

Alauda

Revue
internationale
d'Ornithologie
Volume 87 (4) 2019



■ BUTOR ÉTOILÉ :
Population atypique

■ PIE-GRIÈCHE GRISE :
Comportements, Lardoirs

■ PICIDÉS : Caractéristiques
des arbres de nid

■ GRANDS RAPACES DU PAYS
BASQUE : situation actuelle

■ NOTION DE DÉRANGEMENT :
Gestion des oiseaux d'eau

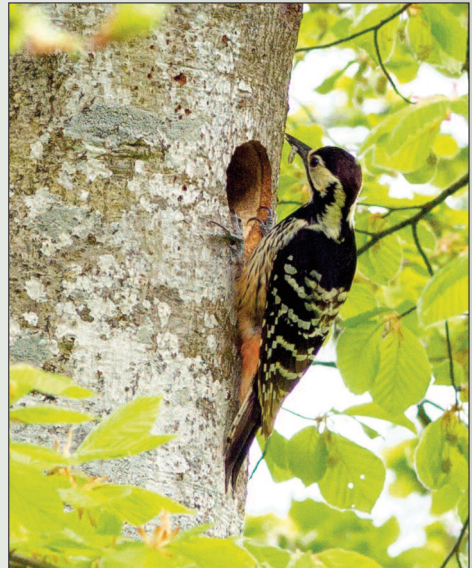
■ MIGRATION DES OISEAUX DE MER
(DAKAR) : Synthèse des connaissances



CARACTÉRISTIQUES DES ARBRES DE NID DE LA GUILDE DES PICIDÉS DES PYRÉNÉES OCCIDENTALES ET DES LANDES

Jean-Louis GRANGÉ⁽¹⁾ & Jean-Marc FOURCADE⁽²⁾

Features of nest-trees of the woodpecker guild in Southwestern France (western Pyrenees and Landes). The woodpecker guild of the study area comprises 6 species (*Dryocopus martius*, *Picus viridis/sharpei*, *Dendrocopos leucotos lilfordi*, *Dendrocopos major*, *Leiopicus medius* and *Dryobates minor*) of which 5 are sympatric. Providing holes for secondary cavity breeding animals (birds, mammals, arthropods), we analyse 1169 nest records and propose to define the quantitative (nest-tree and cavity height, cavity diameter, ratio cavity height/tree height) and qualitative (cavity orientation, cavity location) parameters of the nest-trees. We define the niche dimension in order to assess how the guild is organized. We found a large overlap of some parameters in several species. Discriminant analysis, however, isolates the Black Woodpecker (cavity diameter and nest-tree height) and the Lilford Woodpecker (cavity height). These results compared to similar studies lead us to take into account all the dimensions of the woodpecker niche (structure and size of the species,



specialists vs. generalists, diet, densities, a.s.o.) to explain the coexistence of 5 to 6 woodpecker species in the same area.

Mots-clés : Picidés, Pyrénées occidentales et Landes, Arbres de nid, Dimension de niche-chevauchement.

Keywords: Woodpeckers, Western Pyrenees and Landes departement, Nest-trees, Niche-overlap.

⁽¹⁾ 17 bis rue du stade, 64800 Bénéjacq (lilfordi64@orange.fr). ⁽²⁾ 4 le Fougeray, 35680 Moulins.

Les Picidés constituent une famille d'oiseaux spécialisée dans l'exploitation des arbres, qu'ils soient sains, dépourvus ou morts, à titre de ressource trophique et de génotype. De plus, ils sont uniques (avec les *Capitonidés* et quelques autres espèces de divers ordres) dans leur habitude de creuser des loges pour y construire leur nid et s'y abriter tout au long du cycle annuel.

Ce faisant, ils procurent des sites de reproduction et de repos pour de très nombreux organismes forestiers, cavicoles secondaires : par exemple, 78 espèces d'oiseaux dépendent de telles loges fournies par 16 espèces de Picidés au Costa Rica (SANDOVAL & BARRANTES, 2009) ainsi que 29 espèces aviennes, 4 Chiroptères, 16 autres espèces de mammifères et de nombreux invertébrés en

PHOTO. 1.— Pic de Lilford *Dendrocopos leucotos lilfordi* femelle à l'entrée de sa cavité de reproduction dans un hêtre, Pays-Basque (S. HOMMEAU). *Dendrocopos leucotos lilfordi* female at the entrance of its breeding cavity in a beech, Basque Country.



Roumanie (RADU, 2005). Il a été mis en évidence une corrélation entre le nombre d'excavateurs (Picidés principalement) et d'utilisateurs secondaires (SANDOVAL & BARRANTES, 2009) ainsi qu'une forte dépendance du nombre de nicheurs cavicoles en regard de l'offre en cavités disponibles (en nombre et en qualité) (NEWTON, 1994; SANCHEZ *et al.*, 2007). Ce rôle est moins important dans les forêts primaires où les cavités naturelles sont encore nombreuses et les nids de Picidés majoritairement creusés dans des arbres morts ou déperissants (CARLSON *et al.*, 1998; WESOŁOWSKI, 2007; WESOŁOWSKI & MARTIN, 2018).

Cette inféodation aux arbres d'une classe entière du règne animal et son rôle de pourvoyeur pour de nombreux autres organismes nous ont incités à étudier en profondeur cette dimension de la niche écologique des Picidés dans les Pyrénées occidentales et le sud des Landes (Bassin de l'Adour, France), constituée de 6 espèces⁽¹⁾. L'importance des divers paramètres de l'arbre de nid a été soulignée par plusieurs travaux comparatifs, portant sur la guildes complète des Picidés, surtout scandinaves et polonais (WESOŁOWSKI & TOMIAŁOJCZ, 1986; WESOŁOWSKI, 1989; HÄGVAR *et al.*, 1990; ANGELSTAM & MIKUSINSKI, 1994; STENBERG, 1996; KOSONSKI & KEMPA, 2007) ou nord-américains (MC LAREN, 1962; ADKINS *et al.*, 2002; MARTIN *et al.*, 2004) mais aussi sur un nombre moindre d'espèces partageant le même biotope, parfois sans but comparatif (AULEN, 1988; GLUE & BOSWELL, 1994; FAUVEL, 2007; PASINELLI, 2007; MULLER, 2007; KOSINSKI & KSIT, 2007; CAMPRODON *et al.*, 2007; CAMPRODON *et al.*, 2008). Ces études ont permis de définir des « constantes » pour diverses espèces et les modalités de partage de l'espace interspécifique concernant les arbres de nid (importance du chevauchement de niche en particulier, mécanismes permettant d'éviter une trop forte concurrence). Un corpus d'hypothèses a vu le jour afin d'expliquer la problématique de ces habitudes cavicoles chez les Picidés,

faisant appel à des comportements anti-prédation ou anti-parasitisme et à des raisons sanitaires (SHORT, 1979; KILHAM, 1979; IVANCHEV, 1997; WIEBE, 2001; WESOŁOWSKI *et al.*, 2002; WIEBE *et al.*, 2007; STORY, 2007; PACLIK, MISIK & WEIDINGER, 2009).

Les résultats de ces diverses études sont peu concordants dans leurs conclusions: certains montrent un fort recouvrement de cette dimension de la niche, d'autres relèvent de nettes différences concernant certains des paramètres de cette niche, en particulier le diamètre à la cavité et la hauteur de celle-ci. Aussi, disposant d'un corpus de données important concernant les arbres de nid des 6 espèces de Picidés de notre région (N = 1 169) et les travaux portant sur ce thème étant inexistant pour les Pyrénées françaises et très rares dans notre pays, nous analysons les principaux paramètres descriptifs des arbres de nids et des cavités (essence, emplacement cavité en regard hauteur et diamètre, état sanitaire...) de cette guildes habitant les Pyrénées occidentales et le sud des Landes. Il s'agit de déterminer si les constantes observées ailleurs en Europe concernant ces mêmes espèces sont valables dans notre région, tout en analysant aussi les résultats obtenus sur d'autres guildes dans des milieux fort différents.

Ce travail se place également dans une optique comparative et a pour but de mettre en exergue l'importance d'une connaissance fine du génotype des Picidés et d'éclaircir les rapports entre espèces affines dans leur choix des arbres de nid. Il fait suite à des publications monospécifiques traitant de ce thème et concernant les Pics de Lilford *Dendrocopos leucotos lilfordi* (GRANGÉ, 2009; 2015) et noir *Dryocopus martius* (GRANGÉ *et al.*, 2010).

ZONE D'ÉTUDE, MÉTHODE

Nous avons retenu l'ensemble du Bassin de l'Adour comme cadre de l'étude, soit les départements des Landes, Pyrénées-Atlantiques et Hautes-Pyrénées. Plus de 90 % des données proviennent de ces deux derniers départements. L'ensemble des espèces de Picidés présentes sur cette zone ont été prises en compte: Pic noir, Pic *versu lato* *Picus viridis*-*Picus sharpei*, Pic de

⁽¹⁾ Les Pics de Sharpe *Picus sharpei* et vert *P. viridis viridis* sont regroupés ensemble dans ce travail pour des raisons pratiques: il n'y a pas eu toujours d'observation de l'espèce au nid. Cependant, des travaux récents, basés sur des analyses génétiques, proposent d'élever au rang d'espèce le taxon *sharpei* (PERKTAS *et al.*, 2011; del HOYO & COLLAR, 2014; *contra* PONS *et al.*, 2011).



Lilford *Dendrocopos leucotos lilfordi*, Pic épeiche *D. major*, Pic mar *Leiopicus medius*⁽²⁾ et Pic épeichette *Dryobates minor*. Une enquête a été lancée au sein du Groupe Ornithologique des Pyrénées et de l'Adour (GOPA) pour recueillir le plus grand nombre de données de nids possibles, avec comme support, une fiche descriptive comportant les divers paramètres à relever lors de la découverte d'une loge de pic :

- Lieu (commune, lieu-dit et altitude, type de boisement).
- Espèce (la loge doit être attribuée de façon certaine à l'une des espèces présentes).
- Arbre de nid : essence, hauteur, diamètre à 1,3 m, exposition, état sanitaire (sain, non sain).
- Cavité : hauteur, diamètre à la cavité, exposition, emplacement (tronc, branche).
- Rapport hauteur cavité/hauteur arbre de nid.

Ainsi, nous avons réuni un échantillon de 1 169 fiches de nid, 62,6 % étant complètes pour les paramètres quantitatifs, le reste comportant les éléments les plus significatifs de description. La taille de l'échantillon nous paraît suffisante en comparaison des études similaires qui, très souvent, présentent des nombres de cavités bien inférieurs (hors études monospécifiques). Cependant, il nous faut tenir compte de certaines spécificités de la région et de la guildes des Picidés présents :

- les Pics épeiche et vert sont des généralistes peuplant tous les types de boisement présents du niveau de la mer à la lisière supérieure de l'étage montagnard (seule la densité varie) alors que la très grande majorité des données reçues provient de plaine.

⁽²⁾ Les Pics mar et épeichette ont subi des changements taxinomiques suite à des études génétiques récentes : *Dendrocopos medius* devient *Leiopicus medius* (WINKLER *et al.*, 2015), les noms génériques récemment proposés de *Dendrocopos medius* (SANGSTER *et al.*, 2016) et *Dendrocopos medius* (FUCHS & PONS, 2015) n'ont pas « convaincu », la plupart des auteurs utilisant le genre *Leiopicus* pour le désigner. *Dendrocopos minor* devient *Dryobates minor* (DEL HOYO *et al.*, 2014 ; WINKLER *et al.*, 2015 ; FUCHS & PONS, 2015 ; SANGSTER *et al.*, 2016).



PHOTO. 2.– Pic mar *Leiopicus medius* mâle à l'entrée du nid dans un chêne (Bénéjacq, Pyrénées-Atlantiques) (D. LABAN).
Leiopicus medius male at the entrance of the nest in an oak (Bénéjacq, Pyrénées-Atlantiques).

- Le Pic mar fait l'objet d'un faible nombre de fiches de nid (67) en comparaison des autres espèces mais sa relative spécialisation d'habitat (chênaies matures, châtaigneraies) permet d'en avoir une image proche de la réalité.
- Dans l'analyse des résultats, nous devons tenir compte de la disjonction d'habitat pour certaines espèces : Pic de Lilford - Pics épeichette et mar (ce dernier dans une moindre mesure).

Les relations entre les espèces et les essences d'arbres sont analysées par une Analyse Factorielle des Correspondances.

Les quatre variables quantitatives (hauteur et diamètre des arbres, hauteur de la cavité et diamètre à la cavité) sont d'abord présentées individuellement. Les différences sont testées avec le test de KRUSKAL-WALLIS (K-W) puis par des tests de comparaisons multiples (CM) ajustés par la méthode de BONFERRONI. Dans un second temps, nous sélectionnons les fiches de nid où ces 4 variables sont simultanément renseignées et nous les analysons par deux approches multivariées. La première est une Analyse Canonique Discriminante. C'est une approche descriptive qui identifie les variables séparant au mieux les espèces. La seconde est une Analyse en Fonctions Discriminantes. C'est une approche prédictive

qui produit des fonctions de classification des cavités. Nous les appliquons sur les données initiales, pour lesquelles l'espèce à l'origine de la cavité est connue. Si une espèce se voit attribuer un nombre élevé de ses propres cavités, cela signifie que celle-ci est bien distincte des autres sur la base de ces 4 mesures. Inversement, des taux d'erreur élevés indiquent avec quelle(s) espèce(s) le chevauchement des mesures est important (voir HÄGVAR *et al.*, 1990 pour cette approche). Deux remarques sur cette démarche: 1) l'application des fonctions sur les données ayant servi à leur calcul fournit une estimation optimiste de leur performance et 2) les fonctions ont été déterminées en considérant une probabilité *a priori* égale entre espèces (soit $1/6 = 0,167$), c'est-à-dire sans tenir compte des abondances relatives des espèces. Les moyennes sont suivies de l'erreur standard.

RÉSULTATS

Nous allons examiner un à un les divers paramètres des arbres de nid en insistant sur les éventuelles différences interspécifiques avant d'effectuer une analyse globale de ces mêmes paramètres versus les diverses espèces de Pics.

Arbre de nid

Essence.— Le Tableau I et la Figure 1 montrent les liens espèces x essences où seules les espèces d'arbres dont l'effectif est égal ou supérieur à 20 sont retenues. Les deux premiers axes emportent 93,5 % de l'inertie totale (F1 = 72,7 %; F2 = 20,8 %). L'axe 1 prend en compte le Pic de

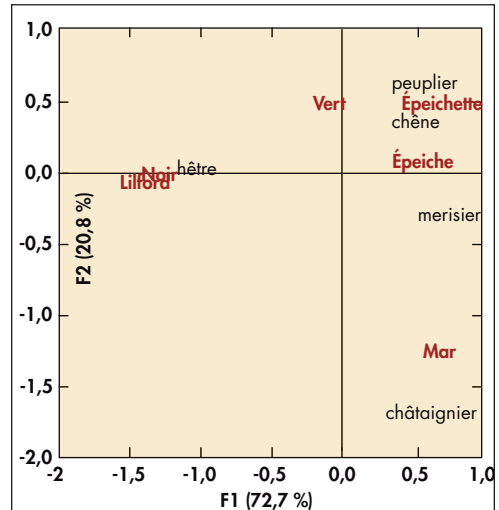


FIG. 1.— Représentation des espèces et des essences dans le plan F1 x F2 de l'Analyse Factorielle des Correspondances.

Bird species and tree species in the F1 x F2 plane of the Factorial Correspondence Analysis.

Lilford et le Pic noir dont les contributions sont les plus importantes (respectivement 43,1 % et 25,7 %). Ils sont opposés au Pic épeiche (16,2 %). L'axe 2 est structuré par le Pic mar (71,8 %) en opposition au Pic vert (14,4 %) et au Pic épeichette (12,3 %). Ainsi, le premier axe exprime l'association du Pic à dos blanc et du Pic noir avec le hêtre et leur opposition aux autres espèces, mais pas au Pic vert (qui a des cavités sur hêtre et qui contribue en fait à un troisième

TABLEAU I.— Données brutes des essences d'arbres de nid utilisées dans l'AFC (essences dont $n > 20$).
Raw data of tree species used in AFC (species of which $n > 20$).

Espèce	Châtaignier	Chêne	Hêtre	Merisier	Peuplier	Total
Pic vert	2	53	39	1	20	115
Pic noir	0	3	62	0	0	65
Pic épeiche	6	104	20	93	29	252
Pic mar	14	9	3	25	1	52
Pic de Lilford	0	1	97	0	0	98
Pic épeichette	1	42	0	24	28	95
Total	23	212	221	143	78	677



axe). L'opposition est en particulier axée vers l'Épeiche associé au merisier et au chêne. Le second axe prend en compte le Pic mar en conjonction avec le châtaignier et son opposition au Pic épeichette associé au peuplier.

Le Pic mar est la seule espèce associée au châtaignier. Le merisier joue un rôle important pour les pics bigarrés de plaine, accueillant 23 % des cavités hors étage montagnard.

Le nombre des essences utilisées par les pics suit un gradient de spécialisation croissant, du Pic de Lilford (4 essences avec hêtre fortement dominant) au Pic épeiche (18 essences différentes): Pic vert (13 essences), Pic mar (9 essences), Pics épeichette et noir (8 essences). Pour cette dernière espèce, il faut séparer les popula-

tions de montagne (hêtre quasi-exclusif) et de plaine d'installation récente, plus généralistes.

Hauteur (Ha) et diamètre (Da).— La hauteur des arbres de nid varie d'une espèce à l'autre (test de KRUSKAL-WALLIS K-W: $H_{5,914} = 291,4$; $p < 0,001$; TAB. II; FIG. 2). La moyenne est la plus élevée pour le Pic noir, seule espèce à se différencier significativement de toutes les autres (tests *post hoc* des comparaisons multiples CM: $p < 0,001$).

Le diamètre des arbres de nid (mesuré à hauteur de poitrine) est lui aussi variable (K-W: $H_{5,958} = 115,6$; $p < 0,001$; TAB. II; FIG. 3). Deux groupes se distinguent: le premier comprend les deux plus grandes espèces (Pics noir et vert) qui présentent des valeurs significativement

TABLEAU II.— Hauteur et diamètre des arbres de nid. *Height and diameter of nest trees.*

Espèce	N	Hauteur arbre		N	Diamètre arbre	
		Moyenne ± se	Médiane		Moyenne ± se	Médiane
Pic vert	135	19,0 ± 0,46	19	140	67,7 ± 2,88	60
Pic noir	191	25,6 ± 0,33	25	205	62,4 ± 1,18	60
Pic épeiche	300	17,0 ± 0,29	17	313	52,8 ± 1,78	40
Pic mar	56	16,6 ± 0,56	16	62	59,7 ± 6,35	39
Pic de Lilford	132	20,3 ± 0,45	20	133	46,3 ± 1,06	45
Pic épeichette	100	18,0 ± 0,44	18	105	50,2 ± 2,72	40

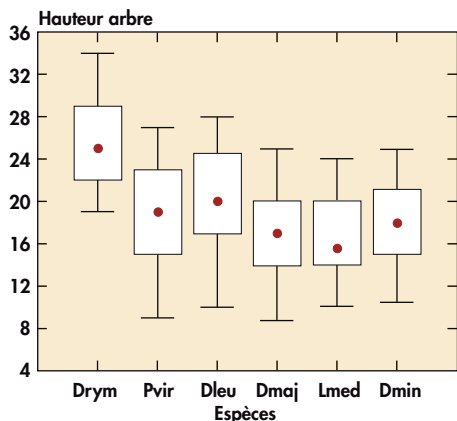


FIG. 2.— Hauteur de l'arbre selon les espèces
Tree height according to species.

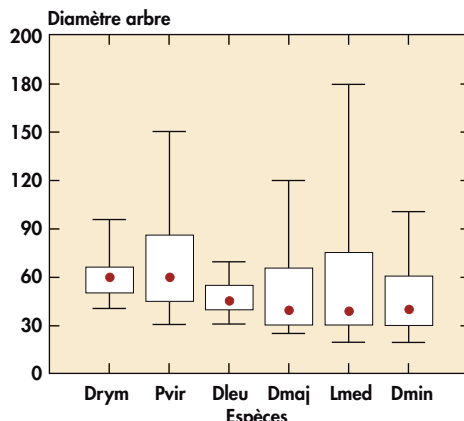


FIG. 3.— Diamètre de l'arbre selon les espèces.
Tree diameter according to species.

Drym: Pic noir; **Pvir:** Pic vert; **Dleu:** Pic de Lilford; **Dmaj:** Pic épeiche; **Lmed:** Pic mar; **Dmin:** Pic épeichette. Le point représente la médiane, la boîte l'intervalle interquartile et les moustaches les percentiles 5 et 95.



TABLEAU III.– État sanitaire des arbres de nid.
Health status of nest trees.

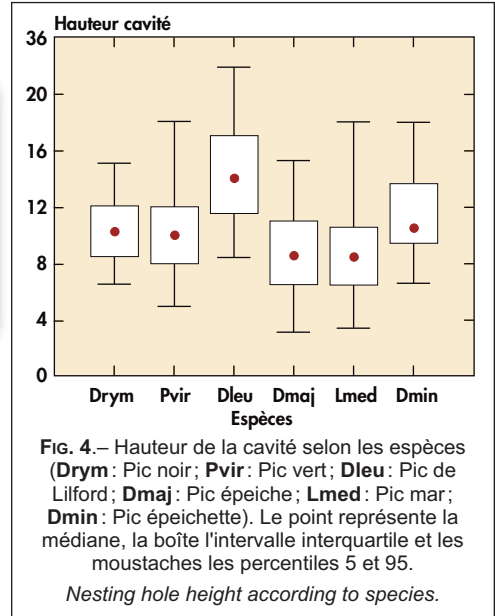
Espèce	N	Sain	Non sain
Pic vert	146	71,9 %	28,1 %
Pic noir	179	84,4 %	15,6 %
Pic épeiche	182	70,9 %	29,1 %
Pic mar	65	73,8 %	26,2 %
Pic de Lilford	146	67,1 %	32,9 %
Pic épeichette	106	67,9 %	32,1 %

supérieures aux autres (CM: $p < 0,001$), le second comprend les pics bigarrés qui ne diffèrent pas sur ce paramètre (CM: $p = \text{NS}$). Le Pic épeichette, de par son choix fréquent de vieux chênes à gros diamètre pour établir son nid, présente une médiane comparable aux Pics épeiche et mar malgré une taille plus faible.

État sanitaire.– Dans notre zone d'étude, les diverses espèces de Picidés utilisent en grande majorité des arbres sains pour creuser leurs loges (TAB. III). Les fréquences ne sont cependant pas homogènes entre espèces ($\chi^2_5 = 16,24$; $p = 0,006$). En particulier, le Pic noir évite les arbres non sains (15,6 %; $N = 179$) contrairement au Pic de Lilford qui, comparativement aux autres espèces, a une fréquence d'arbres non sains plus élevée qu'attendue (32,9 %; $N = 146$).

Cavité

Hauteur et diamètre d'entrée des cavités.– La hauteur des cavités varie selon les espèces (K-W: $H_{5,1163} = 209,3$, $p < 0,001$; TAB. IV; FIG. 4). Le Pic de Lilford creuse sa cavité le plus en hauteur et se



distingue significativement de toutes les autres espèces (CM: $p < 0,001$). Les Pics noir et vert ont une hauteur moyenne de cavité similaire mais le Pic vert montre une plus grande variabilité pour ce paramètre (test d'homogénéité des variances de BROWN-FORSYTHE: $F_{1,498} = 14,3$; $p < 0,001$). Le Pic épeichette présente également une certaine hétérogénéité dans la hauteur de sa loge et ne se distingue pas des deux espèces précédentes (CM: $p = \text{NS}$).

Le diamètre d'entrée de la cavité est variable entre espèces (K-W: $H_{5,794} = 209,4$; $p < 0,001$; TAB. IV; FIG. 5). Sur ce paramètre fortement influencé par la taille des espèces, les Pics noir et

TABLEAU IV.– Hauteur par rapport au sol et diamètre d'entrée de la cavité.
Height in the tree and diameter of the entrance hole of nest cavity.

	N	Hauteur cavité		N	Ø d'entrée de la cavité	
		Moyenne \pm se	Médiane		Moyenne \pm se	Médiane
Pic vert	150	10,4 \pm 0,33	10	138	39,1 \pm 1,29	35
Pic noir	350	10,6 \pm 0,15	10	76	51,3 \pm 1,76	45
Pic épeiche	350	8,8 \pm 0,19	9	315	30,8 \pm 0,85	25
Pic mar	67	8,9 \pm 0,51	9	55	27,3 \pm 1,37	25
Pic de Lilford	137	14,5 \pm 0,36	14	106	27,8 \pm 0,66	25
Pic épeichette	109	11,7 \pm 0,34	12	104	25,5 \pm 1,47	20
Total	23	212	221	143	78	677



vert se distinguent significativement de tous les autres pics mais également entre eux (CM: $p < 0,001$). Le groupe des pics bigarrés présente des valeurs très proches (CM: $p = \text{NS}$) sauf pour le couple Épeiche / Épeichette significativement différencié (CM: $p < 0,001$).

TABLEAU V.— Emplacement de la cavité.
Nesting hole location.

Espèce	N	Tronc	Branche
Pic vert	197	86,8 %	13,2 %
Pic noir	249	100,0 %	0,0 %
Pic épeiche	348	86,2 %	13,8 %
Pic mar	65	78,5 %	21,5 %
Pic de Lilford	114	69,3 %	30,7 %
Pic épeichette	107	70,1 %	29,9 %

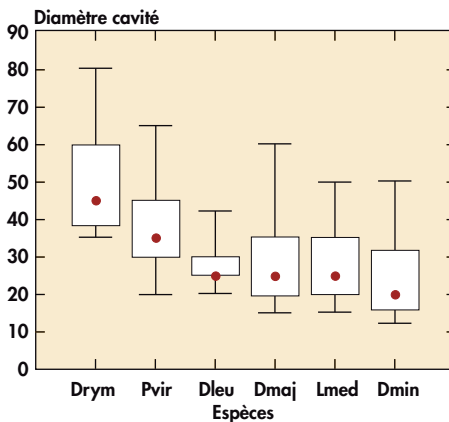


FIG. 5.— Diamètre de la cavité selon les espèces (Drym : Pic noir ; Pvir : Pic vert ; Dleu : Pic de Lilford ; Dmaj : Pic épeiche ; Lmed : Pic mar ; Dmin : Pic épeichette). Le point représente la médiane, la boîte l'intervalle interquartile et les moustaches les percentiles 5 et 95.

Nesting hole diameter according to species.

Emplacement de la cavité.— Toutes les espèces creusent préférentiellement leur loge de reproduction sur le tronc, les espèces de grande taille le faisant de façon quasi constante: 100 % des loges pour le Pic noir (N = 249) et 86,8 % pour le Pic vert (N = 197) (TAB. V). Le Pic de Lilford (69,3 %; N = 114) et le Pic épeichette (70,1 %; N = 107) se singularisent des autres espèces par la fréquence la plus basse d'utilisation des troncs ($\chi^2_4 = 29,48$; $p < 0,0001$; Pic noir exclu du test), en relation avec une hauteur de cavité importante.

Orientation des cavités.— L'élément principal est l'association entre le Pic de Lilford et l'orientation nord (42,3 %; N = 104), contrairement aux autres espèces ($\chi^2_{15} = 59,04$; $p < 0,0001$; TAB. VI). Les cavités des Pics vert, épeiche et mar sont orientées vers le Sud à 44,1 % (N = 111), 39,9 % (N = 228) et 38,1 % (N = 42) respectivement. Les Pics noir et épeichette ne montrent pas de préférence nette. Le Pic épeiche montre une très faible attirance pour les expositions nord (13,6 %).

Synthèse par espèce

Le Pic noir présente une hauteur de cavité moyenne (rapport hauteur cavité/hauteur arbre $H_c/H_a = 0,42 \pm 0,01$; N = 189) avec choix systématique pour l'emplacement de troncs d'arbres préférentiellement sains et quasi exclusivement des hêtres, avec un diamètre de la cavité important.

Le Pic vert a une hauteur de cavité moyenne ($H_c/H_a = 0,57 \pm 0,02$, N = 135), celles-ci creusées préférentiellement sur le tronc, un choix de l'essence ample (12 espèces d'arbres différentes, majoritairement chêne, hêtre et peuplier en plaine) pour une large majorité d'arbres sains.

Le Pic de Lilford présente une hauteur de cavité importante ($H_c/H_a = 0,73 \pm 0,01$; N = 128),

TABLEAU VI.— Orientation de la cavité. *Nesting hole orientation.*

Espèce	N	Est	Nord	Ouest	Sud
Pic vert	111	18,0 %	15,3 %	22,5 %	44,1 %
Pic noir	78	20,5 %	24,4 %	26,9 %	28,2 %
Pic épeiche	228	25,9 %	13,6 %	20,6 %	39,9 %
Pic mar	42	19,0 %	21,4 %	21,4 %	38,1 %
Pic de Lilford	104	12,5 %	42,3 %	20,2 %	25,0 %
Pic épeichette	76	34,2 %	19,7 %	27,6 %	18,4 %

un faible diamètre de la cavité, le Hêtre comme essence quasi exclusive et un choix majoritaire du tronc pour une cavité orientée préférentiellement au Nord.

Le Pic épeiche présente une hauteur de cavité moyenne ($H_c/H_a = 0,57 \pm 0,01$; $N = 300$), avec un diamètre de la cavité assez faible, une amplitude d'essences très importante (18) avec une majorité de chênes et de merisiers, une préférence pour les troncs d'arbres sains et un évitement du Nord comme emplacement de la cavité.

Le Pic mar creuse ses cavités à mi-hauteur ($H_c/H_a = 0,56 \pm 0,02$; $N = 56$), pour un diamètre d'arbre et un diamètre de la cavité identiques aux autres pics bigarrés, avec un nombre d'essences moyen (9) et une préférence marquée pour les troncs de merisiers et de châtaigniers.

Le Pic épeichette place ses loges à bonne hauteur ($H_c/H_a = 0,67 \pm 0,02$; $N = 100$), pour un diamètre d'arbre identique aux autres pics bigarrés et un diamètre de la cavité parfois faible mais très variable, avec une préférence pour les troncs des arbres sains, majoritairement du chêne et un nombre d'essences différentes moyen (8).

Analyses discriminantes

Le nombre de fiches où les quatre variables des arbres de nid (H_a , H_c , D_a et D_c) sont simultanément présentes s'élève à 732 (Vert: $N = 128$; Noir: $N = 66$; Épeiche: $N = 285$; Mar: $N = 53$; Lilford: $N = 100$; Épeichette: $N = 100$).

L'hypothèse d'égalité des barycentres des groupes est rejetée ($WILKS \lambda = 0,544$; $p < 0,0001$). Les deux premiers facteurs extraient la quasi-

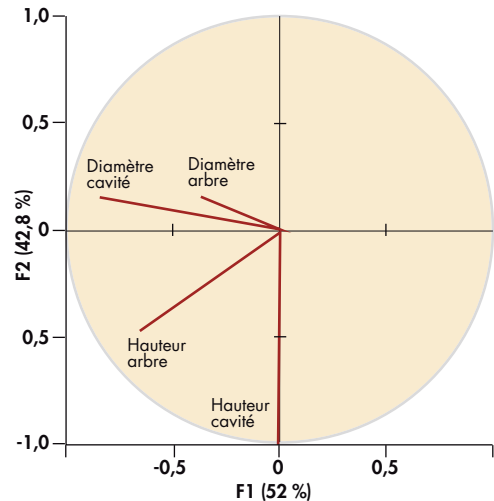


FIG. 6.– Cercle des corrélations dans le plan F1 x F2 de l'Analyse Canonique Discriminante.

Correlation circle in the F1 x F2 plane of the Discriminant Canonical Analysis.

totalité de la variance ($F1 = 52,0 \%$; $F2 = 42,8 \%$). Le cercle des corrélations entre variables et facteurs montre la façon dont les mesures sur les arbres de nids participent à la discrimination des espèces (FIG. 6). F1 est fortement corrélé avec le diamètre de la cavité ($-0,83$) puis de façon plus modérée avec la hauteur de l'arbre ($-0,65$). F2 est très fortement corrélé avec la hauteur de la cavité ($-0,98$) puis on retrouve de nouveau une corrélation modérée avec la hauteur de l'arbre ($-0,47$). Le diamètre de l'arbre n'est pas pris en compte dans les deux premiers plans factoriels.

TABLEAU VII.– Tableau d'affectation présentant les prédictions obtenues d'après les fonctions de classement (probabilités *a priori* égales: $P = 0,167$). Exemple de lecture pour le Pic de Lilford : sur 100 cavités lui appartenant, 62% lui sont effectivement réattribuées, tandis que 6% sont attribuées par erreur au Pic vert, 17% à l'Épeichette etc. *Assignment table showing the predictions obtained from ranking functions.*

Espèce	N	Classification correcte	Pic vert	Pic épeichette	Pic mar	Pic de Lilford	Pic épeiche	Pic noir
Pic vert	128	15 %		4 %	16 %	14 %	25 %	27 %
Pic épeichette	100	34 %	7 %		12 %	20 %	20 %	7 %
Pic mar	53	34 %	4 %	17 %		11 %	30 %	4 %
Pic de Lilford	100	62 %	6 %	17 %	3 %		8 %	4 %
Pic épeiche	285	40 %	11 %	16 %	15 %	10 %		8 %
Pic noir	66	74 %	21 %	0 %	0 %	2 %	3 %	



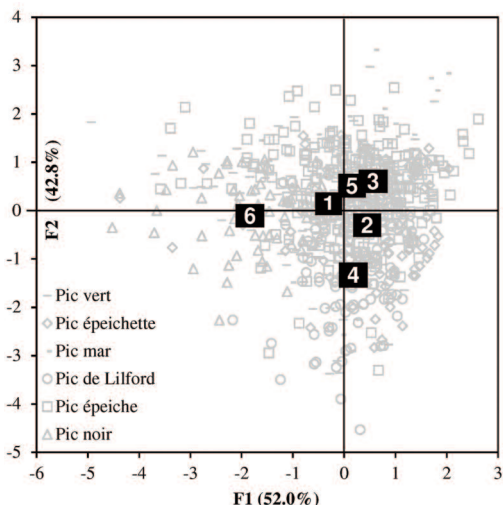


FIG. 7. – Plan F1 x F2 de l'Analyse Canonique Discriminante représentant les individus et les barycentres des groupes (1 = Pic vert ; 2 = Pic épeichette ; 3 = Pic mar ; 4 = Pic de Lilford ; 5 = Pic épeiche ; 6 = Pic noir).

F1 x F2 plan of the Discriminant Canonical Analysis representing individuals and centers of gravity (1 = *Picus viridis*, 2 = *Dendrocopos major*, 3 = *Dendrocopos medius*, 4 = *Dendrocopos leucotos lilfordi*, 5 = *Dendrocopos major*, 6 = *Dryocopus martius*).

La Figure 7 illustre les moyennes des fonctions discriminantes. La discrimination la plus claire est celle du Pic noir sur le premier axe. Celui-ci est caractérisé par des coefficients négatifs pour le diamètre à la cavité et la hauteur de l'arbre, ce qui signifie que plus ces variables prennent des valeurs élevées, plus la présomption envers une cavité de Pic noir s'accroît. Le deuxième axe, marqué par un coefficient négatif pour la hauteur de la cavité, isole le Pic de Lilford (avec le même raisonnement que pour le Pic noir). Les autres espèces montrent un fort chevauchement sur la base des paramètres relevés.

Degré de chevauchement de l'emplacement de la cavité entre espèces

Le taux global de succès sur les 732 données est de 40 %, résultat faible mais un classement aléatoire donnerait en moyenne 16,7 % de cavi-



PHOTO. 3. – Pic vert *Picus viridis* mâle au nid dans hêtre : noter la forme très peu elliptique du trou d'entrée, Béarn (Pyrénées-Atlantiques) (P. MARSAGUET). *Picus viridis* male at nest in a beech: note the not very elliptical shape of the entrance hole, Béarn (Pyrénées-Atlantiques).

tés bien classées (TAB. VII). Les taux de classification corrects les plus élevés sont pour le Pic noir (74,2 %) et le Pic de Lilford (62 %), le Pic vert présentant le taux le plus faible (14,8 %).

Le Pic vert chevauche nettement avec les Pics noir (26,6 %) et épeiche (25 %), de façon moindre avec les Pics mar (15,6 %) et de Lilford (14,1 %).

Le Pic noir ne se rapproche que du Pic vert pour 21,2 % de ses cavités attribuées à cette dernière espèce (Da élevé et Hc similaires).

Le Pic de Lilford voit 17 % de ses cavités attribuées au Pic épeichette (Hc élevée), mais ces espèces sont presque exclusivement allotopiques.

Le Pic épeiche a des emplacements de cavité pouvant être attribués de façon non négligeable à n'importe quelle autre espèce, les Pics mar et épeichette étant les plus proches.

Le Pic mar voit 30,2 % de ses cavités attribuées au Pic épeiche.

Le Pic épeichette voit un chevauchement important avec les Pics de Lilford (20 %) et épeiche (20 %).

Si l'on tient compte des paramètres non quantitatifs (état sanitaire de l'arbre de nid, emplacement et orientation de la cavité), les chevauchements observés restent importants, la guildes de Picidés de notre région préférant les arbres sains en grande majorité (de 67,1 à 84,4 % selon les espèces) et des cavités forées dans les troncs (de 69,3 à 100 % selon les espèces). L'orientation des cavités présente une variation plus importante pour certaines directions selon l'espèce considérée (sud : de 18,4 % à 44,1 % ; nord : de 13,6 % à 42,3 %).



PHOTO. 4.— Pic de Sharpe *Picus sharpei* mâle au nid dans un hêtre, Campan (Hautes-Pyrénées) (Photo P. NAVARRE).
Picus sharpei male at nest in a beech, Campan (Hautes-Pyrénées).

DISCUSSION

Peu d'études comparatives traitant des arbres de nid de la guildes de *Picidés* européens pris dans leur ensemble existent et quasi exclusivement en Scandinavie et Europe centrale (Pologne).

Paramètres des arbres de nid

STENBERG (1996), en Norvège, trouve des différences significatives de certains paramètres de nid (Dc, Hc) mais une forte convergence pour d'autres (essence, état sanitaire, orientation des cavités). Aux États-Unis, ATKINS *et al.*, (2005), pour 7 espèces de Pics sympatriques, trouvent uniquement des différences significatives pour Dh mais pas pour Ha et Hc ; concernant l'état sanitaire des arbres, il semble lié aux possibilités physiques d'excavation des diverses espèces pour ces auteurs. Cependant, une forte différence apparaît entre régions en Europe, abstraction faite de l'espèce considérée, avec un gradient nord-sud vers des arbres de nid majoritairement creusés dans des arbres sains ; dans notre zone d'étude, la durée de fréquentation des cavités par les pics eux-mêmes (surtout Pic épeiche et noir) ou par les cavicoles secondaires est importante : certaines cavités étant utilisées durant 15 ans (Pic noir) et même 23 ans dans un cas pour une loge creusée à l'origine par le Pic de Lilford (GRANGÉ, 2015). En Pologne, la durée de vie des cavités est plus courte pour les Pics bigarrés du fait de leur utilisation régulière d'arbres morts ou déperissants (WESOŁOWSKI, 2011).

En Roumanie, DOMOKOS & CRISTEA (2014) trouvent des différences pour les Da, Ha mais peu pour Hc et l'état sanitaire des arbres de nid. Les Ha, Da et Hc ne suivent pas la séquence de taille des Pics étudiés dans ce dernier pays ni en Pologne (KOSINSKI & KEMPA, 2007) contrairement à la Norvège (HAGVAR *et al.*, 1990 ; STENBERG, 1996). Dans le Bassin de l'Adour, il n'y a pas de corrélation positive entre la taille des espèces et les paramètres Da et Hc ; seuls Ha et Dc suivent la progression de taille des espèces considérées. Il est à remarquer que peu d'études prennent en compte le diamètre de la cavité qui nous paraît important puisque suivant l'ordre de taille des espèces et permettant à celles de plus faible taille de creuser leurs loges sur des supports à

faible diamètre, empêchant ainsi les espèces de plus forte taille d'usurper ces nids, sauf à les agrandir au risque de n'avoir pas assez de volume interne à disposition.

Tous les auteurs soulignent l'influence de la prédation sur le choix de l'emplacement des nids, la Martre des pins *Martes martes* étant le principal ennemi, en particulier pour les cavités de Pics noir et vert, à l'entrée assez large pour que la martre puisse y pénétrer entièrement. Pour les espèces de moindre taille, le prédateur doit détruire les parois du nid pour accéder aux jeunes ou à l'adulte couvant, comme constaté en Navarre espagnole (SENOSIAIN, 2016). Ainsi, ces études montrent soit une ségrégation sur certains paramètres de nid (Hc dans le Bassin de l'Adour pour le Pic de Lilford et le Pic épeichette) ou pour certaines espèces de la guilde (Pics de Lilford et noir dans le Bassin de l'Adour) mais non pour l'ensemble du peuplement concernant les arbres de nid.

De nombreuses études ont analysé les paramètres de nid de diverses espèces européennes deux à deux, sans prendre en compte la guilde complète présente en ces lieux. Les conclusions en sont : en Pologne, les dimensions internes des nids (diamètre cavité, longueur couloir d'entrée, volume) sont quasi-identiques entre Pics épeiche et mar (KOSINSKI & KSIT, 2007) ; en Suisse, BACHMANN & PASINELLI (2002) concluent que la compétition entre ces deux mêmes espèces est « modeste », PASINELLI (2007) précisant qu'une certaine compétition existe uniquement pour l'état sanitaire de l'arbre de nid et l'âge des cavités. En Autriche, RIEMER (2009) conclut que la compétition pour les sites de nid du binôme Épeiche-Mar est faible au contraire de celle entre Épeiche-Épeichette. En Oregon, pour 8 espèces sympatriques, BULL *et al.* (1986) notent que le type de forêt et l'état sanitaire sont les critères les plus discriminants, le diamètre de l'arbre de nid étant également important.

Les Pics semblent pouvoir juger de la dureté du bois dès les premiers essais de creusement, ce qui expliquerait la régularité des cavités commencées et abandonnées rapidement (SCHEPPS *et al.*, 1999). Ils choisiraient à la fois un arbre de nid au bois plus « souple » que ses voisins et-ou une hauteur dans l'arbre plus « molle », ceci selon l'espèce et sa capacité



PHOTO. 5.— Pic épeiche *Dendrocopos major* mâle à l'entrée de son nid dans un Pin sylvestre, essence très rarement utilisée par l'espèce dans les Pyrénées occidentales (Photo G. BÉLOSCAR).

Dendrocopos major male at the entrance of its nest in a *Pinus sylvestris*, a tree species very rarely used by this species in the Western Pyrenes.

de creusement (taille et structure du bec) (SCHEPPS *et al.*, 1999; BUNNELL, 2013). B. FROCHOT (*in litt.*) nous a signalé deux nids de Pic mar en Bourgogne creusés au niveau du tronc attaqué par un champignon et au bois « amolli ». LORENZ *et al.* (2015), dans une étude concernant une guilde de 6 espèces de Picidés nord-américains, mettent en évidence l'importance de la dureté du bois au niveau de la chambre d'incubation, celle-ci ayant toujours une fermeté inférieure (ou égale) au couloir d'accès de la cavité. Ceci peut tout simplement être dû au fait que les oiseaux sont gênés lorsqu'ils doivent creuser la chambre d'incubation du fait de leur position horizontale contrainte, les empêchant, à ce stade, d'employer toute la force de leur bec (MILLER *et MILLER*, 1980 *in* LORENZ *et al.*, 2015).

En conclusion, les Pics recherchent des emplacements de nid répondant à trois contraintes principales : excavation facile correspondant aux capacités de chaque espèce (du moins pour la chambre d'incubation), protection contre les prédateurs (hauteur dans l'arbre, dureté de l'arbre en surface, *etc.*) et microclimat des cavités (entraînant une protection contre les intempéries et une charge parasitaire moindre). Une image spécifique de l'arbre de nid peut aussi exister, du moins chez certaines espèces et-ou dans certains milieux.

Relations Pics-arbres de nid

Le chevauchement important noté sur les paramètres de nid chez les Pics de notre zone d'étude, tant quantitatifs que qualitatifs se retrouve ailleurs en Europe : en Pologne, WESOŁOWSKI & TOMIAŁOJC (1986) constatent une convergence des divers paramètres de la niche entre les six espèces se reproduisant simultanément sur de faibles surfaces ; en Norvège, HAGVAR *et al.* (1990) concluent de leur étude que les espèces sympatriques de Piciés de leur pays ont des paramètres de nid qui se chevauchent largement, en particulier Ha et Dc. Pour eux, s'il y a compétition pour cet aspect de la niche, c'est sur le choix de tel arbre de nid. Dans la littérature concernant les Piciés européens, un seul cas d'utilisation simultanée d'un même arbre pour y nicher est connu (Pic épeiche-Pic mar à Berlin, WITT, 2010) ; en revanche, tout comme dans le Bassin de l'Adour, certains arbres sont utilisés plusieurs années (consécutives ou non) par les mêmes individus avec creusement ou non d'une nouvelle cavité chaque saison. Les Pics noir et épeiche réutilisent régulièrement des cavités d'années antérieures : dans les Vosges du Nord, seulement 26 % des nidifications ont lieu dans de nouvelles loges pour le Pic noir avec des ré-occupations pouvant durer 8 années consécutives (MULLER, 2014) ; pour le Pic épeiche, ce chiffre est de 23 % (MULLER, 2014). Dans notre zone d'étude, nous n'avons jamais rencontré à ce jour un arbre de nid utilisé simultanément par deux espèces différentes ; par contre, assez régulièrement, une même espèce utilise plusieurs années (consécutivement ou non) un même arbre de nid avec creusement d'une nouvelle loge chaque année (Pics de Lilford, épeiche et noir

surtout) ou ré-utilisant une ancienne loge (Pic noir régulièrement, Pics vert et épeiche). Concernant les facultés de creusement de chaque espèce en regard de la structure de son bec (longueur-épaisseur), le Pic épeichette étant l'espèce la moins bien équipée, ce qui explique la hauteur relative des cavités de nidification par rapport à sa taille et aux autres Piciés présents (plus on progresse en hauteur le long d'un tronc, plus le bois est « tendre » quel qu'en soit son état sanitaire). En Norvège, STENBERG & HOGSTAD (1992) concluent que le nombre important d'espèces différentes de Piciés (5-6 espèces sur des carrés de 5 × 5 km) indique une faible compétition interspécifique avec des distances d'arbres de nid intraspécifiques (2 400 m en moyenne) bien plus importantes que celles inter-spécifiques (403 m en moyenne). MULLER (2014) fait la même constatation concernant le binôme Pic épeiche-Pic mar (100 m en moyenne entre deux nids pour l'Épeiche, 250 pour le Pic mar contre seulement 15 m entre deux nids de ces deux espèces). GLUE & BOSWELL (1994) citent les Pics-verts, épeiche et épeichette se reproduisant sur une section de 175 m de long en Angleterre. En Suisse, pour trois espèces de pics bariolés, les nids hétérospécifiques sont plus proches que ceux d'une même espèce, montrant que la compétition intraspécifique influence plus les sites de nid que les interactions interspécifiques (MIRANDA, 2006). Dans notre zone d'étude, les distances entre nids d'une même espèce une année donnée sont bien supérieures à celles entre espèces différentes : nids de Pic noir et de Pic de Lilford une dizaine de fois à 100-150 m, nids de Pics de Lilford et épeiche à 200 m de distance, nids de Pics épeiche et mar à 20 m de distance pour des moyennes inter-couples de Pic de Lilford de 977 m et de plus de 1 000 m pour le Pic noir (GRANGÉ, inédit). Seul, le Pic épeiche peut parfois, en plaine exclusivement, avoir des couples se reproduisant à faible distance les uns des autres. Seul l'Épeiche a utilisé des cavités d'une autre espèce (Pic mar) l'année suivante, à de très rares occasions ; nous n'avons jamais constaté d'usurpation de cavités en cours de construction que ce soit inter ou intraspécifiquement. De plus, MIRANDA (2006) attire l'attention sur le décalage des dates de ponte Pic épeiche vs. Pics mar et épeichette qui réduit la compétition interspécifique au moment le plus crucial



du cycle annuel de ces espèces. Cet échelonnement se retrouve dans les Pyrénées avec un décalage Pic de Lilford-Pic épeiche de plus de 10 jours dans les dates de ponte. Le Pic de Lilford est le plus précoce (début creusement dès mi-mars), suivi des Pics noir, épeiche et vert, à partir de fin mars-début avril puis des Pics mar et épeichette (GRANGÉ, inédit).

Autres dimensions de la niche

Dans la guilde européenne de Pucidés, il existe un échelonnement des tailles chez les diverses espèces étudiées allant du Pic épeichette (14-16 cm de longueur) au Pic noir (45-47 cm de longueur) en passant par les Pics mar (20-22 cm), épeiche (21-23 cm), de Lilford (24-27 cm) et vert-Sharpe (31-33 cm) (WINKLER *et al.*, 1995; GORMAN, 2004) : cet état de fait implique des différences comportementales dans l'exploitation de l'habitat et une plus grande facilité à éviter une concurrence aiguë, d'autant plus que rarement ces espèces sont toutes syntopiques. Dans les Pyrénées occidentales, à l'étage montagnard, les 5 espèces sympatriques (Pics noir, vert, de Lilford, épeiche et mar, ce dernier très marginalement) ont une densité n'excédant pas 1 couple/100 ha ; en forêt de plaine, seules les densités des Pics épeiche et vert sont élevées, les autres espèces n'atteignant des densités significatives que ponctuellement. Cette faible densité réduit encore la nécessité d'une ségrégation interspécifique fine des diverses dimensions de la niche exploitée par ces espèces.

Ainsi, les autres dimensions de la niche ont été plus largement étudiées tant en Amérique du Nord qu'en Eurasie, relativisant l'ampleur de la compétition au sein des guildes en présence ou la précisant : en Virginie, CONNER & ADKISSON (1977) décrivent un grand chevauchement des paramètres d'habitat entre 5 espèces sympatriques de Pucidés, soulignant qu'une compétition ne peut survenir que si la ressource étudiée (l'habitat dans ce cas) est limitée ; en Finlande, ALATALO (1978) met en évidence une ségrégation des 5 espèces de Pucidés étudiées pour l'utilisation des ressources, le Pic épeiche étant le plus généraliste et les Pics noir et épeichette ayant la niche la plus étroite. SCHERZINGER (2003), sur la base d'une analyse bibliographique, montre une



PHOTO. 6.– Pic noir *Dryocopus martius* femelle nourrissant ses jeunes au nid dans un hêtre, Béarn (Pyrénées-Atlantiques). Notez la forme très allongée verticalement du trou d'entrée et sa taille (Photo P. NAVARRE). *Dryocopus martius* female feeding her young at nest in a beech, Béarn (Eastern Pyrenees). Note the vertically elongated shape of the entrance hole and its size.

division subtile des Pucidés européens fondée surtout sur la structure de l'habitat préférentiel (inclus les sites de nid) et le régime alimentaire (disponibilité des divers types de nourriture, mode de recherche, *etc.*). TORÖK (1990), en Hongrie, arrive à la même conclusion pour le trio Épeiche-Mar-Épeichette en période de reproduction. En Indonésie, pour une guilde de 14 espèces de Pucidés, LAMMERTINCK (2007) conclut : « *niche partitioning in Southeast Asian rainforest woodpeckers is competition driven* ».

En Malaisie, SHORT (1978) a étudié une guilde de 13 espèces sympatriques et conclut que leur coexistence est basée sur des paramètres écomorphologiques, les espèces de taille compara-

bles différant le plus en structure, mode d'alimentation et comportement. En Asie du Sud-Est et en Amérique du Sud, la coexistence de guildes nombreuses (jusqu'à 16 espèces au Pérou et au Laos par exemple) est due à une plus grande diversité de ressources disponibles et non à une plus grande spécialisation (ASKINS, 1983 ; SHORT & HORNE, 1990 ; STYRING, 2002).

Si le paramètre « arbre de nid » semble assez peu ségréguant chez les Picidés européens⁽¹⁾ de façon générale, il doit être tenu compte des autres dimensions de la niche de ces espèces, qui, ajoutées les unes aux autres, permettent une coexistence dans un même habitat de plusieurs espèces proches toute l'année : amplitude d'habitat (généralistes -Pics vert et épeiche- vs spécialistes -Pics de Lilford, mar et épeichette-), régime alimentaire (liée aux caractéristiques physiques de l'espèce, taille, bec, etc.), densités (espèces à grand domaine vital vs espèces nécessitant une faible superficie), phénologie de reproduction (précoces vs tardifs). Le nombre d'espèces composant la guildes dépend de l'emplacement géographique et de l'histoire (jusqu'à deux fois à trois plus d'espèces sympatriques en Amérique du Sud et en Asie du Sud-est qu'en Europe), corrélé aux nombres de « niches » disponibles dans ces habitats et à la productivité primaire [ndlr: mais aussi réalisées (l'espèce adapte sa niche fondamentale de manière telle qu'elle peut s'insérer dans le peuplement entre les niches d'espèces déjà présentes)].

CONCLUSION

La guildes de Picidae de notre région présente un chevauchement important pour le paramètre « arbre de nid », au moins pour les Pics épeiche, mar et épeichette, les Pics noir et de Lilford ayant des exigences plus spécifiques. Plusieurs particularités de ces espèces (taille, longueur de bec, amplitude d'habitat, phénologie de reproduction, faible densité) leur permettent de coexister en équilibre avec une répartition des ressources bien établie. Néanmoins, l'étude des arbres de nid (exigences des diverses espèces, nombre et répartition, durée de vie) est très importante au vu de la connaissance intrinsèque de chaque espèce et de l'utilisation de ces cavités par de nombreux

utilisateurs secondaires, vertébrés et invertébrés, et ce, d'autant plus, dans nos forêts exploitées présentant peu de cavités naturelles habitables.

REMERCIEMENTS

Cet article est basé sur un fichier personnel incrémenté chaque année depuis 3 décennies ainsi que sur la collecte de fiches de nid et d'informations transmises par de nombreux naturalistes de notre région au Groupe Ornithologique des Pyrénées et de l'Adour, sans la collaboration desquels nous n'aurions pu aboutir à une publication aux résultats significatifs. Qu'ils en soient très amicalement remerciés : V. ABADIE, D. AMIET, C. ANDRÉ, J.-C. AURIA, F. BALLEREAU, G. BELOSCAR, Y. BIELLE, J. BOUILLERCE, D. BOYER, L. CANTEGREL, F. CAZABAN, M. CHALVET, V. DUCASSE, S. DUCHATEAU, P. FONTANILLES, J.-M. FOURCADE, J. J. GARCET-LACOSTE, R. GRÉGOIRE, C. GUINCHAN, M. GUSH, S. HOMMEAU, C. HOPPER, D. LABAN, H. LAPEYRE, A. LEBLANC, P. MARSAGUET, P. MILCENT, J. MINGUENAU, P. NAVARRE, A. NAVES, A. NERRIÈRE, S. PÈRES, J.-P. PIOUS, D. et C. RAGUET, F. ROCHET, J.-L. ROMERO.

BIBLIOGRAPHIE - WEBGRAPHIE

- ADKINS GIESE (C.L.) & CUTHBERT (F.J.) 2002.– Influence of surrounding vegetation on woodpecker nest tree selection in oak forests in the Upper Midwest, USA. *Forest Ecology and Management*, 3 : 523-534.
- ADKINS GIESE (C.L.) & CUTHBERT (F.) 2005.– Woodpecker nest-tree characteristics in Upper MidWestern oak forests. *The Canadian Field Naturalist*, 119 : 367-376.
- ALATALO (R.) 1978.– Resource partitioning in Finnish Woodpeckers. *Ornis Fennica*, 55 : 49-59.
- ANGELSTAM (P.) & MIKUSINSKI (G.) 1994.– Woodpecker assemblages in natural and managed boreal and hemiboreal forest - a review. Pp. 157-172. In : MIKUSINSKI (G.) *Woodpeckers in time and space*. Swedish University of Agricultural Sciences. Uppsala.
- ASKINS (R.A.) 1983.– Foraging ecology of temperate-zone and tropical woodpeckers. *Ecology*, 64 : 945-956.
- AULEN (G.) 1988.– Nest site selection of the White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos* and Great Spotted Woodpecker *D. major* in central Sweden. pp. 197-200. In AULEN (G.) *Ecology and distribution history of the white-backed woodpecker Dendrocopos leucotos in Sweden*. Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala.

Ndlr. ⁽³⁾ Les sites de nid ne relèvent pas de la compétition mais de la protection contre les prédateurs, parasites et autres et peut-être surtout des capacités morfo-anatomo-physiologiques et cognitives des espèces, variables trop souvent négligées sur le terrain (cf. les études sur le Pic à gorge blanche *Picoides borealis*).



- BULL (E.L.), PETERSON (S.R.) & WARD THOMAS (J.) 1986.– *Resource partitioning among Woodpeckers in Northeastern Oregon*. Pacific Northwest Research Station, Forest Service, Portland.
- BUNNELL (F.L.) 2013.– Sustaining cavity-using species : Patterns of cavity use and implications to forest management. *IRSN Forestry* : 1-33.
- CAMPRODON (J.), CAMPION (D.), MARTINEZ-VIDAL (R.), ONRUBIA (A.), ROBLES (H.), ROMERO (J.-L.) & SENOSIAIN (A.) 2007.– Estatus, selección del habitat y conservación de los picidos ibéricos In CAMPRODON (J.) & PLANA (E.) (eds.): *Conservación de la biodiversidad, fauna vertebrada y gestión forestal*. Centre Ecologic forestal de Catalunya.
- CAMPRODON (J.), SALVANYA (J.) & SOLER-ZURITA (J.), 2008.– The abundance and suitability of tree cavities and their impact on hole-nesting bird populations in beech forests of NE Iberian Peninsula. *Acta Ornithologica*, 43 : 17-31.
- CARLSON (A.), SANDSTRÖM (U.) & OLSSON (K.) 1998.– Availability and use of natural tree holes by cavity nesting birds in a swedish deciduous forest. *Ardea*, 86 : 109-119.
- CONNER (R.N.) & ADKISSON (C.S.) 1977.– Principal component analysis of woodpeckers nesting habitat. *The Wilson Bulletin*, 89 : 122-129.
- DEL HOYO (J.) & COLLAR (N.J.) 2014.– *HBW and Birdlife International illustrated checklist of the birds of the world, Volume 1 : non passerines*. Lynx Edicions, Barcelone.
- DOMOKOS (E.) & CRISTEA (V.) 2014.– Effects of managed forests structure on woodpeckers (*Picidae*) in the Niraj valley (Romania): Woodpecker population in managed forests. *North Western Journal of Zoology*, 10 : 110-117.
- FAUVEL (B.) 2007.– Suivi de la nidification des pics mar *Dendrocopos medius* et épeiche *Dendrocopos major* dans une chênaie de Champagne classée en réserve biologique intégrale (Aube). *Alauda*, 75 : 330-331.
- FUCHS (J.) & PONS (J.-M.) 2015.– A new classification of the Pied Woodpeckers assemblage (*Dendropicini, Picidae*) based on a comprehensive multi-locus phylogeny. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 88 : 28-37.
- GLUE (D.) & BOSWELL (T.) 1994.– Comparative nesting ecology of the three British breeding woodpeckers. *British Birds*, 87 : 253-269.
- GORMAN (G.) 2004.– *Woodpeckers of Europe : a study of the european Picidae*. Bruce Coleman Edts.
- GRANGÉ (J.-L.) 2009.– Caractéristiques des arbres de nid chez le Pic à dos blanc *Dendrocopos leucotos lilfordi* dans les Pyrénées occidentales françaises. *Le Casseur d'Os*, 9 : 92-110.
- GRANGÉ (J.-L.) 2015.– Breeding biology of the Lilford Woodpecker *Dendrocopos leucotos lilfordi* in the Western Pyrenees. *Denisia*, 36 : 99-111.
- GRANGÉ (J.-L.), AURIA (J.-C.) & DUVALLET (S.) 2010.– Caractérisation des sites de nidification du Pic noir *Dryocopus martius* dans les Pyrénées occidentales. *Le Casseur d'Os*, 10 : 80-96.
- HÄGVAR (S.), HÄGVAR (G.) & MONNESS (E.) 1990.– Nest site selection in Norwegian woodpeckers. *Holarctic Ecology*, 13 : 156-165.
- KILHAM (L.) 1979.– Three-week vs 4-week nestling periods in *Picooides* and other woodpeckers. *Wilson Bull.*, 91 : 335-338.
- KOSINSKI (Z.) & KEMPA (M.), 2007.– Density, distribution and nest-sites of woodpeckers *Picidae* in a managed forest of western Poland. *Polish Journal of Ecology*, 55 : 519-533.
- KOSINSKI (Z.) & KSIT (P.) 2007.– Nest-holes of Great Spotted Woodpecker *Dendrocopos major* and Middle Spotted Woodpecker *D. medius*: do they really differ in size? *Acta Ornithologica*, 42 : 45-52.
- LAMMERTINCK (M.) 2007.– *Community ecology and logging responses of Southeast Asian Woodpeckers (Picidae, Aves)*. PhD Thesis, Amsterdam.
- LORENZ (T.J.), VIERLING (K.T.), JOHNSON (H.N.) & FISCHER (F.C.) 2015.– The role of wood hardness in limiting nest site selection in avian cavity excavators. *Ecological Applications*, 25 : 1016-1033.
- McLAREN (W.D.) 1962.– *A preliminary study of nest-site competition in a group of hole-nesting birds*. Thèse de Doctorat, University of British Columbia.
- MARTIN (K.), AITKEN (K.E.H.) & WIEBE (K.) 2004.– Nest sites and nest webs for cavity-nesting communities in interior British Columbia, Canada : nest characteristics and niche partitioning. *The Condor*, 106 : 5-19.
- MIRANDA (B.) 2006.– *Space use of sympatric woodpecker species : implications for habitat use analysis and guild structure*. Thèse, Zurich.
- MULLER (Y.) 2007.– Arbres à cavité et oiseaux cavernicoles... histoires de pics et de chouettes. *Alauda*, 75 : 338-340.
- MULLER (Y.) 2014.– *Spechte in den Nordvogesen*. In-édit.
- NEWTON (I.) 1994.– The role of nest sites in limiting the numbers of hole-nesting birds-a review. *Biological Conservation*, 70 : 265-276.
- PACLIK (M.), MISIK (J.) & WEIDINGER (K.) 2009.– Nest predation and nest defense in European and North American woodpeckers : a review. *Ann. Zool. Fennici*, 46 : 361-379.
- PASINELLI (G.) 2007.– Nest site selection in middle and great spotted woodpeckers *Dendrocopos medius* and *D. major*: implications for forest management and conservation. *Biodiversity & Conservation*, 16 : 1283-1298.
- PERKTAS (U.), BARROWCLOUGH (G.F.) & GROTH (J.G.), 2011.– Phylogeography and species limits in the Green Woodpecker complex (Aves : *Picidae*): multiple



- pleistocene refugia and range expansion across Europe and the Near East. *Biological Journal of the Linnéan Society*, 104: 710-723.
- PONS (J.-M.), OLIOSO (G.), CRUAUD (C.) & FUCH (J.) 2011.– Phylogeography of the eurasian Green Woodpecker (*Picus viridis*). *Journal of Biogeography*, 38: 311-325.
 - RADU (S.) 2005.– La biodiversité du bois mort dans les forêts naturelles roumaines In VALLAURI (D.), ANDRÉ (J.), DODELIN (B.), EYNARD-MACHET (R.) & RAMBAUD (D.) *Bois mort et à cavités: une clé pour des forêts vivantes*. Éditions Tec. Et Doc., Paris.
 - RIEMER (S.) 2009.– *Population densities and habitat use of Woodpeckers in a Danube floodplain forest in Eastern Austria*. Thèse, Wien University.
 - SANCHEZ (S.), CUERVO (J.J.) & MORENO (E.) 2007.– Suitable cavities as a scarce resource for both cavity and non-cavity nesting birds in managed temperate forests. A case study in the Iberian Peninsula. *Ardeola*, 54: 261-274.
 - SANDOVAL (L.) & BARRANTES (G.) 2009.– Relationship between species richness of excavator birds and cavity-adopters in seven tropical forests in Costa-Rica. *The Wilson Journal of Ornithology*, 121: 75-81.
 - SANGSTER (G.), MARTIN COLLINSON (J.), CROCHET P.A.), KIRWAN (G.M.), KNOX (A.G.), PARKIN (D.T.) & VOTIER (S.C.) 2016.– Taxonomic recommendations for western palearctic birds: 11th report. *Ibis*, 158: 206-212.
 - SCHEPPS (J.), LORH (S.) & MARTIN (T.E.) 1999.– Does tree hardness influence nest-tree selection by primary cavity nesters? *The Auk*, 116: 658-665.
 - SCHERZINGER (W.) 2003.– Niche separation in European woodpeckers reflecting natural development of woodland pp. 139-153 In PECHACEK P. & D'OLEIRE-OLTMANNIS (W.): *International Woodpecker Symposium, Proceedings. Forschungsbericht 48, Nationalparkverwaltung Berchtesgaden*.
 - SENOSIAIN (A.) 2016.– Prédation au nid de Pic épeiche *Dendrocopos major* par une Martre des pins *Martes martes* dans les pré-Pyrénées navarraises (Espagne) en mai 2007. *Le Casseur d'Os*, 16: 114-115.
 - SHORT (L.L.) 1978.– Sympatry in Woodpeckers of Lowland Malayan Forest. *Biotropica*, 10: 122-133.
 - SHORT (L.L.) 1979.– Burdens of the Picids hole-excavating habit. *Wilson Bull.*, 9: 16-28.
 - SHORT (L.L.) & HORNE (J.F.M.) 1990. Woodpeckers: a world perspective and conservation concerns, pp. 5-12. In CARLSON (A.) & AULEN (G.) (Eds.), *Conservation and Management of Woodpecker populations*. Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala.
 - STENBERG (I.) 1996.– Nest site selection in six woodpecker species. *Cinclus*, 19: 21-38.
 - STENBERG (I.) & HOGSTAD (O.) 1992. Habitat use and density of breeding woodpeckers in the 1990's in More og Romsdal county, western Norway. *Fauna Norv. Ser. Cinclus*, 15: 49-61.
 - STORY (S.J.) 2007.– *Nest-site selection and nest survival of two woodpeckers species in ponderosa-pine dominated forests*. Thèse, University of Montana.
 - STYRING (A.R.) 2002.– *Local, regional and global patterns of Woodpecker (Picidae) diversity: ecological explanations and practical applications*. LSU Doctoral Dissertations, Louisiana State University and Agricultural and Mechanical College.
 - TORÖK (J.) 1990.– Resource partitioning among three woodpecker species *Dendrocopos* spp. during the breeding season. *Holarctic Ecology*, 13: 257-264.
 - WESOŁOWSKI (T.) 1989.– Nest-sites of hole-nesters in a primaeval temperate forest (Bialowieza National Park, Poland). *Acta Ornithologica*, 25: 321-350.
 - WESOŁOWSKI (T.) 2007.– Lessons from long-term hole-nester studies in a primeval temperate forest. *J. Ornithol.*, 148: 395S-405S.
 - WESOŁOWSKI (T.) 2011. "Lifespan" of Woodpecker-made holes in a primeval temperate forest: a thirty year study. *Forest Ecology and Management*, 262: 1846-1852.
 - WESOŁOWSKI (T.) & TOMIAŁOJĆ (L.) 1986.– The breeding ecology of woodpeckers in a temperate primaeval forest- preliminary data. *Acta Ornithologica*, 22: 1-21.
 - WESOŁOWSKI (T.), CZESZCZEWIK (D.), ROWIŃSKI (P.) & WALANKIEWICZ (W.) 2002.– Nest soaking in natural holes- a serious cause of breeding failure? *Ornis Fennica*, 79: 132-138.
 - WESOŁOWSKI (T.) & MARTIN (K.) 2018.– Tree holes and hole-nesting birds in European and North American forests pp. 79-134. In MIKUSINSKI (G.), ROBERGE (J.M.) & FULLER (R.J.). *Ecology and conservation of forest birds*. Cambridge.
 - WIEBE (K.L.), 2001.– Microclimate of tree cavity nests: is it important for reproductive success in Northern Flickers? *The Auk*, 118: 412-421.
 - WIEBE (K.L.), KOENIG (W.D.) & MARTIN (K.) 2007.– Costs and benefits of nest reuse versus excavation in cavity-nesting birds. *Ann. Zool. Fennici*, 44: 209-217.
 - WINKLER (H.), CHRISTIE (D.A.) & NURNEY (D.) 1995.– *Woodpeckers, a guide to the Woodpeckers, Piculets and Wrynecks of the World*. Pica Press, Robertsbridge Sussex.
 - WINKLER (H.), GAMAUF (A.), NITTINGER (F.) & HARING (E.) 2015.– Relationship of old world Woodpeckers (*Aves, Picidae*): new insights and taxonomic implications. *Ann. Naturhist Museum Wien*, 116: 69-86.
 - WITT (M.), 2010.– Mittelspecht *Dendrocopos medius* und Buntspecht *D. major* brüten gleichzeitig im selben Baum. *Die Vogelwelt*, 131-134.

