons les différences biométriques et de plumage entre *leucotos* et *lilfordi* et c) nous discutons de la possible existence d'une zone de contact entre les distributions de *lilfordi* et de *leucotos* au nord des Balkans. Nous proposons deux scénarios pour expliquer l'histoire biogéographique de *D. leucotos* en Europe. Tout se passe comme si les deux taxons avaient suivi des trajectoires historico-géographiques distinctes : *lilfordi* aurait vraisemblablement occupé son aire actuelle depuis l'un des premiers inter-glaciaires, tandis que *leucotos* aurait colonisé le nord du continent à la fin du dernier âge glaciaire. Ces deux taxons peuvent être considérés comme parapatriques. Nous proposons la désignation de Pic de Lilford pour *D. (l.) lilfordi*, un nom susceptible d'attirer l'attention sur son statut relictuel et la formulation de mesures de conservation à son endroit. Nous ne proposons toutefois pas d'élever *lilfordi* au rang d'espèce sans que des études

comparatives plus fouillées, qui incluraient *D. (l.) owstoni* de l'île d'Amami (Japon), soient entreprises.

Zusammenfassung – Zwei mögliche Erklärungen der Verbreitung des Weissrückenspechts *Dendrocopos leucotos* in Südeuropa und Analyse der Verwandtschaftsverhältnisse zwischen den beiden Unterarten *lilfordi* und *leucotos*. Das Verbreitungsgebiet der beiden paläarktischen Unterarten des Weissrückenspechts ist insofern bemerkenswert, als die eine, *Dendrocopos leucotos leucotos*, ein riesiges Areal von Skandinavien über Sibirien bis an den Pazifik besiedelt, die andere, *D. leucotos lilfordi*, aber nur isolierte Vorkommen im Kaukasus, im Balkan, in Italien und in den östlichen Pyrenäen aufweist. Um zu verstehen, wieso *lilfordi* nur in Bergwäldern Südeuropas vorkommt, untersuchten wir den Einfluss der Eiszeiten auf die Ausbreitung der zehn verschiedenen Unterarten des Weissrückenspechts. Wir beschreiben zudem morphometrische sowie Gefiederunterschiede zwischen *leucotos* und *lilfordi* und diskutieren die mögliche Existenz einer Kontaktzone zwischen den Arealen der beiden Unterarten im nördlichen Balkan. Wir schlagen zwei Szenarien vor, die die Verbreitung des Weissrückenspechts in Europa erklären. Während *lilfordi* sein Areal seit einer der frühesten Zwischeneiszeiten besiedelt hat, begann *leucotos* Nordeuropa wahrscheinlich erst

ausgangs der letzten Eiszeit zu besiedeln. Die beiden Taxae wären somit parapatrisch. Wir schlagen vor, *Dendrocopos (leucotos) lilfordi* einen eigenen Namen zu geben, nämlich Lilfordspecht (englisch: Lilford's Woodpecker), damit seinem lokalen Vorkommen und der Notwendigkeit vermehrter Schutzbemühungen Rechnung getragen wird. Wir befürworten jedoch zum jetzigen Zeitpunkt die Anerkennung des Artstatus für *lilfordi* nicht, da vorgängig weiter gehende, vergleichende Studien zu den verschiedenen Formen von *Dendrocops leucotos* notwendig sind, insbesondere auch zu *D. (l.) owstoni* von den japanischen Amami-Inseln. (Übersetzung: A. Aebischer)

Summary – The White-backed Woodpecker

***Dendrocopos leucotos*: two scenarios to explain the history of its distribution in southern Europe, and analysis of the taxonomic relationships between the subspecies *lilfordi* and *leucotos*.** The range of the two Palearctic taxa of White-backed Woodpecker is remarkable, first because of the large size of the geographical area occupied by the subspecies *Dendrocopos leucotos leucotos* (from Scandinavia through Siberia to the Pacific Ocean), and secondly because of the montane continental isolates of *D. leucotos lilfordi* in the Balkans, the

Caucasus, Italy, and the eastern Pyrenees. In order to understand why *lilfordi* is present only in the mountains of southern Europe, (a) we examine the influence of glacial episodes on the European avifauna in general and on various subspecies of *Dendrocopos leucotos* (10 recognized currently) in particular, (b) we describe the morphometric and plumage differences between *leucotos* and *lilfordi*, and (c) we discuss the possible existence of a contact zone between the ranges of *lilfordi* and *leucotos* in the northern Balkans. We suggest two scenarios to explain the biogeographic history of *D. leucotos* in Europe. It seems likely that two taxa had different historico-geographical trajectories: *lilfordi* presumably occupied its present range since one of the earliest interglacials, whereas *leucotos* probably colonized northern Europe at the end of the last glacial episode. These two taxa can be considered to be parapatric. We suggest that *Dendrocopos (leucotos) lilfordi* be called Lilford's Woodpecker, a name that would hopefully call attention to its relictual status and the need for its conservation. However we do not propose that *lilfordi* be granted formal species rank without a more comprehensive and comparative study of *Dendrocopos leucotos*, an analysis that would also include *D. (l.) owstoni* from Amami Island, Japan.

Bibliographie

- AULÉN, G. (1988): Ecology and distribution history of the White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos* in Sweden. Report 14. Department of Wildlife Ecology, Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala.
- AVISE, J. C. & D. WALKER (1998): Pleistocene phylogeographic effects on avian populations and the speciation process. *Proc. R. Soc. Lond. B* 265: 457-463.
- BENZ, B. W., M. B. ROBBINS & A. T. PETERSON (2006): Evolutionary history of woodpeckers and allies (Aves: Picidae): Placing key taxa on the phylogenetic tree. *Mol. Phylogenet. Evol.* 40: 389-399.
- BERNONI, M. (1994): *Il Picchio dorsibianco (Picoides leucotos lilfordi) nel Parco Nazionale d'Abruzzo*. Doc. contributi scientifici alla conoscenza del Parco Nazionale d'Abruzzo, Roma.
- BIRDLIFE INTERNATIONAL (2004): *Birds in Europe: population estimates, trends and conservation status*. Cambridge, UK. Birdlife Conservation Series 12.
- BLONDEL, J. (1985): Historical and ecological evidence on the development of Mediterranean avifaunas. *Acta XVIII Congr. Int. Ornithol.* Vol. I: 373-386.
- BLONDEL, J. (1986): *Biogéographie évolutive*. Masson, Paris.
- BLONDEL, J. (1988): Biogéographie évolutive à différentes échelles: l'histoire des avifaunes méditerranéennes. *Acta XIX Congr. Int. Orn.* Vol. I: 154-188.
- BLONDEL, J. (1995): *Biogéographie, Approche écologique et évolutive*. Masson.
- BLONDEL, J. (2000): Origine, histoire et dynamique de l'avifaune de France. In: DUBOIS, P. J., P. LE MARÉCHAL, G. OLIOSSO & P. YÉSOU: *Inventaire des Oiseaux de France*. Nathan, Paris.
- BLONDEL, J. & C. MOURER-CHAUVIRÉ (1998): Evolution and history of the Western Palearctic avifauna. *Trends in Ecol. and Evol.* 12: 488-492.
- BLUME, D. (1968): *Die Buntspechte (Gattung Dendrocopos)*. Die Neue Brehm Bücherei. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.



- BOCHENSKI, Z. (1985): The development of Western Palearctic avifaunas from fossil evidence. *Acta XVIII Congr. Int. Orn.* Vol. 1: 338-347.
- BOCK, W. J. (2004): Species: the concept, category and taxon. *J. of Zool. Syst. & Evol. Res.* 42: 178-190.
- BRAZIL, M. A. (1991): *The Birds of Japan*. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- BROSSE, J. & S. JACQUEMARD BROSSE (1958): Note sur l'avifaune de la forêt d'Iraty (Basses Pyrénées). *L'Oiseau et la R. F. O.* 28 : 324-331.
- BÜHLER, U. (2001): Brutvorkommen des Weissrückenspechts *Dendrocopos leucotos* in Nordbünden. *Ornithol. Beob.* 98: 1-11.
- BÜHLER, U. (2008): Beobachtungen zur Brutbiologie des Weissrückenspechts *Dendrocopos leucotos* in Nordbünden. *Ornithol. Beob.* 105: 217-230.
- CAIZERGUES, A., L. ELLISON, A. BERNARD-LAURENT, Y. MAGNANI & C. NOVOA (2005): L'organisation spatiale des populations: l'exemple du Tétrás-Lyre et du Lagopède alpin. *Faune sauvage* 265: 22-32.
- CODE INTERNATIONAL DE NOMENCLATURE ZOOLOGIQUE (1999). 4^e édition, International Trust for Zoological Nomenclature, c/o The Natural History Museum, Londres.
- CRAMP, S. ed. (1985): *The Birds of the Western Palearctic. Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. Vol. 4: Terns to Woodpeckers*. Oxford University Press, Oxford.
- DANIS, V. (1937): Capture d'un spécimen mâle de *Dryobates leucotos* (Bechst.) dans les Basses Pyrénées. *L'Oiseau et la R. F. O.* 7: 110-111.
- DEL HOYO, J., A. ELLIOTT & J. SARGATAL Eds. (2002): *Handbook of the Birds of the World. Vol.7. Jacamars to Woodpeckers*. Lynx Edicions, Barcelona.
- DEMENTIEFF, G. (1934): Sur la distribution géographique de *Dryobates leucotos* (Bechstein) au Caucase. *Alauda* 6: 313-315.
- DESJARDINS, F. & S. MERLE (2006): Apparition d'un Pic à dos blanc (*Dendrocopos leucotos leucotos*) dans la Nièvre dans un contexte d'afflux d'espèces forestières au cours de l'hiver 2005-2006. *Nature Nièvre* 14: 1-6.
- DICKINSON, E. C. (ed.) (2003): *The Howard and Moore Complete Checklist of the Birds of the World*. Revised and Enlarged Edition. Christopher Helm, London.
- DUBOIS, P. J., P. LE MARÉCHAL, G. OLIOSO & P. YÉSOU (2008): *Nouvel Inventaire des Oiseaux de France*. Delachaux & Niestlé, Paris.
- DURIEZ, O., J.-M. SACHET, E. MENONI, N. PIDANCIER, C. MIQUEL & P. TABERLET (2007): Phylogeography of the capercaillie in Eurasia: what is the conservation status in the Pyrenees and Cantabrian Mounts? *Conserv. Genet.* 8: 513-526.
- ELLEGREN, H., A. CARLSON & I. STENBERG (1999): Genetic structure and variability of White-Backed Woodpecker (*Dendrocopos leucotos*) populations in Northern Europe. *Hereditas* 130: 291-299.
- ENGLER, A. (1924): Übersicht über die Florenreiche und Florengebiete der Erde. In: ENGLER, A. & E. GILGLE: *Syllabus der Pflanzenfamilien*. 9^e-10^e editions, Berlin.
- ETCHÉCOPAR, R. D. & F. HÜE (1964): *Les Oiseaux du Nord de l'Afrique, de la Mer Rouge aux Canaries*. Editions N. Boubée & Cie, Paris.
- FERNÁNDEZ, A. & C. ALVAREZ (2005): La vida secreta del Gorrion alpino, un habitante de la alta montaña cantábrica. *Quercus* 234: 11-18.
- FRUGIS, S., G. MALAGUZZI, G. VICINI & P. CRISTINA (1988): *Guida ai Picchi del Mondo*. Museo Regionale di Scienze Naturali, Turin.
- FUCHS, J., J. I. OHLSON, P. G. P. ERICSON & E. PASQUET (2007): Synchronous intercontinental splits between assemblages of woodpeckers suggested by molecular data. *Zool. Scripta* 36: 11-25.
- GASIĆ, B. (2007): The breeding of White-Backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos* on Mount Lisina near Mrkonjić-Grad (Bosnia and Herzegovina). *Acrocephalus* 28: 32-34.
- GEBAUER A. & M. KAISER (1994): Biologie und Verhalten zentralasiatischer Schneefinken (*Montifringilla*) und Erdsperlinge (*Pyrgilauda*). *J. Ornithol.* 135: 55-71.
- GÉROUDET, P. (1998): *Les Passereaux d'Europe. Tome 1. Des Coucous aux Merles*. Edition mise à jour par Michel Cuisin. Delachaux & Niestlé, Lausanne et Paris.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. & K.H. BAUER (1980): *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Band 9: *Columbiformes, Piciformes*. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
- GOOD, R. (1974): *The Geography of Flowering Plants*. 3^e édition. Londres.

- GORMAN, G. (2004): *Woodpeckers of Europe: A Study of the European Picidae*. Bruce Coleman.
- GRANGÉ, J.-L. (1991a): Le Pic à dos blanc pyrénéen (*Dendrocopos leucotos lilfordi*) met-il des aliments en réserve ? *Nos Oiseaux* 41 : 115
- GRANGÉ, J.-L. (1991b): Sur le dimorphisme sexuel dans la recherche de nourriture chez le Pic à dos blanc pyrénéen (*Dendrocopos leucotos lilfordi*). *Nos Oiseaux* 41 : 185-194.
- GRANGÉ, J.-L. (1993): Données préliminaires sur la biologie de reproduction du Pic à dos blanc pyrénéen (*Dendrocopos leucotos lilfordi*) en Béarn. *Nos Oiseaux* 42 : 17-28.
- GRANGÉ, J.-L. (2001): Le Pic à dos blanc *Dendrocopos leucotos lilfordi* dans les Pyrénées françaises. *Ornithos* 8 : 8-17.
- GRANGÉ, J.-L. (in press): Caractéristiques des arbres de nid chez le Pic à dos blanc *Dendrocopos leucotos lilfordi* dans les Pyrénées occidentales françaises. *Le Casseur d'Os* 9.
- GRANGÉ, J.-L., J.-C. AURIA, C. ANDRÉ & P. NAVARRE (2002): Biologie de reproduction du Pic à dos blanc *Dendrocopos leucotos lilfordi* dans les Pyrénées occidentales (France). *Nos Oiseaux* 49 : 199-212.
- GRANT, P. R. (1975): The classical case of character displacement. *Evol. Biol.* 8 : 237-337.
- HAFFER, J. (1977): Secondary contact zones of birds in northern Iran. *Bonn. Zool. Monogr.* 10 : 64.
- HAFFER, J. (1989): Parapatrische Vogelarten der paläarktischen Fauna. *J. Ornithol.* 130 : 475-512.
- HARRISON, C. (1982): *An Atlas of the Birds of the Western Palearctic*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- HARTERT, E. (1912): *Die Vögel der paläarktischen Fauna II*. Berlin.
- HEWITT, G. M. (1999): Post-glacial re-colonization of European biota. *Biol. J. Linn. Soc. Londres* 68 : 87-112.
- HOGSTAD, O. (1978): Sexual dimorphism in relation to winter foraging and territorial behaviour of the Three-toed Woodpecker *Picoides tridactylus* and three *Dendrocopos* species. *Ibis* 120 : 198-203.
- HOGSTAD, O. & I. STENBERG (1997): Breeding success, nestling diet and parental care in the White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos*. *J. Ornithol.* 138 : 25-38.
- HUNTLEY, B. (1988): European post-glacial vegetation history: a new perspective. *Acta XIX Congr. Int. Orn.* Vol. I : 1061-1077.
- HUNTLEY, B. & H. J. B. BIRKS (1983): *An Atlas of Past and Present Pollen Maps for Europe: 0-13 000 Years Ago*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK.
- JANOSSY, D. (1981): Plio-Pleistocene bird remains from the Carpathian Basin. VI. Systematical and geographical catalogue. *Aquila* 87 : 9-22.
- KLICKA, J. & R. M. ZINK (1997): The importance of recent ice ages in speciation: A failed paradigm. *Science* 277 : 1666-1669.
- KLICKA, J. & R. M. ZINK (1999): Pleistocene effects on North American songbird evolution. *Proc. R. Soc. Lond. B* 266 : 695-700.
- KOLH, I. & A. STOLLMANN (1968): Die systematische Lage des Weissrückenspechtes (*Dendrocopos leucotos* Bechstein) in der Karpaten. *Aquila* 75 : 207-214.
- LAYBOURNE, R. C., D. W. DEEDRICK & F. M. HUEBER (1994): Feather in amber is earliest New World fossil of Picidae. *Wilson Bull.* 106 : 18-25.
- LEGENDRE, M. (1929): Notes sur les Pics rares ou peu connus de la faune française. *L'Oiseau & la R. F. O.* 10 : 453-459.
- LLORENTE, L., J. C. ASCASO & G. CHELIZ (2005): Historia de un descubrimiento reciente. *Quercus* 237 : 14-15.
- LOCHE, V. (1852): Observations ornithologiques faites en 1851 dans les Pyrénées. *Actes Soc. Linn. Bordeaux* 18 : 80-90.
- LOVEJOY, T. E. (1977): Genetic aspects of dwindling populations. In: TEMPLE, S. A. (ed.): *Endangered Birds: Management Techniques for Preserving Threatened Species*. Univ. Wisconsin Press, Madison.
- MARTI, R. & J. C. DEL MORAL (eds.) (2003): *Atlas de las Aves Reproductoras de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Sociedad Española de Ornitología, Madrid.
- MATVEJEV, S. D. (1985): Semispecies in the avian fauna of the Balkan peninsula. *Acta XVIII Congr. Int. Orn.* : 1281-1282.
- MAUMARY, L., L. VALLOTTON & P. KNAUS (2007): *Les oiseaux de Suisse*. Station ornithologique suisse, Sempach et Nos Oiseaux, Montmollin.
- MAYAUD, N. (1959): Notes d'ornithologie française. *Alauda* 27 : 223-224.
- MAYR, E. (1942): *Systematics and the Origin of Species from the Viewpoint of a Zoologist*. Columbia Univ. Press, New York.
- MAYR, E. (1963): *Animal Species and Evolution*. Belknap Press, Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- MAYR, E. (1982): *The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution, and Inheritance*. Belknap Press, Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts.
- MAYR, G. (2001): The earliest fossil record of a modern-type piciform bird from the late Oligocene of Germany. *J. Ornithol.* 142 : 2-6.



- MOLTONI, E. (1959) : Il Picchio dalmatino o Picchio a dorso bianco di Lilford *Dendrocopos leucotos lilfordi* (Sharpe et Dresser) – nidifica nel Parco Nazionale degli Abruzzi. *Riv. Scienze Naturali Natura* 50: 77-79.
- MOREAU, R. E. (1954) : The main vicissitudes of the European avifauna since the Pliocene. *Ibis* 96: 411-431.
- MOURER-CHAUVIRÉ, C. (1972) : Les oiseaux du Würmien II de la grotte de l'Hortus. *Etudes Quatern.* 1: 271-288.
- MOURER-CHAUVIRÉ, C. (1979) : Les oiseaux de la fin des temps glaciaires en France. La disparition des espèces froides. In : SONNEVILLE-BORDES, D.: *La fin des temps glaciaires en Europe*. Colloques Internationaux CNRS 271: 105-111.
- MOURER-CHAUVIRÉ, C. (1980) : La faune d'oiseaux du Pléistocène en Europe occidentale. In : CHALINE, J.: Problèmes de stratigraphie quaternaire en France et dans les pays limitrophes. *Suppl. Bull. Assoc. fr. Et. Quat. NS* 1: 353-358.
- NEWTON, I. (2003) : *The speciation and biogeography of birds*. Academic Press, London.
- OLSON, S. L. (1985) : The fossil record of birds. In : FARNER, D. S., J. R. KING & K. C. PARKES eds: *Avian Biology*, Vol. 8. Academic Press, Orlando, Floride.
- PETERS, J. L. (1948) : *Check-list of Birds of the World*. Volume VI. Harvard Univ. Press, Cambridge, USA.
- PHILIPON, P. & R. CHEDDADI (2005) : Des forêts venues du froid. *La Recherche* 385: 44-47.
- POPPER, K. R. (1972) : *The Logic of Scientific Discovery*. Sixième impression, révisée. Hutchinson, Londres.
- PURROY, F. J. (1972) : El Pico dorsiblanco (*Dendrocopos leucotos*) del Pirineo. *Ardeola* 16: 145-158.
- RODRIGUEZ-MUÑOZ, R., P. M. MIROL, G. SEGELBACHER, A. FERNÁNDEZ & T. TREGENZA (2007) : Genetic differentiation of an endangered capercaillie (*Tetrao urogallus*) population at the southern edge of the species range. *Conserv. Genet.* 8: 659-670.
- SCHMITHÜSEN, J. (1961) : *Allgemeine Vegetationsgeographie*. Berlin.
- SCHOUW, J. F. (1823) : *Grundzüge einer allgemeinen Pflanzengeographie*. Berlin.
- SHARPE, R. B. & H. E. DRESSER (1871) : On two undescribed species of European birds. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 8: 436-437.
- SHORT, L. L. (1982) : *Woodpeckers of the World*. Delaware Museum of Natural History, Greenville, Delaware.
- SIMPSON, G. G. (1953) : *The Major Features of Evolution*. Columbia Univ. Press, New York.
- SONDAAR, P. Y. (1971) : Palaeozoogeography of the Pleistocene mammals from the Aegean. In : STRID, A. (Ed.): *Evolution in the Aegean*. *Opera Botanica* 30: 65-70.
- SONDAAR, P. Y. & G. J. BOEKSCHOTEN (1967) : Quaternary mammals in the south Aegean island arc. *Proc. Koninkl. Nederland. Akad. Wetensch. Ser. B* 70 (5): 556-576.
- TABERLET, P., L. FUMAGALLI, A. G. WUST SAUCY & J.-F. COSSONS (1998) : Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Mol. Ecol.* 7: 453-464.
- TAKHTAJAN, A. (1986) : *Floristic Regions of the World*. Univ. Calif. Press, Berkeley.
- THIBAULT, J.-C. (1983) : *Les Oiseaux de la Corse: histoire et répartition aux XIX^e et XX^e siècles*. Parc Naturel Régional de Corse, Ajaccio. De Gerfau Impression, Paris.
- THIBAULT DE MAISIÈRES, C. (1940) : Observations sur les picidés du Mont Bükk (Nord de la Hongrie). Suivi d'un tableau destiné à permettre de distinguer les uns des autres, à l'ouïe, un certain nombre de Picidés. *Alauda* 12: 17-65.
- TOMIALOJC, L. (2000a) : An east-west gradient in the breeding distribution and species richness of the European woodland avifauna. *Acta Ornithol.* 35: 3-17.
- TOMIALOJC, L. (2000b) : Did White-backed Woodpeckers ever breed in Britain? *Brit. Birds* 93: 453-456.
- TYRBERG, T. (1991) : Arctic, montane and steppe birds as glacial relicts in the west Palaearctic. *Ornithol. Verh.* 25: 29-49.
- TYRBERG, T. (1998) : *Pleistocene Birds of the Palearctic: A Catalogue*. Nuttall Ornithol. Club, No. 27. Cambridge, Massachusetts.
- VAURIE, C. (1951) : Adaptive differences between two sympatric species of nuthatches (*Sitta*). *Proc. X Int. Orn. Congr.* : 163-166.
- VAURIE, C. (1959) : Systematic notes on Palearctic birds. No. 35. *Picidae: The Genus Dendrocopos* (Part 1). *American Mus. Nov.* No 1946: 1-29.
- VAURIE, C. (1965) : *The Birds of the Palearctic Fauna: Non-passeriformes*. H. F. & G. Witherby, Londres.
- VOOUS, K. H. (1947) : On the history of the genus *Dendrocopos*. *Limosa* 20: 1-142.
- VOOUS, K. H. (1960) : *Atlas of European Birds*. Nelson, Edinburgh.
- VUILLEUMIER, F. (1967) : Phyletic evolution in modern birds of the Patagonian forests. *Nature* 215: 247-248.
- VUILLEUMIER, F. (1980) : Reconstructing the course of speciation. *Actis XVII Congr. Int. Orn.*, Vol. II: 1296-1301.
- WEBB, D. M. & W. S. MOORE (2005) : A phylogenetic analysis of woodpeckers and their allies using 12S, cyt b and COI nucleotide sequences (Class Aves; Order Piciformes). *Mol. Phylogenet. Evol.* 15: 1647-1657.

- WEESIE, D. M. (1982) : A Pleistocene endemic island form within the genus *Athene* : *Athene cretensis* n. sp. (Aves, Strigiformes) from Crete. *Proc. Konigl. Nederl. Akad. Wetenschap. B*, 85 : 323-336.
- WEESIE, D. M. (1987) : Preliminary report on the Pleistocene birds from Crete. In : MOURER-CHAUVIRE, C. (ed.) : *L'Evolution des oiseaux d'après le témoignage des fossiles*. Table Ronde Internationale du CNRS. Docum. Lab. Géol. Lyon 99 : 197-200.
- WINKLER, H., & D. A. CHRISTIE (2002) : *Family Picidae*. In : DEL HOYO, J., A. ELLIOTT & J. SARGATAL eds. (2002) : *Handbook of the Birds of the World. Vol. 7. Jacamars to Woodpeckers*. Lynx Edicions, Barcelona.
- WINKLER, H., D. A. CHRISTIE & D. NURNEY (1995) : *Woodpeckers. A Guide to the Woodpeckers, Piculets and Wrynecks of the World*. Pica Press, Sussex.
- WINKLER, H., N. KOTAKA, A. GAMAUF, F. NITTINGER & E. HARING (2005) : On the phylogenetic position of the Okinawa Woodpecker (*Sapheopipo noguchii*). *J. Ornithol.* 146 : 103-110.
- WINKLER, R. (1999) : *Avifaune de Suisse*. Nos Oiseaux, suppl. 3.
- ZINK, R. M., S. V. DROVETSKI & S. ROHWER (2002a) : Phylogeographic patterns in the Great Spotted Woodpecker *Dendrocopos major* across Eurasia. *J. Avian Biol.* 33 : 175-178.
- ZINK, R. M., S. ROHWER, S. DROVETSKI, R. C. BLACKWELL-RAGO & S. L. FARRELL (2002b) : Holarctic phylogeography and species limits of Three-toed Woodpeckers. *Condor* 104 : 167-170.
- ZINK, R. M., J. KLICKA & B. R. BARBER (2004) : The tempo of avian diversification during the Quaternary. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 359 : 215-220.

Glossaire de termes techniques

Allopatric. Se dit de deux ou plusieurs populations, sous-espèces ou espèces, qui ont des distributions géographiques séparées par un hiatus.

Espèce. Se dit d'une série de populations reliées entre elles par des liens génétiques, mais séparées d'autres populations par une barrière à la reproduction.

Espèce type. En nomenclature zoologique, « Le type porte-nom d'un genre ou sous-genre nominal est une espèce nominale appelée "espèce-type" ». (CODE INT. NOMENCL. ZOOL. (1999), p. 238).

Glaciaire. La période climatiquement froide pendant laquelle une ou des calottes glaciaires ou des glaciers de montagne ont recouvert une partie du globe qui en était précédemment dépourvue.

Glaciation. Le processus pendant une période climatiquement froide, au cours de laquelle les glaciers, soit calotte glaciaire soit glaciers de montagne, recouvrent des régions du globe auparavant dépourvues de glaces.

Inter-glaciaire. La période, climatiquement douce, pendant laquelle les glaciers, soit calotte glaciaire soit glaciers de montagne, fondent et sont en régression, qui peut aller à leur complète disparition, et qui reparaitront après la retour d'une période froide. Période douce entre deux périodes glaciaires froides.

Holarctique. La région biogéographique comprenant l'ensemble de la partie nord, tempérée, boréale et arctique du globe, qui inclut les régions Paléarctique (Vieux Monde) et Néarctique (Nouveau Monde).

Localité type. En taxonomie, le nom de la localité d'où provient l'exemplaire type (voir **Type**), à partir de laquelle un nouveau taxon est formellement décrit.

Néontologiste. Zoologiste qui étudie les espèces vivantes (ou du Récent), par opposition à paléontologiste.

Ouest paléarctique. La partie de la région Paléarctique qui va de la Scandinavie et des îles Britanniques au nord et du nord-ouest de l'Afrique au sud (y compris les Açores, Madère et les Canaries), à l'est jusqu'à l'Oural au nord et la mer Egée au sud; certains auteurs y incluent la Turquie, d'autres non.

Paléarctique. La région biogéographique allant de l'ouest de l'Europe et du nord-ouest de l'Afrique, à l'est jusqu'en Sibérie, Corée, Chine et Japon, au nord du tropique du Cancer.

Palynologie. L'étude du pollen des plantes.

Paléo-palynologie. L'étude du pollen fossile des plantes.

Parapatric. Se dit de deux ou plusieurs populations, sous-espèces ou espèces dont la distribution géographique est en contact mais ne se chevauchent pas.

Permafrost. Se dit de la partie profonde d'un sol qui est gelée en permanence.

Post-glaciaire. La période, climatiquement douce, qui suit une période glaciaire.

Refuge. Ou encore *refugium*. Se dit d'une région géographique et écologique dans laquelle une population d'un taxon donné a pu survivre une période géologique climatiquement et écologiquement catastrophiques pour ce taxon dans une autre partie de son aire de distribution.

Semi-espèce. En taxonomie ou en systématique, un terme qui dénote une catégorie, sans nomenclature scientifique formelle, dans laquelle plusieurs taxons (qui sont, eux, nommés comme sous-espèces ou espèces dans la nomenclature linnéenne scienti-

fique) sont différenciés à un point tel qu'ils ne sont probablement pas encore des espèces.

Spéciation. Le phénomène, ou processus, évolutif, spatio-temporel, pendant lequel se développent une ou plusieurs nouvelles espèces à partir d'une espèce souche (espèce mère).

Spéciation allopatrique. Appelée aussi spéciation géographique. La formation spatio-temporelle de deux ou plusieurs espèces à partir d'une espèce souche (espèce mère) due, à l'origine, à une ou plusieurs séparation(s) en isolats géographiques(s).

Spéciation phylétique. La formation d'une espèce nouvelle à partir d'une espèce souche, en succession temporelle et sans isolement géographique.

Spéciation sympatrique. Appelée aussi spéciation instantanée. La formation d'une ou de plusieurs espèces nouvelles à partir d'une espèce souche, sans composante temporelle ni spatiale. En botanique, la spéciation sympatrique est fréquemment observée dans des cas de polyploïdie.

Sous-espèce. En taxonomie et en systématique, le taxon reconnu par une nomenclature scientifique trinominale, qui est inférieur hiérarchiquement à l'espèce. Contrairement à l'espèce, la sous-espèce est une catégorie entièrement artificielle, qui dépend de critères purement subjectifs.

Superespèce. Terme créé par Ernst Mayr en 1941 pour remplacer le vocable allemand *Artenkreis*, de Bernhard Rensch. Une superespèce inclut, sans nomenclature scientifique linnéenne formelle, deux ou plusieurs espèces à distribution allopatrique, et dont la différenciation suggère que le processus de spéciation est en cours.

Sympatrique. L'opposé d'allopatrique, terme dénotant la superposition des aires de distribution de deux ou plusieurs taxons, espèces (mais pas sous-espèces, semi-espèces ou superespèces) ou genres.

Systématique. La science qui détermine comment organiser les unités taxonomiques (taxons) dans un système de classification qui puisse refléter l'évolution des dits taxons.

Taxon. Le terme donné à une unité taxonomique ou systématique dans la hiérarchie linnéenne, qui peut être une sous-espèce, une espèce, un genre, une famille ou un ordre.

Taxonomie. La science qui s'occupe de nommer et d'arranger les taxons (voir *supra*) dans une hiérarchie linnéenne.

Type. En taxonomie, chaque nouveau taxon, y compris l'espèce et la sous-espèce, doivent avoir comme

représentant un exemplaire, appelé le type (ou paratype s'il s'agit d'une série plutôt que d'un seul individu), qui doit être ainsi étiqueté et désigné dans la publication le décrivant, et qui doit être déposé dans un musée. Voir CODE INT. NOMENCL. ZOOL. (1999), pp. 257-258.

Définitions des termes géologiques

Cénozoïque. L'Ere géologique qui suit l'Ere Mésozoïque, de -66 millions d'années jusqu'au Présent, et qui inclut les périodes Tertiaire et Quaternaire.

Eocène. La deuxième époque de l'Ere Tertiaire (de -58 à -37 millions d'années).

Epoque. Une division d'une période géologique donnée ; le Pléistocène est une époque de la Période Quaternaire.

Ere. Une division des temps géologiques, composée de périodes. La hiérarchie est donc, de haut en bas : Ere (par exemple le Cénozoïque), qui comprend une ou plusieurs Périodes (comme le Quaternaire), qui, à leur tour, sont composées d'Epoques (comme le Pléistocène).

Holocène. La plus récente époque de la Période Quaternaire, soit les dernières 10 000 années de l'histoire géologique du globe.

Miocène. La quatrième époque de l'Ere Tertiaire (-24 à -5 millions d'années).

Oligocène. La troisième époque de l'Ere Tertiaire (-37 à -24 millions d'années).

Paléocène. La première époque de l'Ere Tertiaire, précédant l'Eocène (-66 à -38 millions d'années).

Période. Une division géologique, par exemple la Période Quaternaire.

Pléistocène. Les deux derniers millions d'années de l'histoire géologique du globe (de -2 millions à -10 000 ans).

Pliocène. La cinquième époque de l'Ere Tertiaire (de -5 à -2 millions d'années).

Quaternaire. La plus récente période géologique de l'Ere Cénozoïque, de -2 millions à l'actuel ; inclut l'époque Pléistocène et l'époque Holocène.

Tertiaire. La période géologique, entre -66 et -2 millions d'années, qui comprend les 5 époques suivantes, à commencer par la plus ancienne, en millions d'années (MA) : (1) Paléocène (-66 à -58 MA), (2) Eocène (-58 à -37 MA), (3) Oligocène (-37 à -24 MA), (4) Miocène (-24 à -5 MA), et (5) Pliocène (-5 à -2 MA).

Ann. 1 – Longueurs alaires et du bec (en mm) et poids (en g) des sous-espèces *leucotos* et *liffordi* du Pic à dos blanc *Dendrocopos leucotos*, d'après données bibliographiques.

	Mâle		Femelle		Références
	moyenne	min./max.	moyenne	min./max.	
Ailes <i>leucotos</i>					
Europe centrale	148	144-152	146	144-149	CRAMP (1985)
Europe centrale	146	143-149	144	140-150	GLUTZ & BAUER (1980)
Scandinavie	146		144		HOGSTAD (1978)
Scandinavie/pays Baltes	145	137-150	144	138-150	KOHL & STOLLMANN (1968)
Suède	148		147		AULÉN (1988)
Carpatés/Nord Ex-Yougoslavie	144	139-149	141	134-146	KOHL & STOLLMANN (1968)
Europe de l'Est, Pologne	144	135-150	143	139-146	KOHL & STOLLMANN (1968)
Alpes bavaroises	142	140-144	141		In VOOUS (1947)
Europe	145,4	139-151	143/146		In VOOUS (1947)
Ailes <i>liffordi</i>					
Ex-Yougoslavie	143	141-147	142	140-147	KOHL & STOLLMANN (1968)
Pyrénées espagnoles	150		148		PURROY (1972)
Corse	144		143		VOOUS (1947)
Italie	143		145	142-146	In BERNONI (1994)
Turquie (Muséum de Milan)			141		In BERNONI (1994)
Grèce (Muséum de Rome)	139		140		In BERNONI (1994)
Bulgarie, Grèce, Turquie	149	144-152	147	144-149	In CRAMP (1985)
Pyrénées françaises	145				DANIS (1937)
Balkans	143,5	141-147	142,3	140-147	KOHL & STOLLMANN (1968)
Becs <i>leucotos</i>					
Suède	35,4		34,4		AULÉN (1988)
Scandinavie	39,2	38-41	36,7	35-39	In CRAMP (1985)
Europe centrale	37,2	35-39	35	34-37	GLUTZ & BAUER (1980)
Alpes bavaroises	38	34-41	37		In VOOUS (1947)
Europe	36,2	34-38	35		In VOOUS (1947)
Becs <i>liffordi</i>					
Pyrénées espagnoles	37,1		32,3		PURROY (1972)
Italie	42,5		36,3	35,5-37	In BERNONI (1994)
Turquie (Muséum de Milan)	35,4		35		In BERNONI (1994)
Grèce (Muséum de Rome)	39		35		In BERNONI (1994)
Pyrénées françaises	37,5				DANIS (1937)
Origine inconnue	42,2	41-43	37,3	35-40	In CRAMP (1985)
Poids <i>leucotos</i>					
Ex-URSS		105-112	105/106		In CRAMP (1985)
Roumanie	100				In CRAMP (1985)
Autriche			99		GLUTZ & BAUER (1980)
Poids <i>liffordi</i>					
Pyrénées espagnoles	115				PURROY (1972)
Turquie	120				In CRAMP (1985)

Jean-Louis GRANGÉ, 17 bis rue du stade, FR-64800 Bénéjacq; courriel : grange.jean-louis@wanadoo.fr
 François VUILLEUMIER, Department of Ornithology, American Museum of Natural History, Central Park West,
 79th Street, New York, NY 10024-5192, USA; courriel : fvuilleumier@yahoo.com

