

# Des systèmes d'appariement chez les Picidés : une recension bibliographique

Jean-Louis Grangé & Fabrice Helfenstein



S. Poirier

Pic glandivore *Melanerpes formicivorus*, espèce archétype de reproduction coopérative chez les Picidés (en compagnie du Pic à face blanche *Picoides borealis*). San Gerardo de Dota (Costa Rica), 8 février 2022.

Les Picidés constituent une famille possédant de nombreuses originalités (creusement de cavités de reproduction, tambourinement) et adaptations (physiques, comportementales) bien connues et liées à leur vie sur des surfaces verticales. Il nous a paru intéressant d'accorder notre attention à leurs systèmes d'appariement, de détailler les cas apparaissant chez les pics européens et de mettre en valeur la manière dont ces systèmes répondent également à des caractéristiques et des contraintes écologiques propres à cette famille <sup>1</sup>.

Un système d'appariement décrit le nombre de partenaires sexuels et le type de relation – exclusive ou non – entretenus par les mâles et les femelles d'une espèce. Les systèmes d'appariement sont divisés en quatre grandes catégories :

1. La **monogamie sociale** désigne le fait de n'avoir qu'un seul partenaire dans un seul nid. C'est le système le plus répandu chez les oiseaux (TEMRIN & SILLÉN-TULBERG 1994). Cependant, dans les années 1980, le développe-

<sup>1</sup> Une liste des Pics non européens, engagés dans des systèmes d'appariement autres que la monogamie sociale, est donnée en annexe, avec bibliographie attenante.

ment des outils de génétique moléculaire (DNA fingerprinting), a mis en évidence que les jeunes d'une même nichée ne sont pas toujours génétiquement apparentés au mâle qui s'en occupe (GRIFFITH *et al.* 2002). Cette monogamie, qui comprend un pourcentage d'accouplements hors du couple, est désormais nommée monogamie avec paternité hors couple. Il s'avère que ce système concerne 90 % des oiseaux monogames. À l'inverse, dans la monogamie stricte, mâle et femelle ont une relation exclusive, même si le couple peut se désunir d'une reproduction à l'autre.

2. Dans la **polyandrie**, une femelle s'accouple avec plusieurs mâles et produit des nichées dans deux ou plusieurs nids.
3. Dans la **polygynie**, un mâle s'accouple avec plusieurs femelles et fréquente un ou plusieurs nids. Les systèmes avec lek (mot dérivé du suédois, désignant une aire de parade) peuvent être inclus dans la polygynie, puisque les femelles cherchent toutes à s'accoupler avec le mâle qui occupe la meilleure place sur le lek et monopolise la très grande majorité des accouplements.
4. La **polygynandrie** est une stratégie de reproduction où mâles et femelles ont deux ou plusieurs partenaires, que la relation soit exclusive ou non.

Bien que la littérature sur les systèmes d'appariement des pics soit très dispersée et parfois peu accessible, et que de nombreuses « zones grises » existent encore, en particulier pour les espèces néo-tropicales peu étudiées, il semble que tous les systèmes d'appariement, à l'exception des leks et de la polygynandrie, soient observés chez les pics. Par ailleurs, nous verrons que des cas très intéressants de reproduction coopérative et de parasitisme de ponte intraspécifique ont aussi été répertoriés.

## Monogamie sociale

### Un mâle, une femelle, un nid

Chez les Picedés (hors Torcol et quelques Picumnes), les deux sexes s'investissent à part égale dans la reproduction, le mâle y étant indispensable du creusement de la loge de nidifi-



P. Navarre

Pic noir *Dryocopus martius*. Chez cette espèce, seule la monogamie sociale a été rapportée à ce jour. Pyrénées-Atlantiques (France), 6 juin 2007.

cation (qui lui revient en majorité) à l'émancipation des jeunes. C'est le mâle qui passe la nuit sur les œufs et les premiers jours suivant l'éclosion, en sus de sa participation à l'incubation dans la journée. Son investissement très important tout au long de cette période limite ainsi fortement le développement de la polygynie. Toutes nos espèces européennes sont en majorité socialement monogames (WINKLER *et al.* 1995, 2002; GORMAN 2004). Cependant, chez les oiseaux, un accouplement ne dure, le plus souvent, que quelques minutes voire quelques secondes, ce qui ne représente pas une contrainte suffisante pour empêcher les mâles de s'accoupler en dehors du couple, ni les femelles de les accepter. La raison principale de l'évolution de la monogamie stricte chez les espèces où le mâle est indispensable à l'élevage de la nichée est donc à chercher du côté des avantages reproductifs pour les mâles et les femelles. Si les mâles ont toujours intérêt à chercher à s'accoupler hors du couple pour produire plus de progéniture génétiquement apparentée, ils ont aussi inté-



P. Navarre

Pic épeiche *Dendrocopos major* ravitaillant sa nichée avec une cerise. Un cas de polyandrie concernant cette espèce est rapporté du Japon. Pyrénées-Atlantiques (France).

rêt à réduire leurs soins parentaux lorsqu'une fraction des oisillons dont ils s'occupent ne sont pas d'eux, et cela même s'ils ne sont pas capables de les reconnaître individuellement. En effet, si les femelles d'une espèce acceptent de s'accoupler avec d'autres mâles et que ceux-ci ont une probabilité non nulle d'être apparentés à certains oisillons, le mâle monogame a un intérêt à réduire son investissement parental pour réserver son énergie propre et augmenter sa capacité de reproduction future. Dans un tel cas de figure, les femelles risquent de voir leur taux de reproduction diminuer, car tous les oisillons pourraient ne pas s'envoler. Ainsi, lorsque les mâles sont indispensables à la production de la nouvelle génération, les femelles, comme les mâles, ont intérêt à ne pas chercher de fécondation extra-couple en dehors de leur couple parental (BIRKHEAD & MOLLER 1992; LIGON 1999; MØLLER 2000).

Chez les **Pics noir** *Dryocopus martius* (GORMAN 2011) et syriaque *Dendrocopos syriacus*, nous n'avons pas trouvé d'études indiquant une déviation de ce mode monogame. Cependant, cette dernière espèce est régulière-

ment impliquée dans des reproductions mixtes avec le Pic épeiche, dont les hybrides peuvent être fertiles (KAJTOCH & KUSAL 2022).

### Avec accouplement hors couple

Même si tous les pics européens sont socialement monogames, de nombreux cas de paternité hors couple ont été observés, à l'instar de la grande majorité des autres espèces d'oiseaux. Par exemple, dans une étude allemande sur le **Pic tridactyle** *Picoides tridactylus*, quatre jeunes sur un total de 55 (7,3 % jeunes pour 15,4 % des pontes) étaient engendrés par un mâle différent de celui du couple (PECHACEK *et al.* 2006). Chez cette même espèce, en Finlande, deux jeunes (2,5 % des jeunes testés) de deux pontes différentes (7,7 % des pontes suivies) étaient produits par un mâle différent de celui du couple (LI *et al.* 2009). De son côté, MICHALEK (1998) a détecté 3,3 % de jeunes **Pics épeiches** *Dendrocopos major* issus de copulations hors couple sur 37 pontes, tandis qu'il n'en a remarqué aucun sur 13 pontes chez le **Pic mar** *Leiopicus medius*.

Chez le **Torcol fourmilier** *Jynx torquilla*, une étude de WINK *et al.* (2011) n'a remarqué que 0,7 % de jeunes non génétiquement apparentés au mâle du couple sur 292 analysés.

GRIFFITH *et al.* (2002) soulignent la corrélation négative entre les cas de copulation extra-couple et le rôle du mâle chez les oiseaux de façon générale, expliquant la rareté d'autres formes d'appariement que la monogamie chez les Picedés en sus d'une composante phylogénétique.

## Polyandrie

### Deux ou plusieurs mâles et une femelle, deux ou plusieurs nids

La polyandrie peut être simultanée ou successive, mais toujours dans la même saison de reproduction (LIGON 1999). L'incubation nocturne par les seuls mâles chez les Pics pourrait prédisposer à la polyandrie, qui reste toutefois rare dans cette famille.

Dans le cadre d'une étude sur l'île d'Hokkaido au Japon, KOTAKA (2008) rapporte le cas d'une femelle de **Pic épeiche** appariée simultanément à deux mâles, dont les nids respectifs étaient distants de 260 m. La femelle participait à l'incubation et au nourrissage des jeunes aux deux nids, les mâles passant la nuit dans leurs

<sup>2</sup> Méthode permettant d'identifier un individu via un échantillon de son ADN.

D. Laban



Couple de Pics épeichettes *Dryobates minor*. Quelques rares cas de polygynie sont rapportés pour cette espèce. Bénécjacq (France).

nids. Cependant, la femelle n'approvisionnait les jeunes du nid A qu'à hauteur de 6 % du total des apports et 38 % pour le nid B. Deux jeunes se sont envolés du nid A et trois du nid B, à deux jours d'intervalle.

En Finlande, une étude conduite en 1997 (Laine 1999) rapporte le cas d'une femelle de **Pic à dos blanc** *Dendrocopos leucotos* ayant pondu dans deux nids tenus par des mâles différents, à 5 km l'un de l'autre. Dans ce cas, la polyandrie était en partie décalée, les dépôts de ponte semblant ne pas avoir été synchrones. De plus, cette population est récente, issue d'individus arrivés de Sibérie lors d'invasions et devenus sédentaires, ce qui explique en partie un sex-ratio déséquilibré en faveur des mâles et un fort espacement des couples.

En Suède, une étude durant 10 ans et portant sur 17 territoires de **Pic épeichette** *Dryobates minor* (WIKTANDER *et al.* 2000), rapporte que 8,5 % des femelles étaient appariées simultanément à deux, voire trois mâles dans autant de nids, situés entre 1,4 et 3 km les uns des autres. Les femelles se sont investies de façon égale dans les divers nids, les mâles compensant à chaque fois le déficit de leur partenaire. Ces années-là, ces femelles ont produit 39 % de jeunes volants de plus que les femelles monogames. Les territoires des femelles polyandres étaient occupés par des couples monogames les années précédentes. Enfin, ces cas de polyandrie ont été observés lors d'années à sex-ratio déséquilibré en faveur des mâles. Chez la même

espèce, en Allemagne, une étude (ROSSMANITH *et al.* 2009) portant sur 12 territoires suivis pendant six années, a recensé 19 % des reproductions avec cas de polyandrie, qui concernaient trois femelles différentes ayant pondu dans des nids espacés de 0,81 à 2 km. Ces femelles ont mené à l'envol 4,7 jeunes en moyenne, soit 1,2 de plus que les couples monogames ces mêmes années. Les années précédentes et suivantes, ces femelles polyandres étaient en couples monogames stricts. Les auteurs concluent que ce type d'appariement ne peut apparaître chez les Picidés que si les mâles monogames sont aptes à compenser un effort réduit de leur partenaire tout au long de la période de reproduction.

Chez le **Torcol fourmilier** *Jynx torquilla*, un cas hypothétique a pu se produire en Belgique, où un individu équipé d'un émetteur a fréquenté une cavité avec une ponte déjà présente et élevé deux jeunes uni-parentalement : « Dans l'hypothèse où l'adulte observé serait effectivement un mâle et où cette situation ne serait pas due à la mort de la femelle après la ponte, le déroulement de la reproduction [...] correspondrait à un cas particulier de stratégie reproductive, en l'occurrence la polyandrie, connue chez d'autres espèces de Picidés » (KERVYN & XHARDEZ 2006). La date de ponte tardive est un autre élément en faveur de cette hypothèse.

## Polygynie

### Un mâle, plusieurs femelles, un ou plusieurs nids

Elle a été observée chez le **Torcol fourmilier**, dans une étude allemande, avec trois cas de polygynie sur 50 reproductions suivies, associant chaque fois un mâle et deux femelles sur deux nids. Ces reproductions étaient légèrement décalées, les pontes de la seconde femelle étant déposées peu de temps avant l'envol de la nichée de la première femelle (WINK *et al.* 2011). Ces mâles polygames ont amené à l'envol 13 jeunes contre 6,14 en moyenne pour les mâles monogames.

Chez le **Pic épeichette**, deux cas sont rapportés en Allemagne, les seuls concernant une polygynie multi-nids (WIKTANDER *et al.* 2000). Sur 17 territoires, durant 10 ans, deux mâles se sont chacun occupés de deux nids distants de 1,8 et 2,8 km, avec deux femelles différentes à chaque nid. Dans l'un de ces

cas, une femelle a perdu son partenaire suite à une prédation et s'est accouplée le lendemain avec le mâle voisin déjà apparié, sur son propre territoire (le nid était donc déjà existant et disponible). Ces territoires étaient occupés les années précédentes par des couples monogames. Dans ces deux situations, il y avait un excès de femelles les années concernées. Dans l'un des cas, l'incubation nocturne était assurée par le mâle dès le début de la ponte dans le premier nid et par la femelle un à deux jours après le dépôt de la ponte complète dans le second nid. Pour l'autre cas, il semble que la ponte du second nid n'était pas couvée la nuit.

## Reproduction coopérative

On parle de reproduction coopérative lorsqu'un ou plusieurs mâles se reproduisent avec une ou plusieurs femelles dans un seul nid avec l'aide éventuelle d'un ou plusieurs individus non reproducteurs, mais le plus souvent apparentés (par exemple, des jeunes des années précédentes ou des frères et sœurs). La reproduction coopérative, en tant que système propre à une espèce, n'est observée que chez deux espèces non européennes, le Pic glandivore *Melanerpes formicivorus* et le Pic à face blanche *Picoides borealis*, que nous ne détaillerons pas ici. Des cas rares et, semble-t-il occasionnels, ont cependant été rapportés chez des espèces européennes.

Chez le **Pic épeichette**, trois cas de reproduction coopérative ont été décelés en Catalogne lors de l'étude d'une population baguées de 1998 à 2000 dans des peupleraies : dans deux cas, un mâle et deux femelles nourrissaient les jeunes au nid et, dans le dernier cas, trois femelles, qui ont contribué à l'apport de proies dans les mêmes proportions. Ces cas ne sont pas considérés comme de la polygynie, car la femelle impliquée dans le premier cas est âgée d'un an et issue d'un couple voisin (« aide »), celles du second cas était en couple monogame l'année précédente (ROMERO *et al.* 2008, 2010). L'une des femelles était impliquée dans les trois reproductions, la seconde dans deux, la dernière uniquement en 2007. Ces trois cas sont intervenus en 2005, 2006 et 2007, suivant des coupes de 85 % d'arbres morts à l'automne 2004, qui ont entraîné une saturation de l'habitat et une perte d'arbres

pouvant avoir conduit à ces reproductions coopératives, combiné à un sex-ratio légèrement en faveur des femelles ces années-là (ROMERO *et al.* 2008, 2010).

Des cas ponctuels de reproduction coopérative ont été constatés chez le **Pic mar**, le **Pic tridactyle** et le **Pic cendré** *Picus canus*. Chez le Pic mar, trois cas ont été reportés, deux avec une unité comprenant deux mâles et une femelle et un avec deux femelles et un mâle (PASINELLI 1993; 2003; GÜNTHER & PASINELLI 2023). Les causes invoquées étaient une absence de partenaire au sein d'une population isolée (PASINELLI 1993; 2003), des échecs de reproduction importants dus à des travaux forestiers et une forte densité d'Étourneaux sansonnets *Sturnus vulgaris* nicheurs (GÜNTHER & PASINELLI 2023). Chez le Pic tridactyle, deux femelles nourrissaient au même nid dans une population lettonne (STRAZDS 1996). Enfin, chez le Pic cendré, dans une population isolée de Saxe (Allemagne), un nid était approvisionné par un mâle et deux femelles, la seconde femelle étant soupçonnée d'être un jeune de l'année précédente. Ce nid a produit quatre jeunes à l'envol, nombre supérieur à des nichées moyennes de cette région. Ce cas, exceptionnel pour l'espèce, est expliqué par la difficulté à trouver un partenaire proche au sein de cette population isolée (SÜDBECK & MEINECKE 1992).

Par souci d'exhaustivité, il nous faut signaler des aides au nourrissage inter-spécifiques très rarement rapportées (différents des cas d'hybridation avérés) :

- Un **Pic épeiche** femelle participant à l'incubation et au nourrissage de jeunes au nid d'un couple de **Pics syriaques** en Russie. La raison semblant être la disparition du partenaire ou un échec prématuré (MELNIKOVA 2015).
- Un **Pic mar** mâle participant au nourrissage de jeunes au nid d'un couple de **Pics de Lilford** *D. l. lilfordi* dans les Abruzzes (Italie) (FORCONI & BULGARINI 2019). Ce comportement peut être expliqué par la rareté du Pic mar en ce lieu (altitude 1300 m), entraînant une difficulté à trouver un partenaire ou à un échec de reproduction.
- Un **Pic épeichette** femelle nourrissant des jeunes d'un couple de **Torcols fourmiliers** au nid dans le Doubs (France). Dans ce cas, une destruction des jeunes ou des œufs du



H. Laffitte

Pic mar *Leucopicus medius*. Quelques cas d'aide au nourrissage concernant cette espèce, avec une suspicion de polygynie. Pyrénées-Atlantiques (France), 12 mai 2012.

Pic épeichette par le Torcol, avant le dépôt de sa propre ponte dans la même cavité est fortement envisagée puisque, lors de la première observation (mi-mai), un couple d'Épeichettes défendait les alentours de la loge contre des Étourneaux *Sturnus vulgaris* (CONTEJEAN 1998).

## Parasitisme de ponte intra-spécifique

Le parasitisme de ponte est défini par le dépôt d'un ou plusieurs œufs par une femelle étrangère au couple ou au groupe. Il ne s'agit pas à proprement parler d'un système d'appariement et il peut se produire au sein de tous les systèmes.

Des cas de parasitisme ont été détectés chez le **Pic tridactyle**. En Finlande, deux jeunes sur 46 analysés n'ont pas pu être assignés à la femelle du couple, ni à aucune femelle voisine; le génotype de tous les adultes voisins n'ayant pu être déterminé, un parasitisme est probable (LI *et al.* 2009). En Allemagne, de 1994 à 2004, 55 individus marqués appartenant à 35 couples ont été suivis et testés pour leur parenté. Un

seul n'avait pas la femelle du couple comme « mère génétique ». D'après les auteurs, la ponte en question étant importante pour l'espèce et il s'agissait vraisemblablement d'un cas de parasitisme (PECHACEK *et al.* 2005).

Un cas potentiel est rapporté d'Italie chez le **Torcol fourmilier**, sur la base de la découverte de 8 œufs présents dans un nichoir vide quatre jours plus tôt. Au vu du rythme anormal de dépôt des œufs, les auteurs en ont déduit qu'au moins deux femelles avaient dû pondre (FRATICELLI & WIRZ 1991). Sept jeunes se sont envolés. Ne sachant pas si les deux femelles ont élevé les jeunes, on ne peut affirmer qu'il s'agit de parasitisme. Un suivi plus intense aurait permis d'écarter un cas de polygynie, qui ne peut être exclu au vu des éléments exposés.

## Discussion et conclusion

Quatre types de remarques peuvent être émises au terme de cette recension bibliographique (nous y incluons la totalité des espèces, européennes ou non).

- **Premièrement**, ces études sont basées sur la possibilité de reconnaître les individus du groupe ou du couple étudiés. Ils doivent donc être bagués en couleur, ainsi que leurs jeunes encore au nid, ou mieux, équipés de balises. Ajoutées à cela, les nouvelles méthodes d'analyses génétiques appliquées à la détermination de paternité sont indispensables pour s'assurer de la filiation des jeunes au nid. Nous voyons déjà que ces contraintes réservent ce type d'étude à des groupes nombreux et bien équipés. Ainsi, de nombreuses espèces (particulièrement néo-tropicales, indo-malaisiennes et africaines, non décrites ici) sont soupçonnées d'avoir des systèmes d'appariement s'éloignant de la monogamie, mais l'absence de méthodes d'analyses génétiques adaptées ont, à ce jour, empêché d'en obtenir des preuves définitives.
- **Deuxièmement**, la monogamie sociale, avec ou sans accouplements hors couple, est de loin le système d'appariement le plus répandu chez les Picidés, du fait de la forte participation du mâle à la reproduction; particularité remarquable, chez les Oiseaux, c'est lui qui passe la nuit sur les œufs, puis auprès des jeunes les premiers jours suivant l'éclosion, tout en participant à égalité à

l'incubation diurne et à l'approvisionnement des jeunes au nid. Ajouté au fait que la construction de la loge de reproduction est en grande majorité le fait du mâle, on comprend que ces contraintes rendent les cas de polygynie rares (trois cas répertoriés avec des conditions particulières: ponte décalée; mâle victime de prédation; femelle absente, puis de retour).

- **Troisièmement**, les cas de polyandrie (5) sont tout aussi rares. Dans la mesure où ce sont les mâles qui construisent le nid, en cas de sex-ratio déséquilibré en faveur des femelles, ce type d'appariement devrait se produire relativement facilement au vu du rôle prépondérant des mâles dans la reproduction chez les Pics. Les femelles polyandres mènent à bien plus de jeunes que celles monogames et souvent elles étaient engagées dans des couples monogames les années précédentes, montrant que des conditions particulières une année donnée (sex-ratio déséquilibré, forte densité, perte du partenaire, coupes forestières) permettent ce type d'alliance. ROSSMANITH *et al.* (2009) précisent que ce type d'appariement ne peut apparaître chez les Picidés que si les mâles monogames sont aptes à compenser un effort réduit de leur partenaire tout au long de la période de reproduction: les mâles engagés dans de tels modes d'appariement, au vu des efforts nécessaires au succès reproducteur de leur part, obèrent leurs chances futures de laisser des descendants.
- **Quatrièmement**, la reproduction coopérative est le fait de trois espèces qui la pratiquent de façon régulière, voire exclusive. Cependant, des aides au nourrissage plus ou moins régulières ont été rapportées au sein de 14 espèces supplémentaires (intégrant souvent des jeunes des reproductions précédentes ou des individus ayant échoué dans leur reproduction). Le genre *Melanerpes* est impliqué dans le tiers de ces cas. Ce comportement ne peut cependant pas être rattaché directement à une réelle coopération puisque, dans la plupart des cas, les individus concernés reviennent à une monogamie classique l'année suivante; par ailleurs, ce système ne concerne que peu de couples.

## Remerciements

Bertrand Posse, rédacteur de *Nos Oiseaux*, a non seulement accueilli avec bienveillance cet article s'écartant quelque peu du contenu habituel de la revue, mais aussi apporté des conseils rédactionnels permettant une mise en forme adéquate aux fins de publication.

**Résumé Des systèmes d'appariement chez les Picidés: une recension bibliographique.** Les divers systèmes d'appariement des Picidés européens sont présentés sur la base d'une recension bibliographique la plus exhaustive possible. La monogamie sociale apparaît la règle, en grande partie dû au rôle du mâle dans la reproduction qui est égal ou même supérieur à celui de la femelle chez les Pics. D'autres systèmes ont également été constatés de façon souvent ponctuelle: polyandrie, polygynie, reproduction coopérative et parasitisme de ponte. Nous insistons sur les raisons écologiques ou autres ayant conduit à ces modes peu courants. En annexe, une liste des Picidés non européens est présentée avec bibliographie afférente.

**Zusammenfassung Des systèmes d'appariement chez les Picidés: une recension bibliographique.** Les divers systèmes d'appariement des Picidés européens sont présentés sur la base d'une recension bibliographique la plus exhaustive possible. La monogamie sociale apparaît la règle, en grande partie dû au rôle du mâle dans la reproduction qui est égal ou même supérieur à celui de la femelle chez les Pics. D'autres systèmes ont également été constatés de façon souvent ponctuelle: polyandrie, polygynie, reproduction coopérative et parasitisme de ponte. Nous insistons sur les raisons écologiques ou autres ayant conduit à ces modes peu courants. En annexe, une liste des Picidés non européens est présentée avec bibliographie afférente.

**Summary Des systèmes d'appariement chez les Picidés: une recension bibliographique.** Les divers systèmes d'appariement des Picidés européens sont présentés sur la base d'une recension bibliographique la plus exhaustive possible. La monogamie sociale apparaît la règle, en grande partie dû au rôle du mâle dans la reproduction qui est égal ou même supérieur à celui de la femelle chez les Pics. D'autres systèmes ont également été constatés de façon souvent ponctuelle: polyandrie, polygynie, reproduction coopérative et parasitisme de ponte. Nous insistons sur les raisons écologiques ou autres ayant conduit à ces modes peu courants. En annexe, une liste des Picidés non européens est présentée avec bibliographie afférente.

## Bibliographie

- BIRKHEAD T. R. & A. P. MOLLER (1992): Sperm Competition in Birds. Evolutionary Causes and Consequences. Academic Press, London.
- CONTEJEAN, G. (1998): Élevage particulier d'un jeune Torcol fourmilier *Jynx torquilla*. *Nos Oiseaux* 45: 250.
- FORCONI, P. & F. BULGARINI (2019): Alimentazione interspecifica tra Picchio dorsobianco di *Dendrocopos leucotos lilfordi* e Picchio rosso mezzano *Leiopicus medius* in Italia centrale. *Alula* 26: 159-162.
- FRATICELLI, F. & A. WIRZ (1991): Evidence of intraspecific nest parasitism in Wrynck *Jynx torquilla*. *Avocetta* 15: 65.
- GORMAN, G. (2004): *Woodpeckers of Europe*. A Study of the European Picidae. Bruce Coleman Ed.
- GORMAN, G. (2011): *The Black Woodpecker*. A monograph on *Dryocopus martius*. Lynx Edicions, Barcelona.
- GRANGÉ, J.-L. (2022): Les Pics à dos blanc et de Lilford: une histoire naturelle du complexe *Dendrocopos leucotos*. *Alauda* 90, suppl. 1-152.
- GRIFFITH, S.C., I. P. F. OWENS & K. A. THUMAN (2002): Extra pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function. *Mol. Ecol.* 11: 2195-2212.
- GÜNTHER, E. & G. PASINELLI (2023): Helfer an den Höhlen des Mittelspechts *Leiopicus medius* in Hannover und der Nordostschweiz. *Ornithol. Beob.* 120: 76-81.
- KAUTOCH, L. & B. KUSAL (2022): The first case of a successful brood from a double hybrid mixed pair (*Dendrocopos syriacus* x *Dendrocopos major* (Picidae)). *Ibis* 164: 1273-1277.
- KERVYN, T. & C. XHARDEZ (2006): Utilisation de l'espace par le Torcol fourmilier (*Jynx torquilla*) lors d'une nidification uniparentale en Ardenne. *Aves* 43: 65-72.
- KOTAKA, N. (2008): Classical polyandry in the Great Spotted Woodpecker *Dendrocopos major*. *Ibis* 140: 335-336.
- LAINÉ, T. (1999): The White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos* getting over the population decline? Monitoring studies in 1997-1998. *Linnut-Vuosikirja* 1998: 4-9.
- LI, M. H., K. VÄLIMÄKI, M. PIHA, T. PAKKALA & J. MERILÄ (2009): Extrapair Paternity and Maternity in the Three-Toed Woodpecker, *Picoides tridactylus*: Insights from Microsatellite-Based Parentage Analysis. *PLoS ONE* 4(11): e7895. doi:10.1371/journal.pone.0007895.
- LIGON, J. D. (1999): *The Evolution of Avian Breeding Systems*. Oxford University Press, Oxford.
- MELNIKOV, E. Y. (2015): [Un cas inhabituel d'aide entre le Pic épeiche *Dendrocopos major* et le Pic syriaque *D. syriacus*] (en russe). *Russian J. Ornithol.* 1217: 4211-4214.
- MICHALEK, K. G. (1998): *Sex roles in Great Spotted Woodpeckers Picoides major and Middle Spotted Woodpeckers Picoides medius*. Thèse, Université de Vienne, Autriche.
- MÖLLER, A. P. (2000): Male parental care, female reproductive success and extrapair paternity. *Behav. Ecol.* 11:161-168.
- PASINELLI, G. (1993): Nachweis eines Helfers bei einer Brut des Mittelspechts *Dendrocopos medius*. *Ornithol. Beob.* 90: 303-304.
- PASINELLI, G. (2003): *Dendrocopos medius* Middle Spotted Woodpecker. *Birds of the Western Palearctic Update* 5: 49-99.
- PECHACEK, P., K. G. MICHALEK, H. WINKLER & D. BLOMQUIST (2005): Monogamy with exceptions: Social and genetic mating system in a bird species with high parental investment. *Behav.* 142: 1093-1114.
- PECHACEK, P., K. G. MICHALEK, H. WINKLER H. & D. BLOMQUIST (2006): Classical polyandry found in the three-toed woodpecker *Picoides tridactylus*. *J. Ornithol.* 147: 112-114.
- ROMERO, J. L. & J. PÉREZ (2008): Two cooperative breeding cases in Lesser Spotted Woodpecker *Dendrocopos minor*. *J. Ornithol.* 149: 67-74.
- ROMERO, J. L., S. MÜCKE & J. PÉREZ (2010): A male destroying an egg in a cooperative breeding attempt in Lesser Spotted Woodpecker. *J. Ornithol.* 151: 805-809.
- ROSSMANITH, E., N. BLAUM, K. HÖNTSCH & F. JELTSCH (2009): Sex-related parental care strategies in the lesser-spotted Woodpecker *Picoides minor*: of flexible mothers and dependable fathers. *J. Avian Biol.* 40: 28-33.
- STRAZDS, M. (1996): [Two females of Three-toed Woodpecker feeding juveniles in the same hole] (en letton). *Putni daba* 6: 26.
- SÜDBECK, P. & H. MEINECKE (1992): Grauspecht-Weibchen *Picus canus* als Helfer an der Bruthöhle. *J. Ornithol.* 133: 443-446.
- TEMNIN, H. & B. SILLÉN-TULBERG (1994): The evolution of avian mating systems: a phylogenetic analysis of male and female polygamy and length of pair bond. *Biol. J. Linn. Soc.* 52: 121-149.
- WIKTANDER, U., O. OLSSON & S. G. NILSSON (2000): Parental care and social mating system in the Lesser Spotted Woodpecker *Dendrocopos minor*. *J. Avian Biol.* 31: 447-456.
- WINK, M., D. BECKER, D. TOLKMITT, V. KNIGGE, H. SAUER-GÜRTH & H. STAUDTER (2011): Mating system, paternity and sex allocation in Eurasian Wrynecks (*Jynx torquilla*). *J. Ornithol.* 152: 983-989.

- 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. & D. A. CHRISTIE (2002): Family Picidae (Woodpeckers). pp. 296-555. 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.

Jean-Louis Grangé, 2 Impasse de la Gélaque, FR-64800 Bénéjacq, lilfordi64@orange.fr  
 Fabrice Helfenstein, Route du Pavement 81, CH-1018 Lausanne, fabrice.helfenstein.fr

Contributions respectives – JLG: Idée d'article, recherches bibliographiques, premier jet rédactionnel, aspects spécifiques de la reproduction des Picidés. FH: Aspects théoriques des systèmes d'appariement et implications écologiques, avec apport bibliographique important. Rédaction définitive en commun par les deux auteurs.

Annexe Les systèmes d'appariement (hors monogamie sensu lato) chez les Pics extra-européens

**Polyandrie classique**

Deux ou plusieurs mâles et une femelle, deux ou plusieurs nids

Pic flamboyant *Colaptes auratus*

WIEBE, K. L. (2002): First Reported Case of Classical Polyandry in a North American Woodpecker, the Northern Flicker. *Wilson Bull.* 114: 401-403.

WIEBE, K. L. & B. KEMPENAERS (2009): The social and genetic mating system in flickers linked to partially reversed sex roles. *Behav. Ecol.* 20: 453-458.

Pic de Williamson *Sphyrapicus thyroideus*

GYUG, L. W., R. C. DOBBS, T. E. MARTIN & C. J. CONWAY (2023): *Williamson's Sapsucker*. In: Billerman, S. M. & B. K. Keeney (eds): *Birds of the World*. Version 2.0. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.

Pic à sourcils noirs *Melanerpes superciliosus*

WILLIMONT, L. A., J. A. JACKSON & B. J. S. JACKSON (1991): Classical polyandry in the West Indian Woodpecker on Abaco, Bahamas. *Wilson Bull.* 103: 124-125.

**Polygynie**

Un mâle, plusieurs femelles, un ou plusieurs nids

Pic à ventre roux *Melanerpes carolinus*

OWENS, M. & S. OWENS (1992): Observations on a promiscuous Red-bellied Woodpecker (*Melanerpes carolinus*). *Alabama Birdlife* 39: 7.

Pic à front doré *Melanerpes aurifrons*

HUSAK, M. (2005): Atypical pair-bonding behavior among golden-fronted woodpeckers (*Melanerpes aurifrons*). *The Southwestern Naturalist* 50: 85-87.

En sus de ces cas, plusieurs espèces du genre *Melanerpes* sont soupçonnées de recourir à ce type d'appariement, sans preuve formelle faute d'études approfondies: Pic dominicain *Melanerpes candidus*, Pic à tête rouge *M. erythrocephalus*, Pic à poitrine rouge *Sphyrapicus ruber*.

BACKHOUSE, F. (2005): *Woodpeckers of North America*. Firefly Books, Richmond Hill.

SHORT, L. (1982): *Woodpeckers of the world*. Delaware Museum of Natural History.

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. & D. A. CHRISTIE (2002): *Family Picidae (Woodpeckers)*. pp. 296-555. 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.

### Reproduction coopérative

*Un ou plusieurs mâles reproducteurs avec une ou plusieurs femelles reproductrices sur un seul nid avec l'aide éventuelle d'un ou plusieurs individus non reproducteurs*

Pic glandivore *Melanerpes formicivorus*

KOENIG, W. D. (2017): What drives cooperative breeding? *PLoS Biol.* 15: e2002965.

KOENIG, W. D. & E. L. WALTERS (2015): Temporal variability and cooperative breeding: testing the bet-hedging hypothesis in the acorn woodpecker. *Proc. R. Soc. B* 282: 20151742.

LIGON, J. D. (1999): *The Evolution of Avian Breeding Systems*. Oxford University Press, Oxford.

Pic à chevron d'or *Melanerpes cruentatus*

VAN DER HOEK, Y. (2016): Observations of the breeding behavior of the Yellow-tufted Woodpecker (*Melanerpes cruentatus*) in Napo province, Ecuador. *Ornitol. Neotrop.* 27: 109-112.

WINKLER, H. & D. A. CHRISTIE (2002): Family Picidae (Woodpeckers). pp. 296-555. 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.

Pic alezan *Melanerpes hypopolius*

HENDRICKS, P., J. R. McAuliffe & A. Valiente-Banuet (1990): On communal roosting and associated winter social behavior of Grey-breasted woodpeckers. *The Condor* 92: 254-255.

LEONARD, D. L. (2000): Breeding and life history observations of the Grey-breasted Woodpecker (*Melanerpes hypopolius*). *Ornitol. Neotrop.* 11: 341-348.

Pic à face blanche *Picoides borealis*

BACKHOUSE, F. (2005): *Woodpeckers of North America*. Firefly Books, Richmond Hill.

CONNER, R. N., J. R. McCormick, R. R. Schaefer, D. Saenz & D. C. Rudolph (2001): A Red-cockaded Woodpecker Group with Two Simultaneous Nest Trees. *Wilson Bull.* 113: 101-104.

LIGON, J. D. (1999): *The Evolution of Avian Breeding Systems*. Oxford University Press, Oxford.

### Aides au nourrissage intra-spécifiques ponctuelles

Pic laboureur *Geocolaptes olivaceus*

SHORT, L. L. (1971): The Evolution of Terrestrial Woodpeckers. *Amer. Mus. Novitates* 2467: 1-23.

SHORT, L. (1982): *Woodpeckers of the world*. Delaware Museum of Natural History.

Pic champêtre *Colaptes campestris campestris*

DIAS, R. I., M. S. WEBSTER, D. GOEDERT & R. H. MACEDO (2013): Cooperative Breeding in the Campo Flicker I: Breeding Ecology and Social Behavior. *The Condor* 115: 847-854.

Pic meunier *Mulleripicus pulverulentus*

LAMMERTINK, M. (2004): Grouping and cooperative breeding in the Great Slaty Woodpecker. *The Condor* 106: 309-319.

Pic à poitrine rouge *Sphyrapicus ruber*

TROMBINO, C. (2000): Helping behavior within Sapsuckers (*Sphyrapicus* spp.). *Wilson Bull.* 112: 273-275.

WALTERS, E. L., E. H. MILLER & P. E. LOWTHER (2002): *Red-breasted Sapsucker Sphyrapicus ruber and Red-naped Sapsucker Sphyrapicus nuchalis*. In: Poole, A. & F. Gill (eds): *The Birds of North America* 663. The Birds of North America Inc, Philadelphia.

Pic dominicain *Melanerpes candidus*

WINKLER, H., D. A. CHRISTIE & G. M. KIRWAN (2020): *White Woodpecker Melanerpes candidus*. In: del Hoyo, J. A. Elliott, J. Sargatal, D. A. Christie, & E. de Juana (eds): *Birds of the World*. Version 1.0 Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.

Pic à tête rouge *Melanerpes erythrocephalus*

ATTERBERY-JONES, M. R. & B. D. PEER (2010): Cooperative breeding by Red-headed Woodpeckers. *Wilson J. Ornithol.* 122: 160-162.

Pic à front jaune *Melanerpes flavifrons*

WINKLER, H., D. A. CHRISTIE & A. BONAN (2020): *Yellow-fronted Woodpecker Melanerpes flavifrons*. In: del Hoyo, J. A. Elliott, J. Sargatal, D. A. Christie, & E. de Juana (eds): *Birds of the World*. Version 1.0 Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.

Pic kizuki *Yungipicus kizuki*

YAMAGAMI, N. (1992): [An observation of the Japanese Pygmy Woodpecker *Dendrocopos kizuki* and their helper] (en japonais). *Strix* 11: 336-338.

Pic olive *Chloropicus griseocephalus*

WINKLER, H. & D. A. CHRISTIE (2020): *Olive Woodpecker Chloropicus griseocephalus*. In: del Hoyo, J. A. Elliott, J. Sargatal, D. A. Christie, & E. de Juana (eds): *Birds of the World*. Version 1.0 Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.

Pic mineur *Picoides pubescens*

BACKHOUSE, F. (2005): *Woodpeckers of North America*. Firefly Books, Richmond Hill.

Parmi le genre *Melanerpes*, plusieurs espèces sont susceptibles d'utiliser ce système de reproduction coopérative, mais elles ont fait l'objet de très peu d'études ciblées: Pic à front jaune *M. flavifrons*, Pic des cactus *M. cactorum*, Pic d'Hispaniola *M. striatus*.

SHORT, L. (1982): *Woodpeckers of the world*. Delaware Museum of Natural History.

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. & D. A. CHRISTIE (2002): *Family Picidae (Woodpeckers)*. pp. 296-555. 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.

### Parasitisme de ponte intra-spécifique

*Dépôt d'un ou plusieurs œufs par une femelle étrangère au couple ou au groupe*

Pic flamboyant *Colaptes auratus*

WIEBE, K. L. & B. KEMPENAEERS (2009): The social and genetic mating system in flickers linked to partially reversed sex roles. *Behav. Ecol.* 20: 453-458.

Pic champêtre *Colaptes campestris campestris*

DIAS, R. I., M. S. WEBSTER, D. GOEDERT & R. H. MACEDO (2013): Cooperative Breeding in the Campo Flicker I: Breeding Ecology and Social Behavior. *The Condor* 115: 847-854.

DIAS, R. I., R. H. MACEDO, D. GOEDERT & M. S. WEBSTER (2013): Cooperative Breeding in the Campo Flicker II: Patterns of Reproduction and Kinship. *The Condor* 115: 855-862.

Pic à nuque rouge *Sphyrapicus nuchalis*

WALTERS, E. L., E. H. MILLER & P. E. LOWTHER (2002): *Red-breasted Sapsucker Sphyrapicus ruber and Red-naped Sapsucker Sphyrapicus nuchalis*. In: Poole, A. & F. Gill (eds): *The Birds of North America* 663. The Birds of North America Inc, Philadelphia.