

Les Pics à dos blanc et de Lilford

Une histoire naturelle du complexe
Dendrocopos leucotos

Jean-Louis GRANGÉ



Pic de Lilford

(J.-L. SOULÉ ; Béarn, mai 2015)

SOMMAIRE*

Avant-propos	3
Remerciements	4
Introduction	5
Chapitre I - Les Pucidés	7
1) Distribution, taxinomie	7
2) Génome, caryotype	12
3) Adaptations	12
Chapitre II - Le complexe « <i>Dendrocopos leucotos</i> » (Bechstein, 1802)	23
1) Taxinomie	23
2) Biométrie	31
3) Plumage	34
4) Mues	42
4) Habitat	43
5) Réintroduction en Suède	45
6) Effectifs, densités	45
7) Mouvements	48
8) Hybrides	49
9) Parasites	49
Chapitre III - Le Pic de Lilford <i>Dendrocopos leucotos lilfordi</i> (Sharpe et Dresser, 1871)	51
1) Historique de la découverte du Pic de Lilford	51
2) Distribution, effectifs, densités	59
3) Habitat	62
4) Biométrie, plumage, mues	65
Chapitre IV - Écologie du Pic à dos blanc <i>lato sensu</i>	73
1) Cycle annuel	73
2) Domaine vital, territoire	74
3) Utilisation de l'habitat- Recherche de nourriture	77
4) Régime alimentaire	79
5) Emissions vocales, tambourinement	81
6) Prédation- Mortalité naturelle	90
7) Espérance de vie	91
8) Cavités automnales	92
9) Cavicoles secondaires	92
10) Pucidés sympatriques	93
Chapitre V – Reproduction	95
1) Caractéristiques de l'arbre de nid	96
2) Phénologie de reproduction, élevage des jeunes	101
Chapitre VI - Scénarios de peuplement de l'Europe	113
1) L'importance des isolats et de leur différenciation	113
2) Histoire de l'avifaune européenne au Quaternaire	114
3) Trois réactions possibles des espèces d'oiseaux au réchauffement postglaciaire	115
4) Essai biogéographique	116
Chapitre VII - Mesures préconisées pour la conservation du Pic à dos blanc	123
1) Rôle des Pics en forêt	123
2) Mesures de conservation préconisées	125
Chapitre VIII – Conclusions	127
Bibliographie	128
Annexes	155
1) Chorologie du genre <i>Dendrocopos</i>	155
2) De quelques naturalistes en connexion avec le Pic à dos blanc	155
3) Le Pic à dos blanc dans les collections muséologiques	160
4) Le Pic à dos blanc en philatélie	161

* cliquer sur une entrée du sommaire pour atteindre directement la page concernée

LES PICS À DOS BLANC ET DE LILFORD,

UNE HISTOIRE NATURELLE DU COMPLEXE *Dendrocopos leucotos*

Jean-Louis GRANGÉ

AVANT-PROPOS

« *Le premier devoir d'un auteur qui veut écrire sur une partie quelconque des sciences est de connaître à fond les travaux des savants qui l'ont précédé.* »

Baron Ph. PICOT DE LAPEYROUSE, 1814.

Le point de départ de ce travail est l'intérêt que je porte depuis toujours aux Pics et aux forêts qu'ils hantent que ce soit dans les Pyrénées, en Europe (Espagne, Suède, Norvège, Finlande, Russie) et partout où ils existent : Asie (Inde, Népal, Mongolie, Kazakhstan, Bornéo, Thaïlande), Amérique du Nord (Canada, Texas, Arizona), du Sud (Venezuela, Équateur, Argentine), Afrique (Maroc, Zimbabwe, Sénégal, Éthiopie) m'ayant permis de rencontrer plus de 90 espèces dont au moins une espèce des 28 genres sur les 33 que compte cette famille selon DELHOYO & COLLAR (2014). La découverte d'un premier nid en 1984 a servi de déclencheur pour une étude approfondie du Pic de Lilford sous tous ses aspects, en d'autres mots, son histoire naturelle. De fil en aiguille, poussé par une soif de connaissances inextinguible, j'ai commencé à rechercher et à lire les diverses publications parues traitant de *Dendrocopos leucotos stricto sensu* et pense avoir lu ou consulté presque tout ce qui a été écrit à son sujet, couvrant la totalité de l'aire de répartition de l'espèce dont la description princeps des 32 taxa sub-spécifiques connus. Cet ouvrage dresse un tableau, le plus exhaustif possible, des connaissances de l'espèce acquises depuis sa description en 1802 (voire antérieurement) jusqu'à nos jours.

Le second but recherché est de (re)mettre à l'honneur les nombreuses personnalités des XVIII^e et XIX^e siècles ayant participé de près ou de loin à une meilleure connaissance des Pucidés en général et du Pic à dos blanc en particulier ; près de 17 % des noms français des espèces de cette famille font référence à un naturaliste dont le tiers est de nationalité française (DEL HOYO & COLLAR, 2014). La plupart ont également fortement contribué à l'amélioration de nos connaissances ornithologiques générales de contrées peu parcourues à l'époque et à un début de biogéographie du monde avien. Chacune de ces dénominations raconte une histoire, très souvent digne d'intérêt (BEOLENS & WATKINS, 2003).

Voici une liste non exhaustive de quelques-uns de ces précurseurs : explorateurs (S. BERGMAN, T. BLAKISTON, Abbé A. DAVID, J.D.D. LA TOUCHE, F. LE VAILLANT, E. LÖNNBERG, L.F. MLOKOSIEWICZ, S. PALLAS, T.L. POWIS-Lord LILFORD, G.F.R. RADDE, B. STEGMANN, L. STEJNEGER, R. SWINHOE, M.L. TACKZANOWSKI), systématiciens (J. M. BECHSTEIN, C.L. BONAPARTE, S.A. BUTURLIN, A.H. CLARK, G.P. DEMENTIEV, S.J. GOULD, I. KOHL, N. KURODA, A. MALHERBE, T. MOMIYAMA, R. B. SHARPE, A. STOLLMANN, Y. YAMASHINA), anatomistes (A. G. BORELLI, J. P. CHAPIN, A. LEIBER, F.A. LUCAS), éthologistes (D. GOODWIN).

Dans ce même but, nous citons toutes nos sources dans le texte conformément à la pratique scientifique « standard » : cela permet au lecteur d'attribuer instantanément un fait, une observation, une hypothèse à une (des) personne(s), leur rendant le crédit qui leur est dû sans avoir à se reporter à chaque fois à la bibliographie générale.

Cette monographie a été publiée en 2022 comme numéro spécial de la revue internationale d'ornithologie *Alauda* (90-1, 152 pages). Nous présentons ici une monographie révisée avec de nombreux ajouts (articles récents ou anciens non encore consultés, éthogrammes, nouveaux documents photographiques), en sus de corrections de quelques erreurs ou approximations. On pourra se reporter aussi à la rubrique concernant cette espèce, récemment mise à jour de *Birds of the World* de *Cornell Lab. of Ornithology* (GRANGÉ, 2023). La mise en page de cette version revue et augmentée a été effectuée par Jean-Marc FOURCADE que je tiens à remercier chaleureusement pour son travail soigné.

REMERCIEMENTS

Cet ouvrage est le fruit de nombreux contacts établis tout au long de trois décennies, avec des naturalistes des divers pays habités par l'espèce, de conservateurs de Musées qui ont bien voulu répondre positivement à nos sollicitations, de naturalistes locaux qui nous ont fait part leurs observations. Le GOPA a été à l'origine d'un programme de capture (2014-2019) dont l'autorisation nous a été délivrée par le CRBPO et qui a permis de constituer une petite équipe dédiée à l'espèce, en collaboration avec le Parc National des Pyrénées et a conduit à la publication de cette monographie.

Nous remercions donc chaleureusement et amicalement : P. ABSALON (Musée Boucher de Perthes, Abbeville), V. AJDER (Moldavie) ; J.-C. ALBERNY (GOPA), Ch. ANDRÉ (ONF64-PNP), V. ANDRIEU-PONEL (IMBE, université Aix-Marseille), J.M. ARGENTIN (MHN Le Havre), C. AUDIBERT (Musée des Confluences, Lyon), S. AUGERBOURDEZEAU (Musée B. d'Agesci, Niort), J.-C. AURIA (ONF-64), K. BAIRLEIN (Editeur Journal of Ornithology), J. BARREIRO RODRIGUEZ (MHN Madrid), R. BEKER (Museum Heinehanum), H. M. BERG (Naturhistorisches Museum, Vienne), A. BERGERET (MHN V. Brun, Montauban), M. BERGMANIS (Lettonie), L. BESSON (MHN Bourges), T. BINO (Albanie), G. BOANO (MHN Turin), P. BOUDAREL, A.L. BOUKEF (MHN Blois), P. BOUSSÈS (MNHN Paris), K.A. BOYLA (Turquie), A. BRAXENTHALER (MHN Nancy), M. BROOKE (Département de Zoologie, Université de Cambridge), C. CAMBON (MHN Nîmes), P. CANDEGABE (MHN Grenoble), H. CAP (MHN Toulouse), Y.J. CHEN (National Museum of Natural Science, Taïwan), G. CHIOZZI (MHN Milan), C.Y. CHOI (Seoul National University), J. CHYIL (Ornithological Station, RépubliqueTchèque), D. ČIKOVIĆ (Croatie), C.M. DARDIA (Cornell Museum of Vertebrate), D. DEMENTAVICIUS (Kaunas Museum de zoologie, Lituanie), K. DENAC (Slovénie), M. DIMAKI (Goulandrís NHM, Grèce), C. DOMSA (Roumanie), A. DONINI (MHN Nantes), I. FADEEV (Darwin Museum, Moscou), J. FJELDSÅ (Muséum Copenhague), M. FLANNERY (California Academy of Science), P. F. FLÜCKIGER (Olten NaturMuséum, Suisse), S. FRAHNERT (Liebniz Institute for Evolution and Biodiversity Science, Berlin), T. FUIZ (MHN Budapest), L. FUMIN (Chinese Academy of Science, Pékin), J.J. GARCET-LACOSTE (ONF-64), B. GASIC (Bosnie), I. GAVRILOV (Krasnoyarsk Regional Museum), P. GEIGER-SCHUTZ (Olten NaturMuséum, Suisse), M. GELANG (Göteborgs Naturhistoriska Museum), G. GELLING (Dutch CDNA), G. GERDJHIKOV (Bulgarie), O. GERRIET (MHN Nice), C. GOURAUD (Musée de la Vallée, Barcelonnette), I. GRBAC (MHN Zagreb), G. GRÉGOIRE (MNH Troyes), R. GRÉGOIRE (ONF-64), J. GRÉGORI (Slovénie), E. GUILHO (MHN Bayonne), P. GUILLEN (Musée du Pays de Luchon), M. HAGEMANN (Bishop Museum, Honolulu), M.A. HERAN (Musée de Montbeliard), M. HILDEN (MHN Helsinki), M. HROMADA (Université de Présov, Slovaquie), J. HUSEK (MHN, Prague), V. P. IVANCHEV (Russie), J. JAKOBITZ (MHN Dresde), M. JANKOVIĆ (Serbie), F. JOHANSSON (MHN Göteborg), U. JOHANSSON (MHN Stockholm), R. JOURDE (Musée de Picardie), P. KAMMINGA (Naturalis Biodiversity Center, Leyde), KAYA N. (Istanbul University, Turquie), KIMW.B. (Folklore and NHM, Jeju, Corée du Sud), R. KINK (Lituanie), G. KIRWAN (British Museum), J. KOTMAN (Prirodovetne Museum, Bratislava, Slovaquie), D. KOTROSAN (National Museum of Bosnia Herzegovine), R. KVETKO (Slovaquie), E. LABINA (Zoological Institute, Saint-Petersbourg), M. LANDREAU (MHN Bordeaux), J. LAUZET, M. LECOUEZ (MHN Lille), C. LEMARCHAND (Muséum H. LECOQ, Clermont-Ferrand), G. LENGLET (MHN Bruxelles), L. LENNUK (Estonian Muséum of Natural History), H. LERP (Muséum Wiesbaden), T. LISLEVAND (University Museum Bergen, Norvège), E. LOCE (MHN Albanie), V. LOSKOT (Zoological Institute of the Russian Academy of Science, Saint-Petersbourg) ; A. LOUCHART (CNRS, ENS Lyon), H. MAC GHIE (MHN Manchester), D. MAGRI (Université Rome), E. MATANTSEVA (Zoological Institute, Saint-Petersbourg), G. MAYR (Senckenberg Museum, Francfort), M. MEISTER (Musée zoologique de Strasbourg), B. MELLIER (MHN Angers), E. MENONI (ONF-31), D. MIERZWA-SZYMKOWIAK (Museum, Institut de Zoologie, Varsovie), A.L. MISCHENKO (Russie), J. MLIKOVSKY (MHN République Tchèque), N. MOORES (www.birdskorea.org, Corée du Sud), N. MOREL (MHN Le Mans), S. MORI (Université Hokkaido, Japon), P. MOULET (Musée Requien, Avignon), C. MOURER-CHAUVIRÉ (spécialiste en paléontologie), T. MUNTEANU (Roumanie), J. MUZINIC (Croatie), T. NYEGAARD (Danemark), S.C. NIKOLOV (Bulgarie), J. M. PARDÉ (AREMIP), T. PARKER (Liverpool National Museum), G.PAVY (Muséum, Auxerre), H. PENG (Chinese Academy of Science, Pékin), A. PETRESCU (MHN Bucarest, Roumanie), V. PONCET (MHN Marseille), A. PRÉVIATO (MNHN Paris), G. RAJEBASHVILI (Géorgie), M. RAJKOVIĆ (MHN Belgrade, Serbie), G. RAND (Musée canadien de la nature), Y.A. RED'KIN (Muséum Moscou, département d'ornithologie, Russie), A. REIG-FERRER, L. Reinholde (MHN de Lettonie), S. ROGERS (Carnegie MNH), E. SACDANAKU (Faculté de Sciences, Université de Tirana), A. SAKOULIS (Grèce), A. SANDOR (Roumanie), D. SAVEJIC (Montenegro), W. SCHERZINGER (Allemagne, Autriche), M. SCHWEIZER (MHN Berne), M. SEEHAUSEN (Wiesbaden Museum), P. SHURULINKOV (MNH, Bulgarie), E. SITASOVA (East Slovakian Museum), R. SOLHEIM (NHM Agder, Norvège), F. STEINHEIMER (Martin-Luther Universität, Halle), I. STENBERG (Norvège), E. SULTANOV (Azerbaïdjan), S. TAJKOVA (MHN Kiev, Ukraine), B. TAULANT (Albanie), A. TAVAREZ (Turquie), A. TERAS (Abo Université, Turku, Finlande), T. TIETZE (Naturhistorische Museum, Bâle), P. S. TOMKOVICH (Muséum Moscou, département d'ornithologie), M. UNSÖLD (Zoologische Staatssammlung, Munich), L. VALLOTTON (MHN Genève), H. VAN GROUW (Tring Muséum), M. VELESKI (République de Macédoine), J. P. VOISIN (MNHN Paris), A. VRESEC (Slovenian Museum of Natural History), T. WALSCHAERTS (Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique), K. WERST (Institut de systématique, Cracovie, Pologne), E. WESTWIG (Oxford University Museum), F. WOOG (Stuttgart Museum), T. YAMASAKI (Yamashina Institute for Ornithology).

Une mention spéciale doit être réservée à nos amis espagnols Alfonso SENOSIAIN, Susana CARCAMO BLANCO et José Luis ROMERO ROMERO avec qui nous avons partagé tout au long de ces années nos observations et lié une vraie amitié. Paul HARRIS nous a fait partager sa grande expérience de l'espèce, acquise dans les Abruzzes. Enfin, notre petite équipe du GOPA nous a été d'une grande aide dans tous les suivis et opérations de baguage ces dernières années, accompagnée d'agents du Parc National des Pyrénées : J. BAUWIN (PNP), D. BOYER, E. CHAMPAGNE, S. DUCHATEAU, Ph. FONTANILLES (PNP), C. GIZARDIN (ONF-64), S. HOMMEAU, L. JOUBERT (Réserve de la Mazière), D. LABAN, H. LAFFITE, J. MAINGUENEAU, (PNP), P. MARSAGUET, P. NAVARRE, J.-L. SOULÉ, E. SOURP (PNP), P. URBINA-TOBIAS.

La partie « Distribution-Taxinomie » a été relue par A. LOUCHART (CNRS, ENS Lyon), celle consacrée à la description du plumage et à la mue du Pic de Lilford a bénéficié des apports de P. URBINA-TOBIAS. O. SWIFT et S. HOMMEAU ont participé au chapitre concernant les émissions vocales.

La cartographie a bénéficié de l'aide précieuse de J.-M. FOURCADE. Je remercie la Société d'Études Ornithologiques de France (SEOF) d'avoir pris le pari de publier une telle monographie. Jean-Marc PONS et Christian ÉRARD, relecteurs attentifs et rigoureux du manuscrit, m'ont permis d'éviter des écueils de rédaction trop imprécis et apporté leurs compétences respectives pour l'amélioration de divers aspects techniques qu'ils maîtrisent parfaitement. Jean-François DEJONGHE pour son investissement personnel en tant que Directeur de la publication.

INTRODUCTION

« *Et de tous les oiseaux que la nature force à vivre de la grande ou de la petite chasse il n'en est aucun dont elle ait rendu la vie plus laborieuse, plus dure que celle du pic : elle l'a condamné au travail, et pour ainsi dire à la galère perpétuelle... Il a l'air inquiet, les traits et la physionomie rude, le naturel sauvage et farouche.* »

Georges Louis LECLERC, Comte de BUFFON
Les Oiseaux, Tome V (1778)

Les Pics, au sens large, ont toujours fasciné les humains de par leurs singularités (capacité de creusement, tambourinement, habitat forestier en particulier) et donné lieu à un ensemble de croyances, mythes partout où ils existent avec des utilisations médicinales pour vaincre de nombreuses maladies dont l'épilepsie, la tuberculose, l'infertilité, diverses fièvres¹. Leurs plumes colorées, leurs becs ont été utilisés à diverses fins : totémiques, de protection ou ornementales². Certaines peuplades de Sibérie utilisaient la peau rôtie du Pic cendré *Picus canus*, mélangée à de la graisse, pour en enduire leurs flèches, leur donnant le pouvoir d'atteindre leur but à tous les coups (MALHERBE, 1861). Ils sont très présents dans les mythologies grecque et romaine, en témoignent les nombreux noms de genre ou d'espèce provenant de ces sources : *Jynx, Picus, Celeus, Picumnus, martius, canente, etc.* (MALHERBE, 1861; GORMAN, 2017). Ainsi, le mythe de la création de Rome fait intervenir un pic (certainement un Pic vert) aux côtés de la louve pour aider à élever Romulus et Rémus : Plutarque et Ovide le signalent de façon expresse : « *une louve les élevait et un Pic les nourrissait et veillait sur eux* », « *ils grandissaient grâce au lait de la louve et un Pic leur amenait régulièrement de la nourriture* » (in GORMAN, 2017).

La première monographie des Picedés est due à Alfred MALHERBE (1804-1866) et a été publiée à Metz en 1861 en 4 volumes tirés à 120 exemplaires. Le suédois Carl Jacob SUNDEVALL publia en 1866 un ouvrage intitulé *Conspectum Avium Pinarum*³, écrit en latin, reprenant en grande partie le travail d'A. MALHERBE. Il faudra attendre plus d'un siècle pour que L.L. SHORT prenne le relais en 1982. Deux autres suivront, FRUGIS *et al.* En 1988 et H. WINKLER *et al.* en 1997. La partie Picedés du HBW Tome 7, publié en 2002, a été rédigée par deux des auteurs de la monographie de 1997. G. GORMAN a fait paraître une monographie de cette famille, à base de photographies, en 2014. Le Pic à dos blanc *lato sensu* a été traité par K. VOOUS (1947) dans son excellent travail taxinomique sur le genre *Dendrocopos*, C. VAURIE (1959) et D. BLUME (1968, 1997) pour les *Dendrocopos* européens puis dans les Handbooks de CRAMP (1985) et GLUTZ VON BLITZHEIM & BAUER (1980) de façon détaillée et quasi-exhaustive pour leur date de parution. W. SCHERZINGER (1982) apporte de très précieux renseignements comportementaux sur les *leucotos* des Alpes. Une remarquable monographie du taxon *leucotos* par G. AULEN, publiée en 1988, traite de la population suédoise de façon fouillée et aborde de nombreux thèmes nouveaux. M. BERSONI est l'auteur de la seule monographie du Pic de Lilford, parue en 1994 et largement consacrée à la population des Abruzzes (Italie). G. GORMAN, en 2004, dans son ouvrage consacré aux Picedés européens, synthétise les travaux disponibles à l'époque, basés en grande partie sur ceux concernant *leucotos*.

Depuis, une littérature fournie a vu le jour concernant *leucotos* en très grande majorité, issue de Scandinavie et d'Europe centrale. Les populations asiatiques (Chine, Corée, Mongolie, Japon) n'ont fait l'objet que de très peu de publications importantes; cependant, il faut signaler le travail de BUTEV *et al.* (2005), en russe, qui fournit de nombreux renseignements sur les populations russes de l'espèce (*leucotos [sinicus]* et *lilfordi*) et celui, plus ancien mais important, d'IVANCHEV (1996) sur la biologie de l'espèce en Russie d'Europe.

Pour le taxon *lilfordi*, les travaux disponibles proviennent presque exclusivement des Pyrénées françaises et espagnoles et d'Italie ; très récemment, quelques articles traitant des Balkans ont été publiés (surtout pour les Républiques d'ex-Yougoslavie). Les autres taxons orientaux n'ont donné lieu à aucune publication, pour certains, depuis leur description originale (*tangi, fohkiensis, quelpartensis* ainsi que les taxons japonais) hormis les revues taxinomiques de VOOUS (1947), VAURIE (1959) et SHORT (1982).

L'étude et le suivi du Pic de Lilford *Dendrocopos leucotos lilfordi* dans les Pyrénées occidentales françaises depuis plus de 30 ans, ajouté à l'obtention auprès du CRBPO d'un programme personnel de capture depuis 2014, nous a permis d'obtenir de nombreuses données inédites concernant tant la biologie de l'espèce que des aspects structuraux (biométrie, plumage, cris, tambourinement) et une caractérisation génétique de ce taxon (PONS *et al.*, 2021). Ce corpus de données, ajouté à la lecture de la grande majorité des travaux publiés sur l'espèce et aux échanges avec de nombreux naturalistes étrangers travaillant sur le sujet, nous ont conduit à un projet de monographie incluant les divers taxons du « complexe *leucotos* ». Un récent travail de thèse analyse l'aspect « sociologique » (dispositifs et

1 L'une des raisons de la disparition du Pic impérial *Campephilus imperialis* est due à son "bon goût" selon les indiens et à la croyance que son plumage était bénéfique pour la santé : tenu contre les oreilles, il communiquait son magnétisme et éloignait les effets maléfiques (C. Lumholtz in Snyder *et al.* (2009).

2 Ainsi, Audubon dans son *Ornithological Biography* (1831), au sujet du Pic à bec d'ivoire *Campephilus principalis*, aujourd'hui disparu précise : "Les voyageurs de tous pays recherchent aussi beaucoup la partie supérieure de la tête et le bec du mâle ; il n'est pas rare de voir des étrangers donner un quart de dollar pour deux ou trois têtes de ce pic.... souvent, j'ai pu admirer des baudriers de chefs indiens entièrement recouverts de bec et de huppées de cette espèce."

3 Concernant le Pic à dos blanc, il fait référence au *Picus leuconoti meridionalis* en précisant qu'il est de teinte plus foncée et avec moins de blanc, sans en dire plus, alors que le Pic de Lilford ne sera décrit qu'en 1871 !

processus d'acquisition des connaissances) des recherches menées sur l'espèce et le rôle des divers acteurs dans les Pyrénées françaises (DUNESME, 2016).

Par souci d'exhaustivité, l'ouvrage débute par une présentation de la famille des Picidés, la taxinomie actuellement en vigueur et les adaptations de cette famille à son mode de vie original avec présentation du genre *Dendrocopos* (**Chapitre I**).

Puis, le « complexe *leucotos* » est examiné du point de vue taxinomique, caractéristiques de plumage, biométrie, habitat, densité, mouvements en prenant en compte tous les taxons dans la mesure des sources disponibles (**Chapitre II**).

Le récent travail phylogénétique et biogéographique de PONS *et al.* (2021) donne un caractère historique à cette partie, permettant d'en conserver toute la complexité.

Le Pic de Lilford *stricto sensu* fait l'objet du **Chapitre III** qui passe en revue l'histoire de sa découverte, sa description détaillée, sa distribution et ses effectifs par pays, son habitat, ses émissions vocales.

L'écologie du Pic à dos blanc *lato sensu* est étudiée dans le **Chapitre IV** (domaine vital, utilisation de l'habitat, vocalisations, régime alimentaire, prédation). La biologie de reproduction *stricto sensu* de l'espèce fait l'objet du **Chapitre V**. Un scénario de peuplement de l'Europe par les Pic à dos blanc et de Lilford est proposé au **Chapitre VI**.

Le **Chapitre VII** passe en revue les préconisations de gestion forestière pour la conservation de ce pic et des espèces accompagnantes.



Pic de Lilford

(J.-L. SOULÉ ; Béarn, mai 2015)

CHAPITRE I

LES PICIDÉS

« C'est ce qu'a fait la nature en raccourcissant et en fortifiant d'abord les tarse, les jambes... puis en partageant les quatre doigts du pied en deux sections égales, deux à l'avant, deux à l'arrière. La nature n'a pas borné là les avantages qu'elle a cru devoir faire aux grimpeurs en compensation de la rude besogne qu'elle leur a attribué ; elle les a dotés d'une queue rigide, étagée et pointue qui leur sert de point d'appui dans leurs ascensions, d'un bec droit et taillé en coin... Ce bec a été de plus muni à l'intérieur d'une langue vermiforme à détente, projectible, extensible, enduite d'une matière visqueuse et terminée par un dard à l'aide duquel les grimpeurs s'emparent facilement des insectes logés dans les fissures les plus profondes du bois »

Alphonse TOUSSENEL *Le monde des Oiseaux, Ornithologie passionnelle*, 1859

Distribution-Taxinomie

Parmi les quelque 11100 espèces d'oiseaux existantes à l'heure actuelle, 239 à 256 sont des Pics⁴, **Picidae** : Torcols, Picumnes et « vrais » Pics (DELHOYO *et al.*, 2014 ; GORMAN, 2014 ; WINKLER, 2015). Ils font partie de l'ordre des **Piciformes** qui rassemble deux clades (**Fig. 1**) : les **Bucconidae** (Barbacous, Tamatias) et les **Galbulidae** (Jacamars) d'un côté, les **Rhamphastidae** (Toucans), **Capitonidae** (Cabézons d'Amérique), **Megalaimidae** (Barbus asiatiques), **Lybiidae** (Barbus africains), **Indicatoridae** (Indicateurs) et **Picidae** (Torcols, Picumnes, Pics) de l'autre (SWIERCZEWSKI & RAIKOW, 1981 ; SIMPSON & CRACRAFT, 1981 ; JOHANSSON & ERICSON, 2003 ; LIVEZEY & SUZI, 2007 ; MOORE & MIGLIA, 2009 ; WINKLER, 2015 ; DUHAMEL *et al.*, 2020)⁵.

Une origine eurasiennne, certainement sud asiatique, est avancée pour ce groupe avec une différenciation des *Picinae* vers 22-23 Ma, puis une diversification des différentes lignées de cette sous-famille (des *Picidae* en général) vers 13 Ma et une double colonisation du continent africain vers 8,4 Ma et 6,9 Ma, l'Amérique étant atteinte entre 13 et 15-17 Ma selon les auteurs avec plusieurs vagues successives (FUCHS *et al.*, 2007 ; FUCHS *et al.*, 2017 ; NAVARRO-SIGÜENZA *et al.*, 2017 ; SHAKYA *et al.*, 2017). Ces premiers arrivants se sont diversifiés sur place en un nombre plus ou moins grand d'espèces affines. Les plus anciens fossiles de Pucidés trouvés sur le continent américain remontent au Miocène moyen/supérieur (13,8-5,3 Ma) (MANEGOLD & LOUCHART 2012). Une plume trouvée dans de l'ambre sur l'île de La Dominique a été identifiée comme appartenant à une espèce de *Picidae* (proche du Piculet des Antilles actuel *Nesotictes micromegas*) et considérée comme datant du Miocène supérieur (11,6 Ma-7,2 Ma) (LAYBOURNE *et al.*, 1994) mais son âge n'est pas suffisamment précisément attesté (DE PIETRI *et al.*, 2012). En Europe, durant le Plio-Pléistocène, les Pucidés étaient représentés par *P. pliocaenicus*, *D. submajor*, *D. praemedius* (JANOSSY, 1973, 1981 ; KESSLER, 2014).

Les pics actuels d'Europe tempérée se seraient séparés de leurs taxons-frères entre 4 et 5 Ma (3,9 pour *D. leucotos*) (FUCHS *et al.*, 2007). L'apparition de zones désertiques à l'ouest de l'Himalaya et du plateau Tibétain, en Asie Centrale, a fait disparaître les forêts qui permettaient un échange entre l'est et l'ouest du Paléarctique, isolant des populations dans des refuges lors des épisodes glaciaires et donnant lieu à des épisodes de vicariance conduisant à des spéciations par la distance et/ou écologiques (VOELKER, 2010 ; FINLAYSON, 2011). Déjà, en 1963, MAYR suggérait que les espèces-sœurs des habitats forestiers étaient le produit des périodes de sécheresse du Pliocène dans le Paléarctique (VOELKER, 2010).

Les *Picidae* sont présents en Eurasie, Asie du Sud-Est, Amérique et Afrique, la ligne de Weber (ligne de Wallace modifiée) étant la limite sud-est de leur distribution, cette famille étant totalement absente de la région australasienne et de Madagascar (BLACKBURN *et al.*, 1998 ; MIKUSINSKI, 2006 ; WINKLER, 2015). Les espèces habitant l'Europe et l'Amérique du Nord ne représentent que 7% des *Picidae* (MIKUSINSKI, 2006), les hotspots se trouvent dans les forêts tropicales et subtropicales d'Amérique Centrale et du Sud (111 espèces) et d'Asie du Sud-Est (62 espèces) (BLACKBURN *et al.*, 1998 ; del HOYO *et al.*, 2014), le Brésil (51 espèces), la Birmanie et la Thaïlande (37-38 espèces), le Pérou (35 espèces) étant les

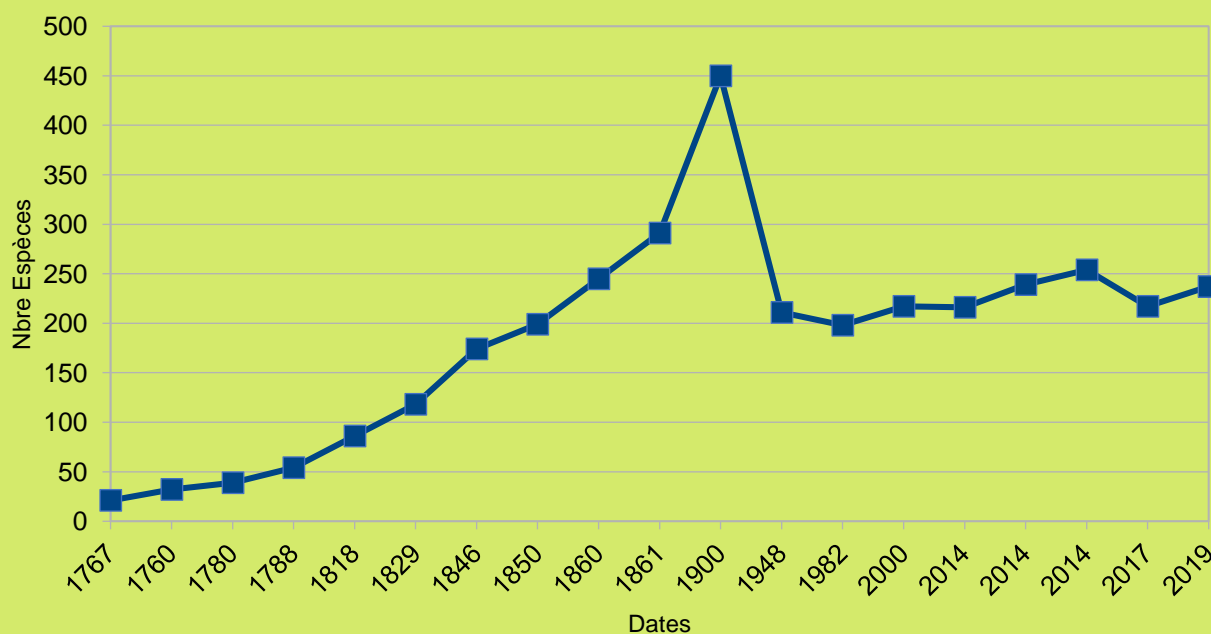
⁴ Le nombre d'espèces reconnues varie selon les auteurs et les critères pris en compte pour leur différenciation. Il s'agit d'une famille dont la taxinomie est en constant flux avec de nombreux changements à venir lorsque les espèces sud-asiatiques et sud-américaines seront mieux prises en compte dans les études génétiques (voir Encart 1).

⁵ Certains auteurs rattachaient les Barbacous et Jacamars aux **Coraciformes** ou les classaient dans un ordre propre, les **Galbuliformes** (HÖFLING & ALVARENGA, 2001). Ces hypothèses sont dépassées aujourd'hui, les Barbacous, Tamatias et Jacamars (donc **Bucconidae** + **Galbulidae**) forment le sous-ordre Galbulae, et sont bien confirmés par des études moléculaires récentes comme le groupe frère des autres **Piciformes** (qui forment le sous-ordre **Picti**) (JARVIS *et al.*, 2014, PRUM *et al.*, 2015). Une famille **Semnornithidae** regroupant deux espèces néo-tropicales (Cabézon-toucan *Semnornis ramphastinus* et Cabézon de Frantzius *Semnornis frantzii*) est incluse par certains auteurs.

Encart 1

Source : Évolution du nombre d'espèces décrites de Picidés de 1760 à 2019, d'après LINNÉ (1767), BRISSON (1760), BUFFON (1780), GMELIN (1788), VIEILLLOT (1818), WAYLER (1829), LESSON (1837), GRAY (1846), BONAPARTE (1850), REICHENBACH (1860), MALHERBE (1861), SHARPE (1900), PETERS (1948), SHORT, FRUGIS (1982), CLEMENTS (2000), WINKLER & CHRISTIE (2002), WINKLER *et al.* (2014), GORMAN (2014), DELHOYO & COLLAR (2014), GIL & DONSKER (2019).

Note : Jusqu'au milieu du XIX^e siècle, l'augmentation du nombre d'espèces est surtout due à la découverte « physique » de nouvelles espèces (voyages de découvertes). À partir de 1850-60, chaque différence physique conduit à la description d'une nouvelle espèce dont le nombre passe de 199 en 1850 à 291 en 1861 et un maximum de 450 en 1900 (le nombre d'espèces d'oiseaux atteignant 18930 à la même date). Un mouvement de reflux conduit au regroupement de nombreux taxa sous une même dénomination spécifique en application du concept polytypique de l'espèce sous l'influence de HARTERT et STRESEMANN (trinomialisme). Le nombre d'espèces de Picidés retombant à 198 en 1982 (correspondant à environ 9000 espèces aviennes). Récemment, ce nombre s'est élevé à 217 grâce à l'apport d'analyses génétiques combinées à des critères phénotypiques, de distribution, écologiques. Cependant, appliquant des critères dits « objectifs », DELHOYO & COLLAR (2014) révisent ce total et acceptent 254 espèces (parmi les 10 960 espèces aviennes qu'ils reconnaissent), travail n'ayant pas entraîné l'unanimité de la communauté scientifique. Récemment, GIL & DONSKER (2019) reconnaissent 237 espèces de Picidés (International Ornithologist Union World Birdlist). Ces discordances sont dues en grande partie à l'utilisation de concepts d'espèce différents, surtout pour les taxons à aire de distribution disjointe (allopatriques). T. PRICE (2018) relève « *In litterature, we have biological species that are not phylogenetic species (young co-occurring forms) and phylogenetic species that are not biological species (older allopatric forms).* » Comme l'a montré QUEIROZ (2007), il y a une confusion entre le concept « espèce » = ce qu'est une espèce (*separately evolving metapopulation lineages*) et les façons de la définir (critères secondaires : monophylie, isolement reproducteur, écologique, etc.). Une espèce est celle qui évolue indépendamment des autres lignées, quels que soient les critères secondaires utilisés pour mettre en évidence ce fait (SANGSTER, 2018). Le nombre d'espèces a varié (et varie encore) selon que les taxinomistes conçoivent les limites spécifiques à un haut niveau de différenciation, résultant en peu d'espèces, ou non (nombreuses espèces) (HAFFER, 1997).



pays accueillant le plus d'espèces de Pics (LEKAGUL & ROUND, 1991 ; SOUZA, 2006 ; DEL HOYO & COLLAR, 2014 ; SHAKYA *et al.*, 2017 ; VERGARA-TABAREZ *et al.*, 2018).

La famille des **Picidae** est divisée en 3 ou 4 sous-familles : **Jynginae**, **Picumninae** (et éventuellement **Nesocittinae**) et **Picinae**, ces derniers, les « vrais » pics se divisant de trois (WEBB & MOORE, 2005 ; BENZ *et al.*, 2006 ; FUCHS & PONS, 2015 ; DUFORT, 2015, 2016 ; SHAKYA *et al.*, 2017 ; DU *et al.*, 2020) à cinq tribus (del HOYO, 2014 ; WINKLER *et al.*, 2014 ; WINKLER, 2015 ; WANG *et al.*, 2019) selon les auteurs (Figures 2a à d). En conséquence, le genre **Dendrocopos** appartient à celle des **Melanerpini** ou des **Dendropicini**. Après avoir été originellement placés dans le genre **Picus** par LINNÉ comme tous les pics connus de lui (au total, seulement 21 espèces) dans son *Systema Naturae* de 1758 qui promeut la nomenclature binominale, les pics bigarrés de noir et blanc d'Eurasie et d'Amérique du Nord ont longtemps été classés dans le genre **Dryobates** BOIE, 1826, à l'exception de deux espèces tridactyles, incluses dans le genre **Picooides** LACÉPÈDE, 1799. En 1829, le genre **Dendrodromas** est créé par KAUP spécialement pour **leuconotus**. PALLAS le nomma **Picus cirris** en 1831 et C. BONAPARTE proposa le nom **Pripipicus** en 1854, tous trois rejetés. Le genre **Dryobates** est remplacé par **Dendrocopos** KOCH, 1816 pour cause d'antériorité (VOOUS, 1947 ; BROWNING, 2003).

Encart 2.- Place du Pic à dos blanc *Dendrocopos leucotos* dans le règne animal.

Domaine Eukariota
Règne Metazoa
Phylum Chordarta
Classe Aves
Super-ordre Neognathae
Ordre Piciformes
Sous-Ordre Pici
Famille Picidae
Tribu *Melanerpini-Dendropicini*
Genre *Dendrocopos*
Espèce *leucotos*

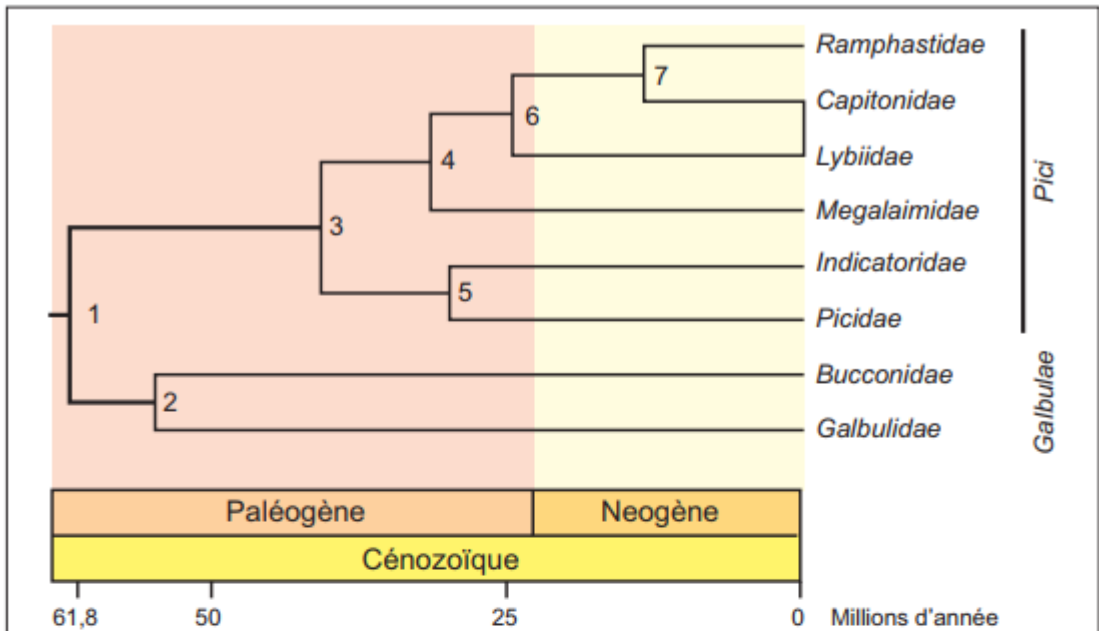
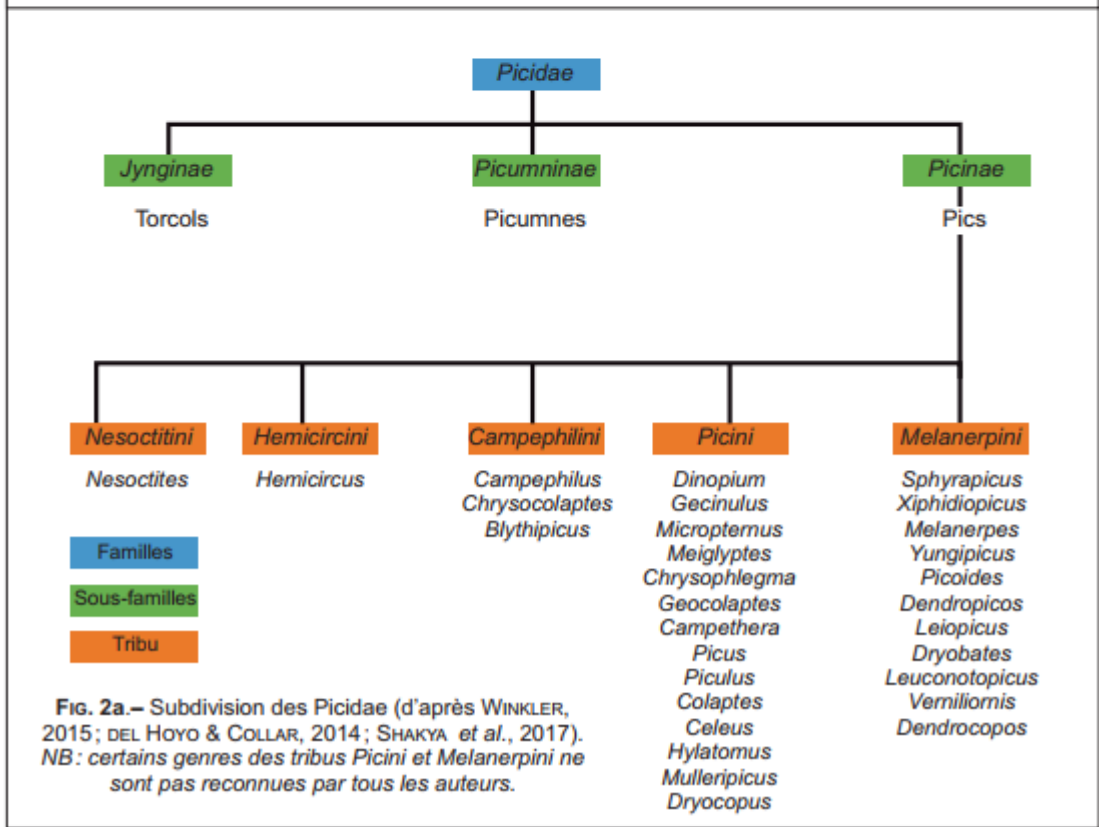
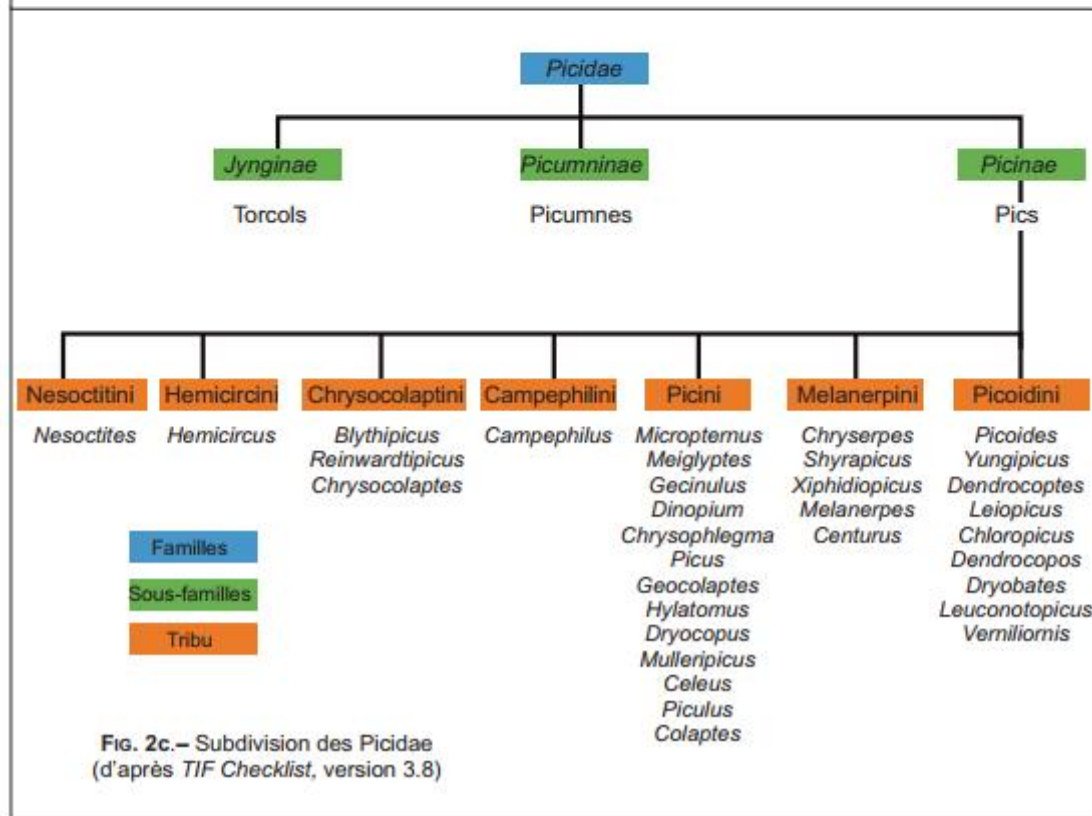
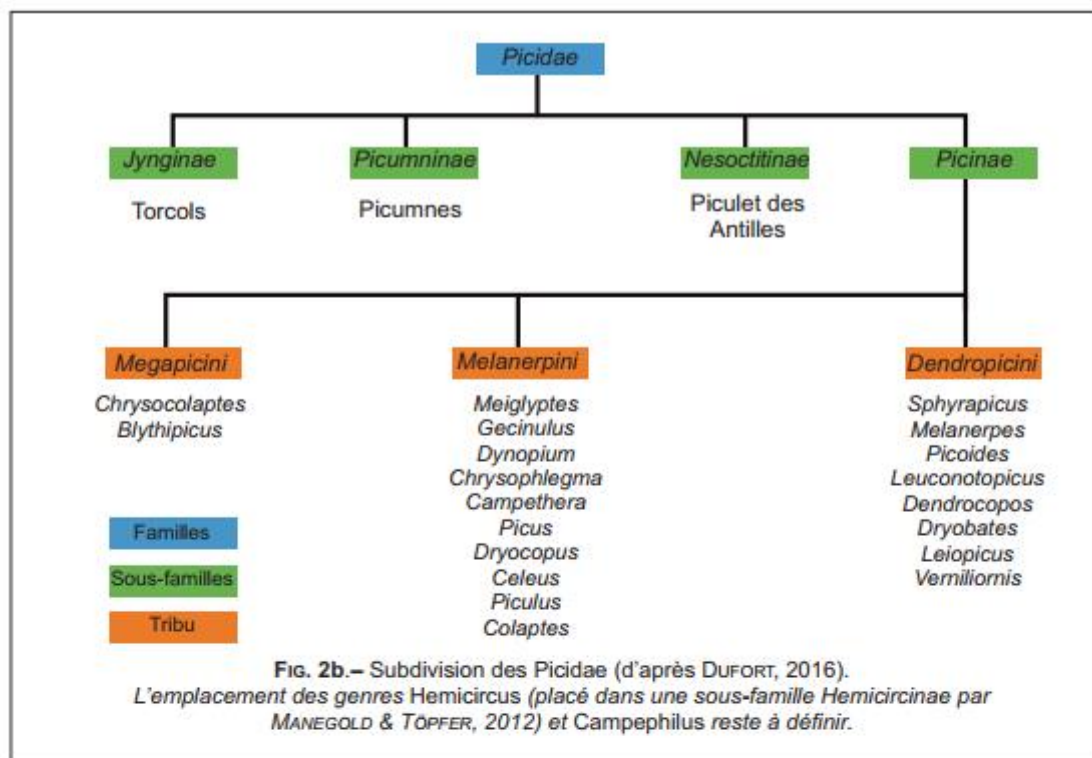
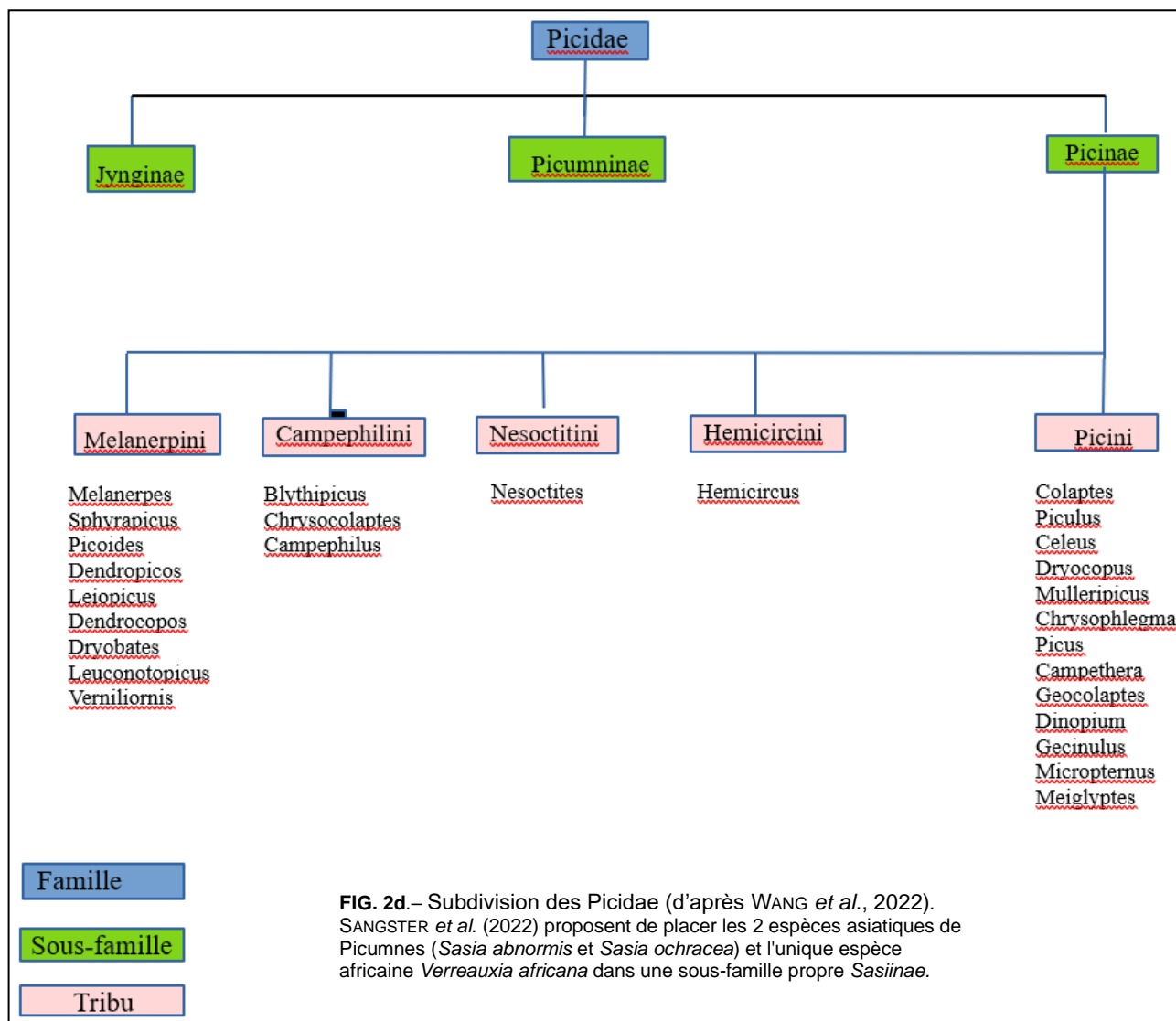


Fig. 1.- Ordre des Piciformes avec divergence approximative des familles (d'après MOORE & MIGLIA, 2009).







Encart 3.– Synonymies génériques de *Dendrocopos*.

Picus LINNÉ 1758 *Picus leucotos* Bechstein, 1802 (*Systema Naturae*, 10e édition, 1758).

Picoides LACÉPÈDE, 1799 dont le type est *P. tridactylus* (Tableau des Mammifères et des Oiseaux, 1799).

Dendrocopos KOCH, 1816 qui ne cite pas *D. leucotos* comme faisant partie de ce genre et dont le type est *D. major* (*Syst. baicrischen Zool.*, 1,72)

Dendrocopos VIELLOT 1816 (*Analyse d'une nouvelle ornithologie élémentaire*, 1816).

Dryobates BOIE, 1826 *Dryobates leuconotus* dont le type est *P. pubescens* (Isis, Bds. 2, col. 977, 1826)

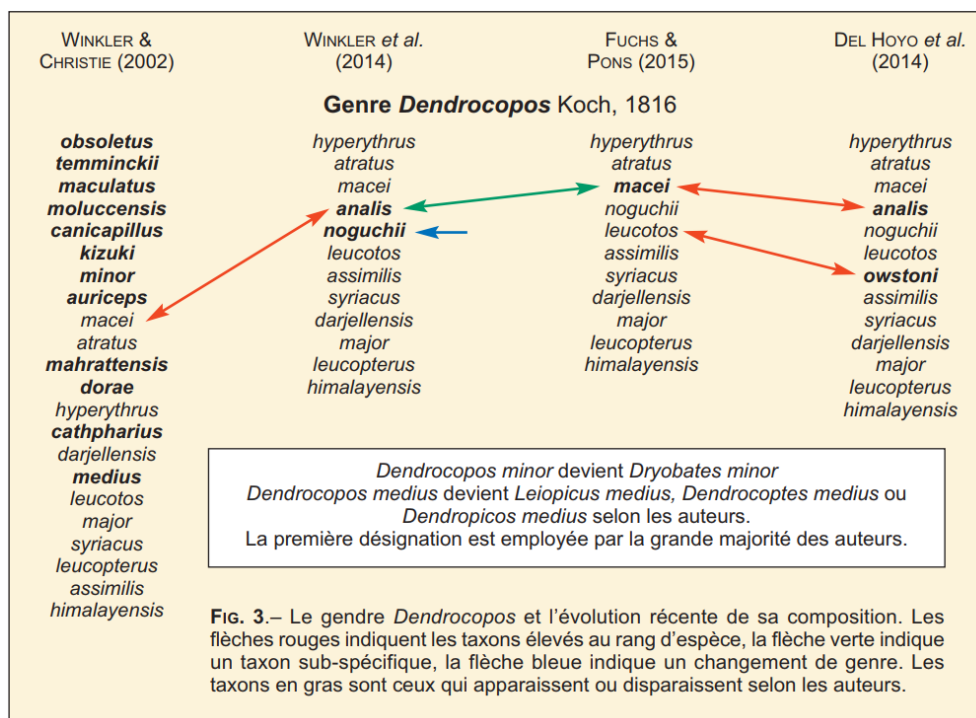
Dendrodromas KAUP, 1829 dont le type est *D. leucotos* (*Natural Syst.*, p. 136, 1829).

Pipripicus BONAPARTE, 1854 dont le type est *D. leucotos* (*Consp. Volucr. Zygod.*, p. 8, 1854).

Après une période de regroupement de toutes ces espèces dans *Picoides* (SHORT, 1982 ; WINKLER et SHORT, 1978), OUELLET (1977) proposa de revenir à la situation antérieure avec *Picoides* regroupant les pics bigarrés néarctiques et *Dendrocopos* les espèces eurasiatiques. Il a été suivi par la majorité des auteurs postérieurs (CRAMP, 1985; WEIBEL & MOORE, 2002; HOGSTAD, 2008a ; DEL HOYO *et al.*, 2014 ; WINKLER *et al.*, 2014 ; FUCHS & PONS, 2015 ; HUANG *et al.*, 2015 ; DUFORT, 2016).

Ces dernières années, le genre *Dendrocopos* auquel appartient le Pic à dos blanc *D. leucotos lato sensu*, a été fortement remanié suite à des études génétiques et est passé de 22 espèces (WINKLER & CHRISTIE, 2002) à 11 à 13 selon les auteurs (DEL HOYO *et al.*, 2014; WINKLER *et al.*, 2014; WINKLER, 2015; FUCHS & PONS, 2015) (Fig. 3). En particulier, les Pics mar et

épeichette ont été rattachés à des genres différents : *Leiopicus medius* (WINKLER *et al.*, 2014 ; SANGSTER *et al.*, 2016)⁶ et *Dryobates minor* (DEL HOYO *et al.*, 2014 ; WINKLER *et al.*, 2015; FUCHS & PONS, 2015; SANGSTER *et al.*, 2016) respectivement (cf. Annexe 1 : Chorologie du genre *Dendrocopos*).



Génome, caryotype

Comme chez tous les oiseaux, les mâles possèdent deux chromosomes sexuels Z alors que les femelles ont un Z et un W. La particularité des Picidés est le nombre de chromosomes élevé avec une grande variation entre espèces proches, allant de 64 à 108 (SHIELD *et al.*, 1982; CAPANNA *et al.*, 1987; DE OLIVEIRA *et al.*, 2017). De plus, leurs chromosomes présentent une forte proportion de séquences répétitives, allant jusqu'à 22 % de l'ADN pour certaines espèces (de OLIVEIRA *et al.*, 2017 ; BERTOCCHI *et al.*, 2018 ; WILEY et MILLER, 2020) et atteignant 30,1 % chez le Pic vert *Picus viridis* pour 15 805 gènes (FOREST *et al.*, 2024). MANTHEY *et al.* (2018) soulignent l'importance des éléments transposables dans le génome des Picidés.

Le Pic à dos blanc possède 92 chromosomes (2n), les Pics épeiche et épeichette 108, le Pic vert 94 et le Pic noir 88 et le Torcol fourmilier *Jynx torquilla* 90 (SHIELD *et al.*, 1982 ; CAPANNA *et al.*, 1987 ; DE OLIVEIRA *et al.*, 2017). Cependant, LEE *et al.* (1990) donnent 2n = 90 pour le Pic épeiche⁷. Le génome mitochondrial (mitogénome) d'un Pic à dos blanc a été décrypté sur un individu coréen (*leucotos-sinicus*) et il contient 16838 paires de bases pour 13 gènes codants ; une distance génétique de 4,9 % est trouvée avec le Pic épeiche (SO HYUNG, 2017).

Adaptations

Les Picidés, à l'exception des Torcols, présentent une particularité remarquable dans leur faculté de creuser des cavités de nidification dans des arbres ou, plus rarement dans des talus, au niveau du sol, faculté partagée par les Capitonidés (Barbus et alliés) et quelques rares espèces réparties dans diverses familles (Paridés, Sittidés, etc.). Le fait de se reproduire et de gîter dans des cavités choisies (essence et état sanitaire de l'arbre, hauteur et orientation de la cavité, etc.) présente de forts avantages en comparaison d'un mode de reproduction en milieu ouvert : moindre prédation avec comme corollaire un succès reproducteur plus important (JOHNSON & KERMOTT, 1994 et *infra*, Chap. IV-5)⁸ mais aussi des avantages apportés par le microclimat régnant dans ces cavités : protection contre les intempéries, température plus élevée la nuit, jusqu'à 4,3 °C supérieure à la température externe permettant d'économiser jusqu'à 24 % de l'énergie nécessaire au maintien du métabolisme de base (AR *et al.*, 2004; MERSTENS-KATZ *et al.*, 2012), le différentiel de température dépendant des caractéristiques des cavités (corrélé négativement au diamètre de la cavité et à une

6 Le Pic mar, anciennement *Dendrocopos medius* a été affecté récemment à trois genres différents : *Dendrocopos medius* par FUCHS & PONS, 2015 et SHAKYA *et al.*, 2017, *Leiopicus medius* par WINKLER *et al.*, 2014) et *Dendrocopos medius* par SANGSTER *et al.*, 2016). La plupart des auteurs utilisent le genre *Leiopicus* pour le désigner (DEL HOYO & COLLAR, 2014).

7 Le caryotype des Picidés comprend de nombreux micro-chromosomes rendant leur décompte difficile par les méthodes classiques et le nombre de 2n = 90 semble plus vraisemblable que celui de 2n = 108 pour le Pic épeiche d'après J. FUCHS (*in litt.*). Une analyse complète du génome nucléaire du taxon *lilfordi* est en cours (J. Fuchs, MNHN, Paris) grâce à des prélèvements sanguins effectués en mai 2022 dans les Pyrénées béarnaises sur deux jeunes oiseaux avec l'aide du GOPA.

8 Cependant, en Afrique sub-saharienne, plusieurs espèces de Pics, des genres *Campethera* et *Dendrocopos* et le Torcol à gorge rousse *Jynx ruficollis*, sont parasités régulièrement par plusieurs espèces d'Indicateurs qui détruisent complètement leurs pontes et/ou tuent leurs jeunes (SHORT & HORNE, 2002)

orientation nord) et de l'état sanitaire de l'arbre (corrélé positivement à une absence de dépérissement) (PACLIK & WEIDINGER, 2007). Une étude récente a montré que la protection de la cavité par de la végétation ou des branches surplombantes influe également sur l'orientation de ces cavités (SCHAFF, 2020).

De plus, le partage d'une même cavité par plusieurs individus durant le repos nocturne permet d'économiser jusqu'à 17 % d'énergie, comparé à un individu isolé chez le Pic glandivore *Melanerpes formicivorus* (WEATHERS *et al.*, 1990). Une autre caractéristique des Pucidés en général et du Pic à dos blanc en particulier, comparée aux espèces de même taille se reproduisant hors cavité, est une incubation (I) de durée réduite suivie d'un séjour au nid (N) des jeunes plus long, la durée totale du cycle reproducteur étant égale. Le rapport N/I est de 2,09 pour les Pucidés en moyenne et il atteint 2,5 pour le Pic de Lilford, contre 1,21 à 1,26 pour les espèces n'utilisant pas de cavités pour se reproduire (YOM-TOV & AR, 1993; HOGSTAD, 2006 b). L'explication proposée par ces auteurs pour expliquer cette courte incubation réside dans les difficultés d'échanges gazeux des embryons à travers leurs coquilles dans des cavités avec une faible ventilation et où se produit une accumulation de dioxyde de carbone et une réduction de l'oxygène.

Ainsi, chez le Pic épeiche, la dépense énergétique de l'embryon est moitié moins que chez des espèces de même taille à incubation plus longue (16-17 jours) (BERGER *et al.*, 1994). Dès que les jeunes sont éclos, la respiration pulmonaire se met en place et la cavité est mieux ventilée grâce aux va-et-vient des adultes apportant des proies. En contrepartie, le faible développement des jeunes à leur naissance nécessite un long séjour au nid. Le risque d'hypoxie (diminution de la quantité d'oxygène) est évité par des comportements spécifiques : déplacements durant la nuit jusqu'à l'entrée de la cavité permettant de la ventiler (AR *et al.*, 2004), individu isolé se tenant contre la paroi, à mi-chemin entre le fond et l'entrée de la cavité (MERSTEN-KATZ *et al.*, 2012).

Cependant, WIEBE (2007) questionne la relation courte durée incubation/risque d'hypoxie et montre, chez le Pic flamboyant *Colaptes auratus*, que la concentration d'oxygène dans les cavités avec ponte est seulement 2,2 % plus faible que dans l'air ; elle met en avant d'autres explications telle une nécessité pour les jeunes d'éclore de manière synchrone pour éviter une monopolisation de la nourriture par les aînés et/ou une stratégie des femelles pondant des œufs de faible masse leur permettant d'économiser de l'énergie lors de leur formation.

Les pics recherchent majoritairement leur nourriture sur les troncs ou dans les branchages du houppier avec diverses méthodes allant du glanage à l'attaque profonde sous l'écorce pour en dénicher des larves xylophages, se déplaçant sur des surfaces verticales. Ces particularités ont entraîné l'apparition d'adaptations physiques particulières propres à cette famille.

Dès 1691, dans son ouvrage « *Wisdom of God* », John RAY notait : « Les pics... ont une langue qu'ils peuvent tirer sur une très grande longueur, se terminant par une pointe osseuse forte et osseuse, bosselée de chaque côté ; et l'enfoncer profondément dans les trous, les fentes et les crevasses des arbres, à poignarder les larves ou tout autre insecte qui se cache là-bas, ainsi que dans les fourmilières, pour chercher les fourmis et leurs œufs. De plus, ils ont des pattes courtes mais très fortes, et leurs doigts, deux à l'avant, deux en arrière, disposition très pratique pour l'escalade des arbres, avec la rigidité des plumes de leurs queues, qui servent de point de soutien. » (in HAFFER *et al.*, 2013). DARWIN, aussi, remarquait que « leurs doigts, queue, bec et langue...étaient si admirablement adaptés pour capturer des insectes sous l'écorce » (in BOCK, 2015).

Leurs signaux de communication sont aussi uniques (partagés seulement par quelques espèces de Capitonidés et à l'exception des deux espèces de Torcol *Jynx sp.* - TURNER et GORMAN, 2021) puisqu'ils tambourinent, produisant des sons spécifiques en durée et intensité en frappant de leur bec contre les troncs ou branches de façon rythmée. Ce signal inné est utilisé principalement pour la défense territoriale en période de parade. L'information spécifique qu'il délivre est restée stable durant la radiation de cette famille suite aux contraintes exigées pour produire ce signal (GARCIA *et al.*, 2020). Il s'agirait d'une « exaptation » découlant d'une ritualisation du mode de nourrissage des Pucidés, consistant à marteler les troncs pour se nourrir, déjà présente chez l'ancêtre de cette famille (GARCIA *et al.*, 2020 ; SCHUPPE *et al.*, 2021).

Les principales caractéristiques ostéologiques des pics européens et du Pic à dos blanc en particulier, sont analysées et comparées par KESSLER (2016), permettant d'identifier l'appartenance d'os fossiles à telle espèce de façon certaine (**Encart 4 ; planche 1 et 1bis**).

L'évolution de ces caractéristiques à partir d'un ancêtre commun est relatée par MANEGOLD & TÖPFER (2013). Concernant la physiologie et l'anatomie, de nombreux travaux existent dont certains, relativement anciens, traitent des tissus musculaires (types de fibres, TOBALSKE, 1996), des structures du sternum (4 « encoches » chez les pics, FEDUCCIA, 1972) de la mâchoire (différences entre les sous-familles et entre pics néotropicaux et afro-tropicaux; DONATELLI, 1996), d'autres du cœur (ratio poids du cœur/poids du corps : chez les Pics, ce ratio varie entre 0,90 et 1,44 avec les espèces de faible taille ayant un cœur plus lourd, HARTMAN, 1955 et de 0,90 chez le Pic mar-WHABY, 1937). Deux synthèses importantes ont été écrites, l'une traitant des caractères anatomiques par GOODGE (1972), et la seconde des plumages par Goodwin (1968) comme aides à éclairer les relations phylogénétiques de cette famille. PAPADOPOL (1973) apporte des renseignements intéressants à ce sujet sur les Pucidés européens et, en particulier le Pic à dos blanc, non retrouvés ailleurs. Par exemple, l'estomac glandulaire de cette espèce est de forme conique et de même volume que celui musculéux (**Planche 2bis c**) en sus de données sur la charge alaire et l'os hyoïdien. La peau des Pics est épaisse et dure, ce qui serait dû à leur mode de vie qui les met en contact permanent avec des surfaces rugueuses (écorces) et afin de mieux lutter contre les piqûres et les jets d'acide de leurs proies (SHORT, 1982 ; WINKLER *et al.*, 1995).

Encart 4.– Longueurs (mm) comparées d'os du squelette des Pic à dos blanc et épeiche (Kessler, 2016).

	Humérus	Carpométacarpe	Fémur	Tibio-tarse	Tarso-métatarse
Pic à dos blanc	38,65	22,58	29,29	40,66	27,55
Pic épeiche	33,51	20,31	25,61	38,61	25,51



1a

PLANCHE 1.– Squelette du Pic à dos blanc

1a: Squelette de Pic à dos blanc *D. l. leucotos*. MHn Helsinki (Photo M. HiLDen).

1b, c (page suivante): Crâne de Pic à dos blanc *D. l. leucotos*. MHn Göteborg (Photo F. JoHAnSon).

1d: os du squelette: de gauche à droite: 1: humérus, 2: ulna (anciennement cubitus), 3: radius, 4: coracoïde, 5: métacarpe, 6: fémur, 7: tibiotarse, 8: tarsométatarse. MHn Göteborg (Photo F. JoHAnSon).

1e: os du squelette: de gauche à droite: 1: pelvis (« bassin »), 2: sternum, 3 et 4: coracoïdes, 4 et 5: clavicules. MHn Göteborg (Photo F. JoHAnSon).



PLANCHE 1.- Squelette du Pic à dos blanc (suite)

(voir légende page précédente)



PLANCHE 1bis.– Squelette de Pic à dos blanc *D. I. subcirris* (Hokkaido). Spécimen YIO 63243 (avec l'autorisation du YIO).

1 : Furcula ("fourchette" formée par la fusion des 2 clavicules), 2 : radius, 3 : humérus, 4 : sternum, 5 : humérus, 6 : radius, 7 : vertèbres, 9 : côtes, le reste n'est pas identifiable, 10 : fémur, 11 : bassin (synsacrum, ilium, ischium et pubis fusionnés), 12 : fémur.



PLANCHE 1ter.– Doigts d'un Pic de Lilford *D. I. lilfordi* (Béarn). Le doigt postérieur externe est le plus long, suivi du doigt antérieur externe, du doigt antérieur interne ; le doigt postérieur interne étant de loin le plus court. Remarquer la longueur des ongles et leur courbure.

Adaptations au déplacement sur les troncs

Les pattes des pics sont courtes et recouvertes d'écaillés avec de fortes griffes recourbées. Ils sont pour la plupart dits zygodactyles avec deux doigts dirigés vers l'avant et deux vers l'arrière. Cependant, le quatrième doigt peut être dirigé latéralement permettant de contrecarrer les forces exercées par la gravité et les mouvements de l'oiseau (SHORT, 1982 ; WINKLER & CHRISTIE, 2002 ; ZELENKOV, 2007 ; BOCK, 2015) : ainsi, cette disposition devrait être qualifiée plus exactement d'ectropodactyle (renversement des doigts) (BOCK & DEWITTMILLER, 1959 ; SPRING, 1965 ; BACKHOUSE, 2005). Les deux doigts dirigés vers l'arrière permettent d'éloigner le corps du substrat. Il faut noter que, chez une minorité d'espèces, seuls 3 doigts sont présents (ou le 4ème sous forme vestigiale) : 2 vers l'avant et un seul à l'arrière. C'est le cas pour les Pics tridactyles *Picoides tridactylus* et à dos noir *P. funebris* et certaines autres des genres *Dinopium* et *Gecinulus* (Winkler *et al.*, 1995).

Les griffes sont longues et courbes, servant de grappin pour progresser sur les troncs. La queue des pics est plus ou moins rigide selon leur spécialisation comme grimpeurs, la plupart possédant 6 paires de rectrices dont les deux paires centrales sont pointues et renforcées et adhèrent au substrat ; la 6^e paire est vestigiale. Cette structure permet à l'oiseau d'avoir un second point d'appui et agit concomitamment avec les pattes pour les déplacements sur le tronc (BOCK, 2015). Cette nécessité explique pourquoi les femelles de Pics possèdent des rectrices aussi longues que celles des mâles (en valeur absolue ou relative) (SHORT, 1970 ; JACKSON, 1971). De plus, lors de la mue annuelle, c'est la paire centrale qui est remplacée en dernier (CRAMP, 1985 ; PYLE & HOWELL, 1995 ; WINKLER & CHRISTIE, 2002).

Ces deux adaptations (ectropodactylie et plumes rectrices rigides) ont permis à certaines espèces de Pics d'augmenter en taille, le poids du corps ne reposant plus totalement sur les pattes seules lorsque l'oiseau grimpe ou se nourrit (MANEGOLD et TOPFER, 2012).

La plupart des espèces ouest-paléarctiques ont des capacités de vol à longue distance faibles avec des charges alaires (coefficient de vol : rapport poids/surface alaire) allant de 0,18 g/cm² pour le Pic épeichette à 0,28 g/cm² pour le Pic à dos blanc (PAPADOPOL, 1973). Cela est lié à leur grande sédentarité, commune à beaucoup d'espèces de la famille (voir WINKLER et CHRISTIE-2002- pour plus de détails sur le continuum sédentarité-dispersion- migration chez les Picidés).

Adaptations pour la recherche de nourriture et le creusement de cavités de reproduction (Encart 5)

Le bec des pics est droit et renforcé sur les côtés avec une large base ; il se termine en biseau. Sa structure est associée à celle du crâne qui présente de grandes spécificités anatomiques permettant d'atténuer voire d'annihiler les effets nocifs des tambourinements et des percussions sur le cerveau (la vitesse des coups peut atteindre 6-7 m/s et la décélération de la tête 1000 g, MAY *et al.*, 1979 ; LIU *et al.*, 2015). Cet organe peut résister à des chocs 14 à 17 fois plus importants que le cerveau humain en tenant compte des différences de poids de cet organe (WINKLER & WINKLER, 2015 ; WANG *et al.*, 2011 ; WANG *et al.*, 2013). La connexion entre le bec et le crâne n'est pas rigide et un cartilage élastique atténue les chocs (SIELMAN, 1959 ; ODA *et al.*, 2006 ; DONATELLI, 2012). Grâce à ce système, la plus grande partie de l'énergie des chocs est transmise au corps (99,7 %) et le cerveau n'en reçoit que 0,3 % (ZHAODAN *et al.*, 2014). Cependant, il a été mis en évidence que, malgré ces adaptations, les pics sont sujets à des lésions cervicales visant la matière blanche et la vascularisation superficielle (FARAH, 2017 ; FARAH *et al.*, 2018).

Un travail récent, basé sur des vidéos haute-vitesse d'individus de 3 espèces différentes en train de marteler (il n'est pas précisé s'il s'agit de tambourinement ou d'action de recherche de nourriture) arrive à des résultats différents (Van VASSENBERGH, 2022 ; BIEWENER, 2022) : il n'est pas observé de réduction de la décélération du complexe bec-cerveau (3,3 % en moyenne). Il s'agit plus de « résistance » plutôt que d'absorption de l'énergie d'impact. Des mécanismes spécifiques permettent d'éviter des trauma : espace limité du fluide cérébro-spinal, compression des veines du cou et protéines réparant les micro-tubules neuronaux des lobes frontaux.

La robustesse et la complexité du système mandibulaire varient selon les spécialisations alimentaires, les « excavateurs » possédant l'appareil le plus complexe (DONATELLI *et al.*, 2014). Les muscles reliant les côtes antérieures et les 12^e, 13^e et 14^e vertèbres sont mieux développées chez les espèces de pics qui creusent fréquemment et avec force pour obtenir de la nourriture, dont le Pic à dos blanc (JENNI, 1981). Corrélée à cette augmentation, on constate un élargissement de deux côtes antérieures (deuxième côte cervicale et première côte thoracique) et de leurs attachements vertébraux pour faciliter la transmission des mouvements du corps ou de l'action du cou en martèlement énergétique (SPRING, 1965 ; KIRBY, 1980 ; BACKHOUSE, 2005 ; BÖHMER *et al.*, 2019). Le Pic à dos blanc présente un ratio épaisseur première côte/longueur fémur⁹ l'un des plus important mesuré sur 89 espèces de Pics, montrant la spécialisation de l'espèce dans la recherche de proies à l'intérieur du bois (KIRBY, 1980). On retrouve cela dans la structure du crâne chez ces espèces : front plus haut, courbure de l'os frontal plus proéminente et neuro-crâne plus arrondi par exemple (PECSICS *et al.*, 2023).

9 La longueur du fémur est un indice de taille et l'épaisseur de la première côte un indice de potentialité de travail du bois.

Encart 5.– Origine du comportement de creusement de cavités de reproduction sur des arbres

Les Picidés sont, avec les Barbus *sensu lato* (*Capitonidés*, *Lybiidés* et *Megalaimidés*) la seule famille où tous les membres creusent leurs cavités de reproduction dans des troncs d'arbre (sauf les deux espèces de Torcols et certaines espèces utilisant éventuellement d'autres supports, surtout des termitières). Pour essayer de repérer l'origine de ce comportement, il est utile d'examiner les proches parents de ces deux familles et leurs habitudes reproductives.

L'ordre des **Piciformes**, auquel appartiennent des Pics et les Barbus, regroupe 4 autres familles :

- Les *Galbulidés* (Jacamars) qui creusent leurs cavités dans des talus terreux.
- Les *Bucconidés* (Barbacous, Tamiatas) qui creusent leurs cavités dans des talus terreux.
- Les *Ramphastidés* (Toucans *sensu lato*) qui se reproduisent exclusivement dans des cavités d'arbres, certains Toucanets pouvant même creuser eux-mêmes ces loges.
- Les *Indicatoridés* (Indicateurs) qui utilisent très majoritairement les cavités d'arbres (naturelles ou creusées par les Pics ou les Barbus).

Donc, l'ordre des Piciformes ne comprend que des espèces utilisant des cavités pour se reproduire, la majorité le faisant dans des cavités arboricoles.

Qu'en est-il dans les ordres voisins ?

Chez les **Leptosomiformes**, Le Courol est cavicole secondaire, il se reproduit dans des arbres.

Les **Trogoniformes** (Trogons) nichent tous dans des cavités arboricoles qu'ils construisent (parfois dans des termitières).

Les **Bucerotiformes** sont tous cavicoles secondaires :

- Les *Bucerotidés* (Calaos) nichent dans des cavités arboricoles. Les Bucorves peuvent utiliser des falaises.
- Les *Upupipés* (Huppés) sont cavicoles secondaires (arbres ou autres, indifféremment).
- Les *Phoeniculidés* (Irisors) nichent tous dans des cavités arboricoles sauf de rares exceptions.

Chez les **Coraciiformes**, toutes les familles sont cavicoles :

- Les *Méropidés* (Guêpiers) construisent des tunnels dans des berges de cours d'eau.
- Les *Coraciidés* (Rolliers) nichent tous dans des cavités arboricoles.
- Les *Brachypteraciidés* (Brachyptérolles) construisent les nids dans le sol, exceptionnellement dans des arbres (B. leptosome).
- Les *Todidés* construisent des tunnels dans des berges de cours d'eau.
- Les *Momotidés* creusent leurs cavités dans des talus terreux.
- Les *Alcedinidés* (Martins-pêcheurs) construisent des tunnels dans des berges de cours d'eau.

Chez les ordres précédents, l'habitude cavicole généralisée n'existe pas ou n'est pas encore apparue : Coliiformes (Coliours), Caprimulgiformes (Engoulevents, Martinets, Colibris). Seuls, les **Psittaciformes** (Perroquets et alliés), proches phylogénétiquement des Piciformes, se reproduisent en grande partie dans des cavités arboricoles (cavicoles secondaires).

L'ordre des Passeriformes présente des familles construisant des nids découverts en très grande majorité, à l'exception de la famille des *Dendrocolaptidés* (Grimpars) qui, tous sont cavicoles secondaires. Dans d'autres familles, certaines espèces sont également cavicoles (Paridés, Sittidés, Certhiidés, etc.).

En conclusion, le comportement cavicole (primaire ou secondaire) est exclusif des 3 ordres voisins Piciformes, Coraciiformes et Trogoniformes, **impliquant une composante phylogénétique importante dans la généralisation de ce comportement (point chaud)**. Les Pics (hors les 2 Torcols), les Barbus et les Trogons (ces derniers, uniquement dans des troncs déjà en voie de dépérissement avancé) sont les seuls à creuser des cavités de reproduction dans des troncs d'arbre de façon exclusive.

Ce comportement a dû apparaître chez les ancêtres de ces groupes comme innovation, en parallèle avec d'autres adaptations (renforcement de l'appareil mandibulaire, apparition de mécanismes réduisant les chocs) : au départ, ils devaient utiliser des cavités naturelles pour se reproduire, avec un aménagement intérieur plus ou moins important. Petit à petit, ils ont débuté le forage d'arbres dépérissants ou morts. Au bout d'un certain temps, cette habitude s'est généralisée à tout le groupe au vu des avantages conférés par la reproduction dans des cavités creusées par eux-mêmes (voir chapitre « Adaptations »).

De plus, les narines sont protégées des projections de débris d'écorce par des plumes spéciales (SHORT, 1982; WINKLER & CHRISTIE, 2002 ; BOCK, 2015). L'œil des pics possède des mécanismes particuliers permettant d'éviter les conséquences de chocs répétés pouvant entraîner des traumatismes affectant la vision (WINGNANSKI JAFFE *et al.*, 2007 ; LU *et al.*, 2020) ainsi qu'une membrane nictitante épaisse qui se referme avant chaque contact avec le tronc. L'oreille est, elle aussi, protégée des chocs et du bruit produits par les coups de bec contre le tronc par des modifications réduisant l'intensité de ces bruits (SHORT, 1982; WINKLER & CHRISTIE, 2002 ; SHUNK, 2016). En revanche, ces adaptations n'influent pas sur les capacités auditives des Pics qui sont optimales dans les fréquences correspondant à celles de leurs émissions sonores (cris et tambourinements) qui se situent entre 1 et 6 kHz (LOHR, 2013).

La langue des pics est l'organe le plus important pour la recherche de nourriture et présente plusieurs caractéristiques associées : grande longueur pouvant dépasser celle du bec, barbillons parsemant sa surface et muscles spécialisés permettant une rapide mise en action de cet organe. Sa longueur a impliqué un mécanisme particulier de « rangement » de la langue lorsqu'elle est au repos : elle est enroulée autour de l'os hyoïde qui entoure le crâne, ce qui est connu depuis fort longtemps à en voir les représentations exactes qui en sont faites dès 1575 par V. COITER dans *De avium Sceletis et Praecipuis Musculis* et en 1680 dans l'ouvrage *De motu animalium (Du mouvement des animaux)* d'A.G. BORELLI, représentant probablement la langue d'un Pic vert, mécanisme affiné par R. WALLER au début du XVII^e siècle (BORELLI, 1680 ; WALLER, 1716 ; JUNG *et al.*, 2016) (**Planche 2bis**).

Des anomalies ont été observées chez certaines espèces concernant surtout des longueurs différentes des deux branches de l'os hyoïde ou leur croisement (WALLACE, 1974).



PLANCHE 2.- Langue des pics.

2a: Pic vert *Picus viridis viridis* mâle montrant l'extension maximale de sa langue (Photo D. BOYER).

2b: Pic de Lilford *D. l. lilfordi* femelle avec langue sortie presque entièrement (Pyrénées occidentales) (Photo P. NAVARRE).

2c: Pic de Lilford *D. l. lilfordi* femelle: détail des barbules avec 12 rangées sur chaque bord de l'extrémité de la langue (Pyrénées béarnaises), dirigées vers l'arrière et les plus courtes à l'avant (Photo P. NAVARRE).

2d. Pic de Lilford juvénile : à cet âge, la langue ne possède aucun barbule (Photo P. NAVARRE).

2 bis a



2 bis b



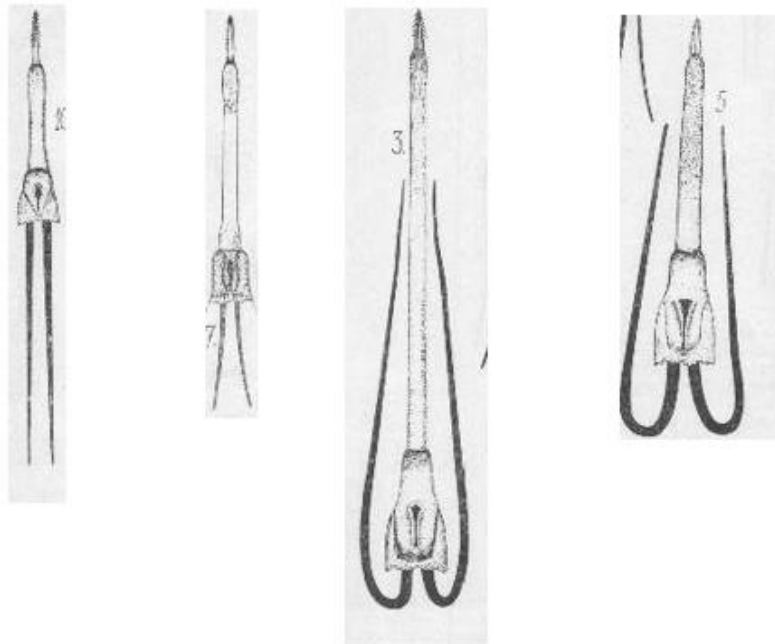
PLANCHE 2bis. – Langue et crâne des pics

2 bis a : Détail de l'arrangement de la langue des pics (Pic vert?) figurant dans l'ouvrage d' A.G. BORELLI intitulé *De motu animalium (Du mouvement des animaux)* paru en 1680.

2 bis b : Crânes de Pic sp. et de Torcol *Jynx torquilla* figurant dans l'ouvrage de V. COITER intitulé *De avium Sceletis et Praecipuis Musculis*, publié en 1575.

2bis c : Langues, tête et tubes digestifs de Pics européens (d'après PAPADOPOUL, 1973)

2 bis c



Langues de différentes espèces (de gauche à droite : Pic à dos blanc, Pic épeiche, Pic vert et Pic noir)

(Arcs hyoïdiens détachés à l'extrémité distale, avec proportions respectées)

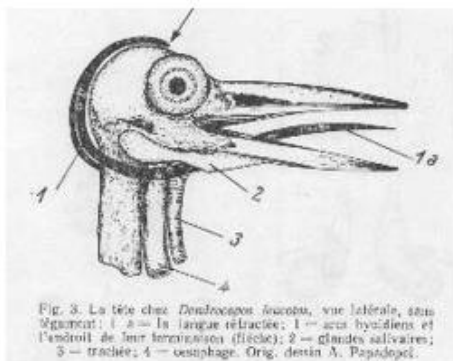
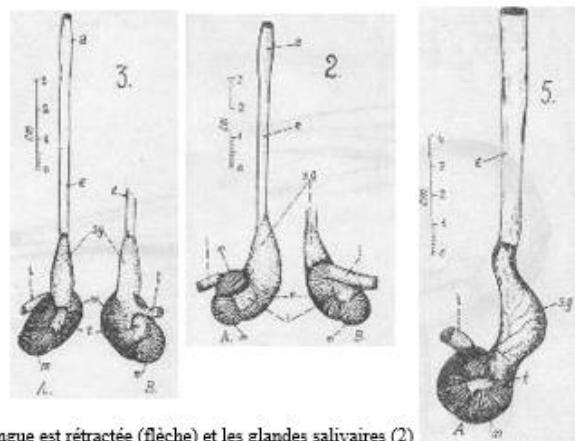


Fig. 3. La tête chez *Dendrocopos leucotis*, vue latérale, sans tegument: 1 - la langue rétractée; 1 - arcs hyoïdiens et l'endroit de leur terminaison (flèche); 2 - glandes salivaires; 3 - trachée; 4 - oesophage. Orig. dessin A. Papadopol.

Tête de Pic à dos blanc (vue latérale sans téguments)

Noter la terminaison de l'arc hyoïdien au niveau de l'œil lorsque la langue est rétractée (flèche) et les glandes salivaires (2)



Aspect du tube digestif (oesophage et estomac)
De gauche à droite : Pic à dos blanc, Pic épeiche, Pic vert
A : côté gauche ; B : côté droit

e : oesophage avec, en a, portion antérieure plus dilatée ; ss : estomac glandulaire ; m : estomac musculaire (gésier) ; t : zones tendineuses de m ; i : intestin

Des glandes sublinguales distillent un liquide gluant permettant de retenir et ramener les proies gîtées dans leurs galeries sous l'écorce (LUCAS, 1895 ; LEIBER, 1907 ; SHORT, 1982 ; WINKLER & CHRISTIE, 2002 ; SHUNK, 2016). Elles sont de plus petite taille chez le Pic à dos blanc comparativement à celles existantes chez les *Picus* ou les *Dryobates* (TICEHURST & WHISTLER, 1932). Elle est une des plus courtes (38-40 mm) des Pics européens avec celle du Pic tridactyle si l'on tient compte du ratio L. bec/L. Langue, ce qui semble dû à la nature de leur régime alimentaire (surtout larves de xylophages) (PAPADOPOUL, 1973, **Planche 2bis c**).

Certains pics ne transpercent pas leurs proies mais les « engluent » grâce au mucus sécrété et les retirent à l'aide des barbillons dirigés vers l'arrière tels les *Melanerpes* ou le Pic vert (SIELMAN, 1959 ; VILLARD & CUISIN, 2004) ou le Torcol *Jynx torquilla* qui ne possède pas de barbillons (Gormann, 2022) . D'autres, au régime plus spécialisé tels le Pic épeiche, transpercent la peau de leur proie (SIELMAN, 1959). Le rôle des barbillons est important et leur nombre, disposition et taille varie selon les espèces (BLUME, 1968 ; DONATELLI, 1996 ; BLUME & TIEFENBACH, 1997) : chez le Pic de Lilford, ils sont disposés en 12 rangées sur la partie antérieure de la langue, les plus courts à l'avant ; cependant, chez un mâle capturé à l'automne, les 4 premières rangées intérieures étaient absentes (usées, en cours de renouvellement ?) (GOPA, inédit ; **Planche 2**). Les jeunes, à l'envol, ne possèdent pas ces dispositifs qui n'apparaissent que plus tard, lorsque la langue a atteint sa taille définitive (BLUME, 1968 pour le Pic vert, VILLARD & CUISIN, 2004 pour le Pic de la Guadeloupe, GOPA, inédit pour le Pic de Lilford).

La capacité de rétention de cette langue varie selon la principale source de nourriture de l'espèce, abstraction faite de sa taille : les suceurs de sève ont une capacité importante (225 mm² pour le Pic maculé *Sphyrapicus varius* de 50 g. et seulement 59 mm² pour le Grand Pic *Dryocopus pileatus* de 295 g.) (VILLARD, 1991). De plus, la pointe de la langue des pics possède de nombreux corpuscules de Herbst, organes tactiles permettant de localiser des proies invisibles. La longueur moyenne de la langue est de 38 à 40 mm chez le Pic à dos blanc, atteignant 90 à 110 mm chez les Pics vert et cendré (**Planche 2**), soit une fois et demie la longueur du bec (PAPADOPOUL, 1973).

Modes d'appariement

La très forte majorité des espèces étudiées sont **socialement monogames** et territoriales, phénomène en grande partie expliqué par le rôle important des mâles durant la reproduction chez les Pucidés. Cependant, « la monogamie avec paternité hors couple » (suite à des copulation extra-couple) est régulièrement observée chez plusieurs espèces depuis l'apparition de technologies de génétique moléculaire (DNA fingerprinting). En sus, des aides au nourrissage sont très ponctuellement détectées chez plusieurs genres ainsi que des cas de polygamie occasionnelle (synthèse bibliographique in GRANGÉ et HELFENSTEIN, 2023). Deux espèces présentent un comportement de reproduction coopérative régulier, voire obligé : le Pic glandivore *Melanerpes formicivorus* avec dépôt de ponte de plusieurs femelles dans le même nid (WINKLER & CHRISTIE, 2002; VEHCENAMP & QUINN, 2004) et le Pic à face blanche *Leuconotopicus borealis* où le couple reproducteur bénéficie d'aides à la reproduction de manière quasi obligatoire (WINKLER *et al.*, 1995; WINKLER & CHRISTIE, 2002), tous deux habitant l'Amérique du Nord. La très grande majorité des espèces ne dépose qu'une ponte chaque année (avec, éventuellement, une ponte de remplacement lorsque la première est perdue assez tôt dans le cycle reproducteur), certaines cependant peuvent en déposer jusqu'à trois, surtout dans le genre *Melanerpes* ainsi que chez certains *Colaptes* (BACKHOUSE, 2005).

Adaptations des jeunes au nid

Dans leurs premiers jours de vie, les jeunes pics forment « une pyramide » lorsqu'ils sont laissés seuls : ils se groupent les uns contre les autres avec leurs cous entremêlés pour se réchauffer, leur système de thermorégulation n'étant pas encore en place. À cet âge, un jeune seul ne peut tenir sa tête en position normale, trop lourde pour les muscles du cou, et la laisse reposer sur le plancher de la loge. Cette « pyramide » leur permet également d'économiser de l'énergie lors des apports de proies, leur tête étant déjà à bonne hauteur (JACKSON, 2001). De plus, des callosités tibio-tarsales existent jusqu'à un âge avancé, permettant une meilleure assise des jeunes sur le sol de leur loge, sans risque d'escarres (CUISIN, 1981; SHUNK, 2016). Chez le Pic mineur *Picoides pubescens*, dès le 4^e jour, les jeunes peuvent tenir leur tête érigée quelques secondes et même se soulever quelque peu sur leurs tarses (HADAW, 1976).

À l'intérieur des cavités, la lumière extérieure ne pénètre quasiment pas (1 à 4 % pour des nids de Mésanges *Parus* sp. ou de Gobemouches à collier *Ficedula albicollis* : WESOŁOWSKI & MAZIARZ, 2012 ; MAZIARZ & WESOŁOWSKI, 2014), questionnant la façon dont les parents « voient » le contenu du nid en sus des modes d'accommodation rapide de leur vision lorsqu'ils passent de la lumière du jour à une obscurité presque complète. Jusqu'à l'ouverture de leurs yeux et de leurs conduits auditifs, les adultes, lors des nourrissages, doivent toucher les bourrelets commissuraux pour obtenir une réponse des jeunes et pouvoir les nourrir (SIELMANN, 1959). De plus, la langue des jeunes comporte des marques à son extrémité, qui disparaissent dès que leurs yeux s'ouvrent (SIELMANN, 1959). De nombreuses espèces de pics possèdent deux diamants, l'un à l'extrémité du maxillaire, l'autre à l'extrémité de la mandibule, leur permettant de casser la coquille de l'œuf, mais l'une de ces structures persiste chez eux jusqu'à l'envol comme chez le Pic de la Guadeloupe *Melanerpes herminieri* (VILLARD, 1999). La réflectance de ce diamant est supérieure à celle des bourrelets et atteint près de 100 % dans les limites de vision des pics (WIEBE, 2009) et, avec ces derniers, permet de dessiner précisément les contours de la bouche lors des nourrissages (WIEBE, 2009).

Des doubles diamants ont été également observés chez les jeunes Pics vert et noir (CUISIN, 1981), en sus d'autres espèces nord-américaines (CLARK, 1961). Nous l'avons mis en évidence chez le Pic de Lilford (GOPA, inédit).

Dès le 10^e jour, la longueur des tarses des jeunes égale celle des adultes (STENBERG, 1998), ce qui leur permet de commencer à escalader les parois de la cavité et de venir à la rencontre du parent nourricier.

Entretien du plumage

Bien que sa présence fût contestée jusqu'à récemment, une glande uropygienne est présente chez les Picedés (PARIS, 1913 ; JACOB & POLTZ, 1974 ; MONTALDI & SALIBIAN, 2000). Sa sécrétion permet à l'oiseau d'entretenir son plumage en lissant les plumes une à une, après avoir prélevé ce liquide avec le bec (fonction anti-bactérienne et d'imperméabilisation). Pour les parties hors d'atteinte du bec (tête par exemple), les pics frottent une patte avec leur bec imprégné de liquide uropygien puis grattent de leur patte ces plumes de la tête (KILHAM, 1983). Chez le Pic de Lilford, lors d'une observation fin avril, l'oiseau prélève du liquide sur sa glande uropygiale avec son bec puis se frotte la poitrine, les ailes, les aisselles et le dos avant de tambouriner, l'opération ayant duré près de 5 minutes (obs. person.). Sa taille augmente lors de la reproduction et un effet « anti-bactérien » sur la coquille des œufs est fortement soupçonné, la surface totale des œufs de la ponte étant positivement corrélée à la taille de cette glande (VINCZE *et al.*, 2013). Chez le Pic épeiche, PARIS (1913) donne un poids de 0,8 g et décrit en détail cet organe ; ce poids est de 1,853 g chez le Pic vert et de 3,88 g chez le Pic noir (VINCZE *et al.*, 2013) et, chez les Picedés en général, il varie selon la taille de l'espèce (MONTALDI & SALIBIAN, 2000). La composition précise de son contenu a été étudiée chez les Pics noir et vert (JACOB & POLTZ, 1974). La réputation de mauvaise odeur dégagée par la peau des Pics pourrait être due aux composants chimiques de cette glande, en association avec leur régime alimentaire (BAKHOUSE, 2005).

Concernant le plumage juvénile, de très nombreuses espèces montrent un développement ralenti de la rémige primaire interne, voire de deux de ces plumes, dont les Pics vert et épeiche, produisant une encoche entre les primaires et les secondaires (CHAPIN, 1921). Les jeunes Pics de Lilford pyrénéens présentent cette même particularité (GOPA, inédit). Il a été proposé que cette particularité permettrait à plusieurs jeunes de venir à la cavité en même temps, le second se glissant sous l'aile du premier au niveau de cette encoche (un document photo inclus dans l'article décrit ce comportement pour le Pic flamboyant *Colaptes auratus*). Cette hypothèse « *ad hoc* », bien que très attrayante, n'est pas valable pour de nombreux genres de Picedés dont les *Dendrocopos* où un seul jeune à la fois peut venir à la cavité, quémander sa nourriture. Le fait que ces plumes soient les premières à être muées dès l'envol peut également expliquer leur faible développement, s'ajoutant à une économie d'énergie permettant une meilleure condition physique des jeunes à l'envol (SIBLEY, 1957 ; SUTTER, 1974 ; KOENIG *et al.*, 2006). Chez certaines espèces cette mue peut débiter alors que les jeunes sont encore au nid, comme chez le Pic tridactyle *Picoides tridactylus* (CRAMP, 1985).

Cognition

Le cerveau des pics est généralement de taille bien plus importante que celui d'espèces de même poids : le Pic épeiche *D. major* a un cerveau 1,6 fois plus lourd que celui d'un Merle noir *Turdus merula* et celui du Pic noir *Dryocopus martius* de même taille que celui du Corbeau de Nouvelle-Calédonie *Corvus moneduloides* réputé pour ses capacités cognitives (WINKLER & WINKLER, 2015). La masse relative du cerveau par rapport au poids corporel moyen est de 3,29 % chez les Pics épeiche et mar et atteint 5,45 chez le Pic épeichette (MLIKOVSKI, 1989).

Les Piciformes sont considérés comme faisant partie des ordres d'oiseaux où l'apparition d'innovations est la plus fréquente (GAJDON & WINKLER, 2015). Ainsi, un Pic à tête rouge *Melanerpes erythrocephalus* d'Amérique du Nord a été observé déposant des pommes de pin et des noix sur la route et attendant qu'un véhicule passe et les écrase ; puis il récupérait les graines ainsi libérées (BACKHOUSE, 2005). Autre cas tout aussi étonnant : un Pic des saguaros *Melanerpes uropygialis* trempait de petits morceaux d'écorce dans du miel contenu sur une souche avant de l'amener à ses jeunes au nid (BACKHOUSE, 2005).

Plusieurs expériences ont été réalisées sur le Pic épeiche et même le Pic à dos blanc pour juger de leurs capacités de réflexion: « *Yi et al., investigated how wild White-backed Woodpeckers (which they mistook for Great Spotted Woodpeckers) considered proper orientation when they attempted to crack nuts of Juglans mandshurica. The woodpeckers consistently reoriented the nuts when the experimenter removed the nuts and reinserted them in an inappropriate orientation, but birds did not reorient them when the experimenter re-inserted the nuts in an orientation feasible for opening.* » (in GAJDON & WINKLER, 2015).

Yi *et al.* (2014) proposent le terme d'utilisation d'outil (tool use) pour qualifier ce comportement. Ces capacités seraient dues au mode de recherche de nourriture des pics par attaque de l'écorce, son creusement et aux facultés de localisation des proies, ainsi qu'à la possibilité de faire des réserves, du moins pour certaines espèces. Ce sont les espèces à mode de vie « solitaire » hors période de reproduction et monogames (du point de vue social), telles le Pic à dos blanc, qui ont des tailles de cerveau relatives les plus importantes, les espèces vivant en groupe étant celles à plus faible taille de cerveau (WEST, 2014 ; FEDOROVA *et al.*, 2017).

CHAPITRE II

« Après avoir eu la curiosité de goûter en France du *Picus major* et du *Chloropicus viridis*, nous partageons l'opinion d'AUDUBON qui a essayé de manger plusieurs espèces de Picinés aux États-Unis, notamment du *Dryopicus pileatus*, du *Zebrapicus carolinus* ainsi que du *Geopicus auratus* et qui affirme que la chair des derniers est détestable, qu'elle a un goût de fourmi qui la rend excessivement désagréable ; qu'en outre, celle du premier est coriace, d'une teinte livide et qu'il est impossible d'en manger. »

Alfred MALHERBE Monographie des Pucidés, Tome I (1861)

LE COMPLEXE « *DENDROCOPOS LEUCOTOS* » (BECHSTEIN, 1802)

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

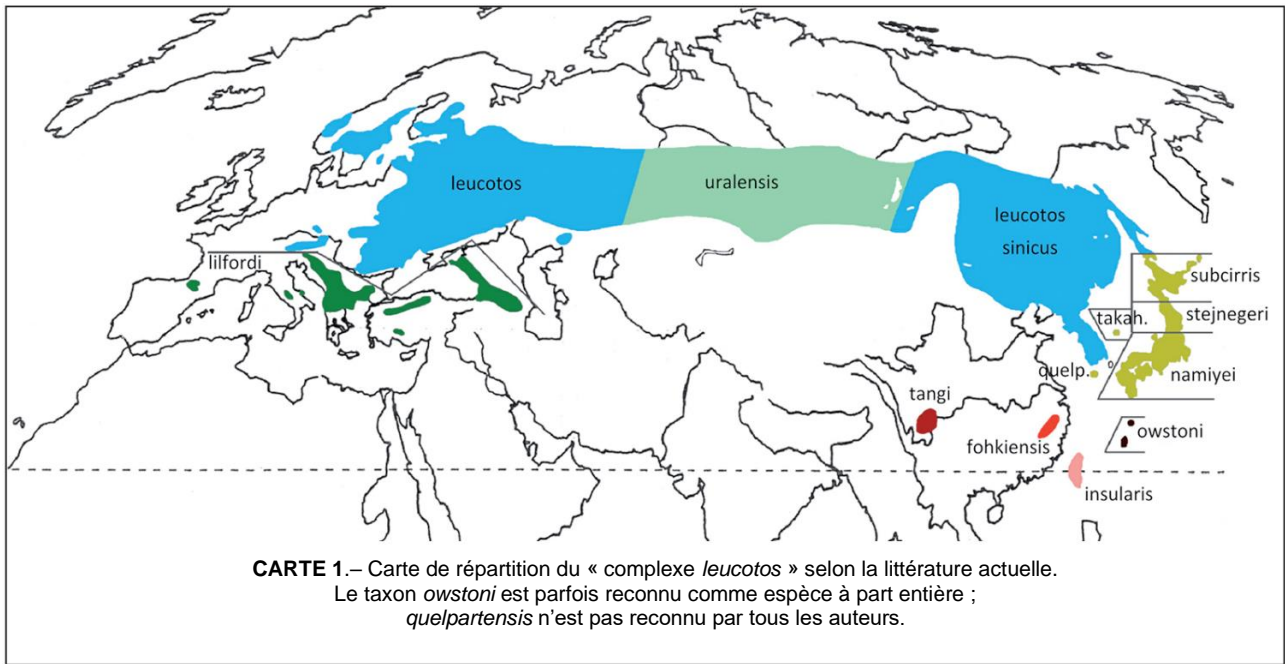
TAXINOMIE

Le Pic à dos blanc *Dendrocopos leucotos*, lato, sensu est une espèce polytypique à large répartition eurasiatique allant de l'Europe de l'Ouest (Norvège, Pyrénées) au Japon. La population totale de l'espèce est estimée à 1,3-3,35 millions d'individus (KOVALEV, 2020). Depuis sa description officielle en 1802, 10 à 12 sous-espèces ont été validées selon les auteurs (CARTE 1, FIG. 4). Hors les descripteurs, seuls STEGMANN (1930, 1936 pour les taxons de la Russie d'Asie), VOOUS (1947), VAURIE (1959), KOHL & STOLLMANN (1968 pour les Carpatés) et SHORT (1982) ont discuté en détail de la validité de ces taxons en consultant de nombreux spécimens conservés dans divers Muséums, WINKLER & CHRISTIE (2002), DEL HOYO *et al.* (2014) et GORMAN (2014) se contentant de reprendre ces séparations, à quelques détails près.

Le récent travail de PONS *et al.* (2021), auquel nous avons participé en tant que co-auteur, apporte un nouvel éclairage sur ce complexe en soulignant son caractère polyphylétique et la nécessité de le réviser (voir chapitres II et VI). Selon la bibliographie consultée, près de 32 taxons ont été décrits historiquement dont 8 pour le seul Japon (VOOUS, 1947), la plupart sur des critères peu diagnostiques (TAB. I). Cette multiplication de taxons est due, en grande partie, à la distribution de l'espèce, couvrant une grande partie du Nord-Paléarctique (des côtes atlantiques de la Norvège au Pacifique), la Corée, le Japon avec ses îles méridionales et les montagnes du sud européen (Pyrénées, Abruzzes, Balkans et Caucase). Les taxons tombés en synonymie ont tous été décrits dans le premier tiers du XX^{ème} siècle (TAB. II). *Dendrocopos leucotos* a été décrit officiellement par J.-M. BECHSTEIN en 1802 sous le nom de *Picus leucotos* sur la base de l'illustration d'une femelle en provenance de Silésie (Sud de la Pologne actuelle) fournie par un certain M. MICKWITZ (BECHSTEIN, 1803; MEY, 2003; GRANGÉ, 2016) (Planche 3) : « *Pic onzième* (*P. leucotos*). Noir et blanc de couleur ; le bec fort et long ; blanc du milieu dos à la queue ; sur l'aile, plusieurs bandes de taches blanches ; du ventre et en arrière, rose-rouge ; 10 ^{2/3} pouces de long ; Lieu: Silésie, en hiver. Nourriture : fourmis, coléoptères, abeilles et autres insectes... Il est plus grand que le Pic épeiche et s'en écarte beaucoup ».

Auparavant, il était considéré soit comme une variété de Pic épeiche *Dendrocopos major* (par exemple, en Suède par SPARRMAN et LINNÉ in MALHERBE, 1861 ; BLANDIN & LITHANDER, 2017), soit comme une variété de Pic mar *Leipicus medius* (BESKE & FISCHER, in MALHERBE, 1861 ; HILDEBRANT, 1933). Cependant, le suédois Olof RUDBECK, dès 1727-29, a publié deux planches colorées représentant chaque sexe du Pic à dos blanc qu'il distinguait des autres Pucidés bigarrés sous le nom de *Picus varius major* (BLANDIN et LITHANDER, 2017; Planche 3)¹⁰. Il fut suivi par GÉRINI en 1769 qui le décrit sous le nom de *Picchio vario massimo* (sous-espèce *lilfordi*) puis l'espèce apparaît dans un recueil de poèmes de K. UTAMARO daté de 1790 et sur une estampe japonaise datée de 1814. Il existe un spécimen finlandais daté de 1800 au MHN d'Helsinki (M. HILDEN, in litt.). Peu après sa description officielle de 1802, PALLAS le décrit sous le nom de *Picus cirris* de Sibérie en 1811 et LÖFFLER de Prusse orientale en 1828 (spécimen conservé au MHN de Königsberg ; TISCHLER, 1925).

¹⁰ Le texte devant accompagner ces planches n'a jamais été publié. De façon intéressante, LINNÉ, dans les débuts de sa carrière, fut le précepteur des fils d'O. RUDBECK dans les années 1730 et donc très bien placé pour avoir connaissance de ses travaux et publications (BLUNT, 1986; BLANDIN & LITHANDER, 2017) ; il lui dédia même une plante d'Amérique, le *Rudbeckia* (BLUNT, 1986) ; cependant, il ne retint pas le Pic à dos blanc comme bonne espèce dans son *Systema Naturae* bien qu'il ait utilisé ces planches pour nommer certaines espèces (WALTERS, 2003; BLANDIN & LITHANDER, 2017).



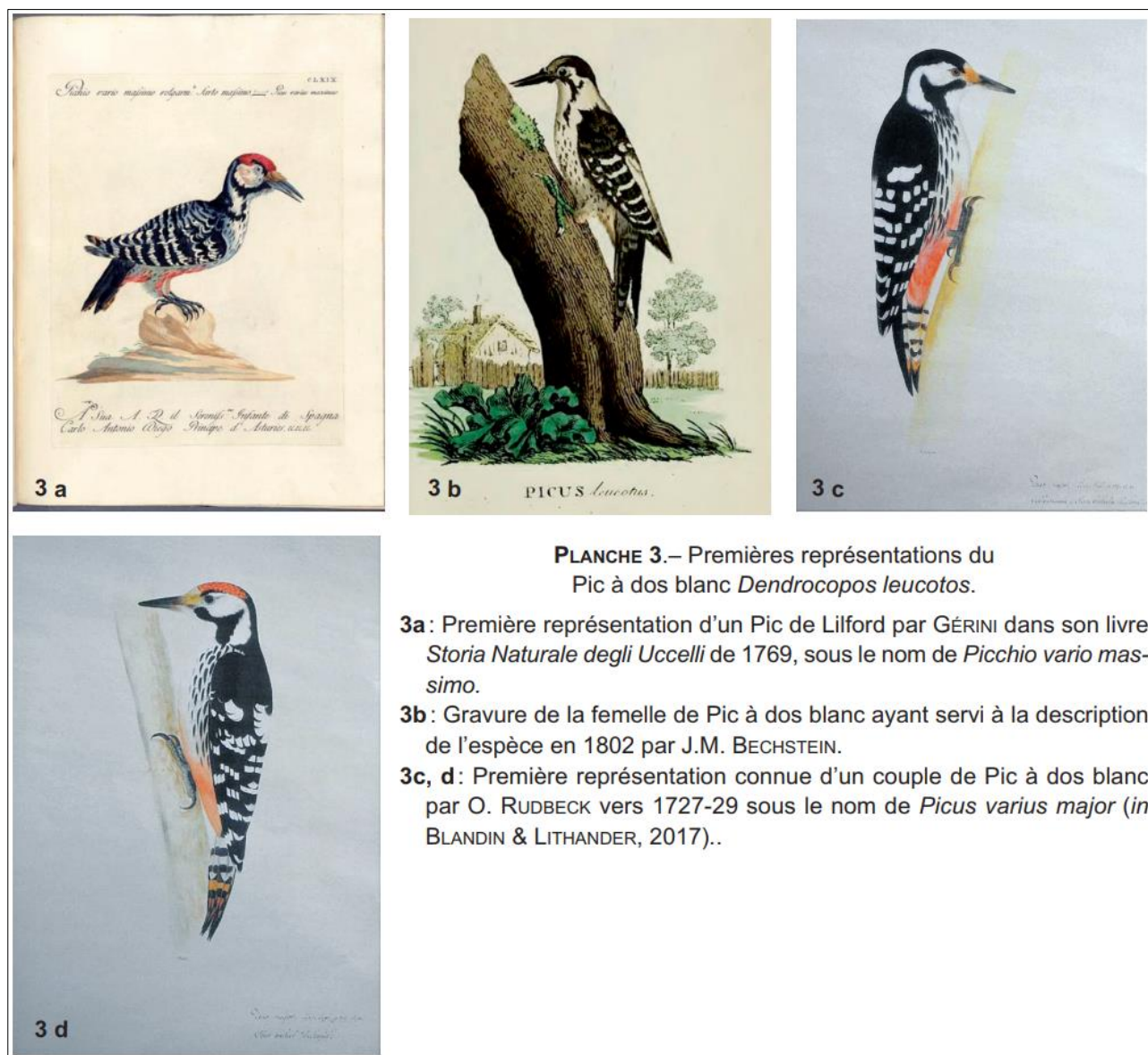
(1) VOOUS 1947	(2) VAURIE 1959	SHORT 1982	WINKLER <i>et al.</i> , 1995	GORMAN 2014	(3) DEL HOYO <i>et al.</i> , 2014	CLEMENTS <i>et al.</i> 2018	GIL & DONSKER 2018	(4) PONS <i>et al.</i> 2021
<i>lilfordi</i>	<i>lilfordi</i>	<i>lilfordi</i>	<i>lilfordi</i>	<i>lilfordi</i>	<i>lilfordi</i>	<i>lilfordi</i>	<i>lilfordi</i>	<i>leucotos</i>
<i>leucotos</i>	<i>leucotos</i>	<i>leucotos</i>	<i>leucotos</i>	<i>leucotos</i>	<i>leucotos</i>	<i>leucotos</i>	<i>leucotos</i>	<i>subcirris</i>
<i>uralensis</i>	<i>uralensis</i>	<i>subcirris</i>	<i>subcirris</i>	<i>uralensis</i>	<i>uralensis</i>	<i>uralensis</i>	<i>uralensis</i>	<i>stejnegeri</i>
<i>sinicus</i>	<i>takahashii</i>	<i>namiyei</i>	<i>stejnegeri</i>	<i>subcirris</i>	<i>subcirris</i>	<i>subcirris</i>	<i>subcirris</i>	<i>namiyei</i>
<i>fohkiensis</i>	<i>quelpartensis</i>	<i>stejnegeri</i>	<i>namiyei</i>	<i>stejnegeri</i>	<i>stejnegeri</i>	<i>stejnegeri</i>	<i>stejnegeri</i>	<i>takahashii</i>
<i>insularis</i>	<i>subcirris</i>	<i>owstoni</i>	<i>takahashii</i>	<i>namiyei</i>	<i>namiyei</i>	<i>namiyei</i>	<i>namiyei</i>	<i>quelpartensis</i>
<i>owstoni</i>	<i>stejnegeri</i>	<i>takahashii</i>	<i>owstoni</i>	<i>takahashii</i>	<i>takahashii</i>	<i>takahashii</i>	<i>takahashii</i>	<i>owstoni</i>
<i>sucirris</i>	<i>namiyei</i>	<i>tangi</i>	<i>tangi</i>	<i>owstoni</i>	<i>quelpartensis</i>	<i>tangi</i>	<i>tangi</i>	
	<i>owstoni</i>	<i>fohkiensis</i>	<i>fohkiensis</i>	<i>quelpartensis</i>	<i>tangi</i>	<i>fohkiensis</i>	<i>fohkiensis</i>	
		<i>insularis</i>	<i>insularis</i>	<i>tangi</i>	<i>fohkiensis</i>	<i>insularis</i>	<i>insularis</i>	
				<i>fohkiensis</i>	<i>insularis</i>	<i>owstoni</i>	<i>quelpartensis</i>	
				<i>insularis</i>			<i>owstoni</i>	

(1) Voous ne se prononce pas sur les formes japonaises qu'il n'a pas étudié, hors celle d'Hokkaido ; *tangi* a été décrit postérieurement à son travail.
 (2) VAURIE n'a pas étudié les taxons *tangi*, *fohkiensis* et *insularis*.
 (3) Le taxon *owstoni* est élevé au rang d'espèce par les auteurs.
 (4) PONS *et al.* (2021) révisent le « complexe *leucotos* » et proposent d'élever les clades *lilfordi* d'un côté et *insularis-fohkiensis-tangi* au rang d'espèce sous les dénominations de *Dendrocopos lilfordi* (monotypique) et *D. insularis* (polytypique). Le taxon *uralensis* est intégré à *leucotos*. La validité de *quelpartensis* et *takahashii* n'a pas été évaluée faute de spécimens disponibles.

Fig. 4.– Les diverses sous-espèces de Pic à dos blanc *sensu stricto*, selon les auteurs en ayant traité.

Le terme *leucotos* vient du grec ancien *léukotès* ou *léukétos* signifiant « de couleur blanche » (CABARD & CHAUVET, 2003). BECHSTEIN a-t-il commis une erreur en baptisant cet oiseau? Ne voulait-il pas lui donner un nom scientifique faisant référence à son dos blanc ? Il aurait dû écrire *leuconotos* ou *leuconotus* du grec *léukotos* (de couleur blanche) et *notus* (arrière du corps). La langue française ne s'y est pas trompée en le nommant Pic à dos blanc, dès 1849 par exemple avec DEGLAND ou Pic leuconote un peu plus tard. BUTURLIN, en 1908, faisait aussi la même constatation. Ce nom spécifique est modifié en *leuconotus* dès 1805 par BECHSTEIN lui-même dans une autre publication : il semble bien qu'il ait été conscient de l'erreur de sa première dénomination! Il fut suivi en 1810 par MEYER & WOLF puis par BREHM. Cette désignation sera reprise par TEMMINCK (1815), DEGLAND (1849), BONAPARTE (1850), TROUËSSART (1867) et les auteurs pyrénéens (LOCHE, DUBALEN, LACROIX, GRANGER) puis d'autres (SHARPE & DRESSER, 1871).

Cependant, *leucotos* gagna la partie sur *leuconotus* dès le début du XX^e siècle par application de la règle de priorité édictée par le Code de nomenclature zoologique, *leucotos* ayant précédé *leuconotus* de 3 ans¹¹. La dernière utilisation du terme *leuconotus* que nous avons pu certifier date de 1929 : LEGENDRE nomme l'oiseau *Dryobates leuconotus*. Le spécimen conservé au Muséum de Bayonne (voir *infra*, chapitre III) est encore baptisé ainsi en 1936.



¹¹ La liste des oiseaux du monde (DEL HOYO & COLLAR, 2014 et 2016) montre bien l'étrangeté de la dénomination *leucotos*, la seule occurrence étant celle concernant le Pic à dos blanc. Toutes les espèces dénommées *leuconotus* ou *leuconotus* (9 occurrences) désignent celles ayant le dos blanc: Dendrocygne à dos blanc *Thalassornis leuconotus*, Bihoreau à dos blanc *Calherodius leuconotus*, Mésange à dos blanc *Melaniparus leuconotus*, sous-espèce du Cincle à tête blanche *Cinclus leuconotus*. La dénomination *leucotis* (21 occurrences) concerne des espèces ayant la partie auriculaire blanche: Monarque oreillard *Nesoptilotis leucotis*, Moinelette à oreillons blancs *Eremopterix leucotis*. De façon ironique, le genre *Leuconotopicus* créé par MALHERBE en 1845 a été récemment ressuscité pour désigner certains Picidés américains autrefois classés dans le genre *Picoides* ; personne n'a songé à le renommer *leucotopicus* ! Il est regrettable que les règles strictes du Code de Nomenclature Zoologique ne permettent pas d'amender ce nom, d'autant plus que le descripteur de l'espèce a réalisé cette opération de lui-même dès 1805, suivi ou précédé par de bons hellénistes et latinistes, en particulier français.

Tableau 1 Synonymies de *Dendrocopos leucotos* Bechstein 1802

leucotos	Descripteur	Date	Nom princeps	Specimens type	Distribution
<i>hueberi</i>	Brehm	1843	<i>Picus hueberi</i> ⁽¹⁾	AMNH (holotype)	Carinthie
<i>polonicus</i>	Brehm	1855	<i>Picus polonicus</i>	MHN Vienne (?)	Galicie-Carinthie
<i>roseiventris</i>	Brehm	1856	<i>Picus cirris roseiventris</i>	AMNH (syntypes)	Hongrie
<i>vosnesenskii</i>	Buturlin	1907	<i>Dendrocopos leuconotus vosnesenskii</i>	ZIN (syntype)	Kamchatka ⁽²⁾
<i>ussuriensis</i>	Buturlin	1907	<i>Dendrocopos leuconotus ussuriensis</i>	ZIN (8 syntypes)	Oussourie- NE Chine
<i>sinicus</i>	Buturlin	1907	<i>Dendrocopos leucotos sinicus</i>	ZIN (holotype)	NE Chine
<i>ussurianus</i>	Clark	1907	<i>Dryobates leucotos ussurianus</i>	USNM (holotype)	Oussouri
<i>coreensis</i>	Clark	1907	<i>Dryobates leucotos coreensis</i>	USNM (holotype)	Fusan, Corée
<i>clarki</i>	Buturlin	1908	<i>Dendrodromas leuconotus clarki</i>	USNM (holotype)	Oussouri
<i>saghalinensis</i>	Yamashina	1931	<i>Dryobates leucotos saghalinensis</i>	Yamashina I. Orn. (holotype)	Iles Sakhalines
<i>carpathicus</i>	Buturlin	1907	<i>Dendrocopos leuconotus carpathicus</i>	ZIN (holotype)	NE Carpatates
<i>stechowi</i>	Sachtleben	1919	<i>Dendrodromas leucotos stechowi</i>	MHN Munich (holotype)	Lithuanie
<i>fenestrarum</i>	Oleksas	2009	<i>Dendrocopos leucotos fenestrarum</i> ⁽³⁾	Musée Zoologique de Biélorussie, Minsk	SE Biélorussie (Smolensk)
uralensis					
<i>cirris</i>	Pallas	1811	<i>Picus cirris</i> ⁽⁴⁾		Sibérie
lilfordi					
<i>caucasicus</i>	Tschchikw ischw ili	1928	<i>Dryobates leucotos caucasicus</i>	MHN Tbilissi ?	Ouest Caucase
<i>ponticus</i>	Buturlin	1929	<i>Dryobates lilfordi ponticus</i>	ZMMU (holotype)	Nord Caucase
<i>pyrenaicus</i>	Besaucèle	1900	<i>Dendrocopos leucotos pyrenaicus</i>	MHN Toulouse	Pyénées
subcirris					
<i>yamashinae</i>	Bergman	1931	<i>Dryobates leucotos yamashinae</i>	MHN Stockholm (holotype)	Iles Kouriles
namiyei					
<i>intermedius</i>	Kuroda	1921	<i>Dryobates leucotis intermedius</i>	Collection Kuroda (détruite en 1945)	Province Yamato, Hondo
<i>kurodae</i>	Götz	1925	<i>Dryobates leucotis kurodae</i>		S.O. Hondo- Japon
<i>uchidai</i>	Momiyama	1927	<i>Dryobates leucotos uchidai</i>	Yamashina I. Orn. (holotype)	Kiushu- Japon
<i>tookaidonis</i>	Momiyama	1927	<i>Dryobates leucotos tookaidonis</i>	Collection Momiyama (détruite en 1945)	Central Hondo-Japon

(1) Cette sous-espèce avait été dédiée par Brehm à un M. Hueber qui l'avait observé le premier en Carinthie

(2) Erreur d'étiquetage : cet individu a été collecté sur le continent. *D. leucotos* ne se reproduit pas au Kamchatka (Lobkov, 1987; Petropavlosk-Kamchatsky, 2000; Butev et al., 2005; Grangé et Red'Kin, 2020)

(3) Taxon décrit par O.A. Oleksas in Ornithologica Baltica-Sarmatica: Eine taxonomische Revision einiger Vogelarten Mitteleuropas. I. Brandenburg, 2009 (document non consulté)

(4) : ce taxon est rapporté à *uralensis* par Malherbe (1861) plutôt qu'à *leucotos* au vu de la description faite par Pallas et de sa distribution ("*Per omnem Rossiam et Sibiriam usque in Kamtschatcam*").

AMNH : American National mUseum, Ney-York : United States National Museum

ZIN : Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russie

ZMMU : Zoological Museum of the Moscow State University, Moscou, Russie

USNM : National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington

Sur la base de la distribution actuelle des diverses sous-espèces reconnues, de leur habitat, de leur histoire (lorsqu'elle est connue), de leurs différences morphologiques (plumage, biométrie), nous proposons un « ré-arrangement » du « complexe *leucotos* » en 4 groupes en sus de celui des îles Ryukyu, déjà esquissé en 2013 (www.gopa-pyrenees.fr), tenant largement compte du récent travail de PONS *et al.* (2021) basé sur l'étude génétique de 9 taxons tout en passant en revue les nombreux taxons décrits puis rejetés, ceci dans un souci d'exhaustivité (voir **Carte 1** et GRANGÉ *et al.*, 2023b in *Birds of the World* du *Cornell Lab. Of Ornithology*) :

- **Groupe nordique** incluant *leucotos* et *uralensis*
 - **Groupe Japon-Corée** avec *subcirris*, *stejnegeri*, *namiyei*, *quelpartensis* et *takahashii* (ces 2 derniers sous réserve, voir *infra*).
 - **Groupe de Chine du sud** avec *tangi*, *fohkiensis* et *insularis*.
 - **Groupe des îles Ruykyu** avec *owstoni* et *noguchii* (déjà traités comme espèces vraies par plusieurs auteurs).
 - **Groupe des montagnes d'Europe du sud** avec *lilfordi*.
 - **Groupe nordique**: il s'agit du groupe à l'aire de distribution la plus large et la plus septentrionale.
- Le taxon *leucotos* (selon la vision classique qui rejette *sinicus*) s'étend des côtes scandinaves au Pacifique sur une large bande balayant la Sibérie et atteignant l'Asie orientale (Sud-Est de la Russie, Chine, Corée) ; la partie russe de la Sibérie

entre l'Oural et le Baïkal, en passant par le Kazakhstan¹² et la Mongolie, étant habitée par la sous-espèce *uralensis* (voir *infra*).

Le taxon *carpathicus* décrit des Carpates du NE (Bukovine) était considéré comme peuplant le sud de l'Europe centrale (BUTURLIN, 1907 ; DEMENTIEV & GLADKOV, 1960; MATVEJEV & VASIĆ, 1973; MATVEJEV & VASIĆ, 1977) mais n'est plus reconnu hors quelques auteurs russes (BUTEV *et al.*, 2005) ; GRICHIK (2005) a récemment proposé de ressusciter *D. l. carpathicus* pour la Biélorussie et une partie de la Pologne, originellement décrit par BUTURLIN en 1907, ce, sur la base de l'examen d'un large éventail de spécimens muséologiques bien que le travail peu connu mais excellent de KOHL & STOLLMANN (1968), basé sur l'examen de 135 spécimens, ait conclu à la non reconnaissance de ce taxon. Cependant, ces deux auteurs reconnaissent des différences significatives entre les populations scandinaves et celles réparties plus au sud. De même, *stechowi* de Lituanie et du Sud-Ouest de la Russie (SACHTLEBEN, 1919) n'est pas reconnu.

Au Kamchatka, l'espèce est absente: le taxon *vosnessenskii* décrit par BUTURLIN en 1907 de cette région a été étiqueté de façon erronée, provenant du continent et non de cette presque île (LOBKOV, 1987; BUTEV *et al.*, 1995; PETROPAVLOVSK-KAMCHATSKY, 2000; GRANGÉ & RED'KIN, 20019)¹³. En Russie d'Europe, *leucotos* atteint son point le plus méridional vers 50° - 51° de latitude nord, où il est rare (IVANCHEV, 1996). Cependant, il se reproduit parfois dans la région de Volgograd (44° 29' N) sur la Volga, au Nord-Ouest de la Caspienne (REUSKY, 2014).

Une analyse génétique a montré que les populations scandinaves, polonaises et lettones de *leucotos* ne présentent pas de structuration génétique inter-population (ELLEGREN *et al.*, 1999).

PONS *et al.* (2021) mettent en évidence la large distribution de l'haplotype le plus fréquent chez *leucotos stricto sensu* allant de l'Europe de l'Ouest à l'extrême Est russe. Pour la Corée (et une partie de la Chine du Nord-Est et les régions de l'Amour et de l'Oussourie en Russie), certains auteurs retiennent *sinicus* qui a des teintes bien moins claires que les *leucotos* plus nordiques et est aussi strié aux parties inférieures que *lilfordi* (BUTURLIN, 1907) (transition avec les formes japonaises et des îles coréennes de la mer de Chine). Le premier spécimen connu de Corée est certainement celui collecté en décembre 1866 et conservé au EWHA Women University National History Museum à Séoul (ENHM-SMPL 48087) ; les suivants remontent à 1885-1886, collectés par J. KALINOVSKI près de Séoul (TACZANOWSKI, 1887), par P.L. JOUY près de Fusan (septembre et octobre 1885 ; CLARK, 1907, 1910) et par R. HALL en 1903 en Corée du Nord avec 6 spécimens actuellement au AMNH (SWEET *et al.*, 2007). Entre 1910 et 1917, SHIMOKORIYAMA (1918), zoologiste japonais, y collecta 13 spécimens conservés pour partie à Séoul (CHOI *et al.*, 2015). La population de Chine du Nord (forme nominale) a été découverte tardivement puisque ni GOULD (1864) SWINHOE (1871) et DAVID & OUSTALET (1877) n'y font allusion dans leurs ouvrages traitant des Oiseaux de Chine. Les individus des régions de l'Amour et de l'Oussourie (sud-est de la Russie) ont fait l'objet de descriptions sous les noms sub-spécifiques de *ussuriensis* (BUTURLIN, 1907), *ussurianus* (CLARK, 1907) ou *clarki* (BUTURLIN, 1908) : TACKZANOWSKI (1893) précise que les oiseaux de Mandchourie (extrême Est de la Russie) sont indistinguables de ceux de la Daourie (Est du Baïkal) et il rattache ces formes à *leucotos* ; STEGMANN (1930, 1936) ayant capturé de nombreux spécimens dans les régions du Baïkal et de la Daourie-Manchourie, reconnaît que les populations à l'est du Baïkal sont différentes des *leucotos* occidentaux et leur attribue le nom subsppécifique d'*ussuriensis* (à l'époque, ce nom n'avait pas été mis en synonymie avec *sinicus*). De plus, il souligne l'importance d'examiner uniquement des spécimens reproducteurs dans ces régions, *uralensis* étant susceptible d'y hiverner !

VOOUS (1947), GLADKOV (1951, *in VAURIE*), DEMENTIEV & GLADKOV (1960) et VAURIE (1959) et beaucoup d'auteurs récents (non russes ni russophones) ne reconnaissent plus ces formes qu'ils ramènent à *leucotos*. Cependant, notamment à la suite de YAMASHINA (1932), KOBLIK *et al.* (2006) reconnaissent toujours *sinicus* pour une partie de la Russie (du sud de la Sibérie orientale et de Sakhaline) ainsi que RED'KIN (2016; *in litt.*, 2018) comme la plupart des auteurs russes et décrit sa distribution comme allant de la région sud-ouest de la mer d'Okhotsk et des monts Stanovoï de l'Amour et de l'Oussourie jusqu'à l'Est du lac Baïkal (monts Kentei - Nord Mongolie- et Transbaïkalie centrale) où il s'intergrade avec *uralensis*, en sus de sa présence dans la région de l'Amour et de l'Oussourie et du nord de la Chine et en Corée. Les désignations sub spécifiques *ussuriensis*, *ussurianus*, *clarki* et *coreensis* étant non valides, car *sinicus sensu* RED'KIN bénéficie de la règle de priorité du Code de Nomenclature, ayant été décrit le premier par BUTURLIN (1907) (RED'KIN, 2016). L'espèce est présente sur une petite île (Bolshoy Pelis Island) de 3,3 km² située dans la mer du Japon au Sud de Vladivostok à 17 km du continent et où elle se reproduit (document photographique *in* Y. GULUSCHENKO, <http://fareastru.birds.watch>).

Pour ce qui est du taxon *uralensis*, sa position géographique (de l'Oural au lac Baïkal en gros, mais entouré à l'est et à l'Ouest de *leucotos*¹⁴ si *sinicus* n'est pas reconnu) plaiderait pour un rattachement à ce dernier taxon (DRESSER, 1902 ;

12 Le Field Muséum de Chicago possède un oeuf étiqueté « Pic à dos blanc » et dit provenir du Nord-Est du Kirgystan, collecté le 30 mai 1906 alors que ce lieu se trouve à 1000 km des populations les plus proches. Cette donnée doit être rejetée et doit plutôt concerner le Pic à ailes blanches *Dendrocopos leucopterus* qui se nomme White-winged Woodpecker en Anglais, consonance très proche de White-backed.

13 De nombreux Guides et Handbooks citent et cartographient le Pic à dos blanc comme présent au Kamchatka alors que la littérature russe dénie formellement son existence en ce lieu: BUTURLIN a décrit le taxon *voznensenskii* comme provenant de cette presque île mais, après examen approfondi des archives et du spécimen femelle, il apparaît que ce lieu de collecte est incorrect : la mention « Kamchatka » a été rajouté postérieurement à sa date de capture et, selon toute vraisemblance, il provient de Transbaïkalie (taxon *uralensis* comme les photos de ce spécimen que j'ai pu obtenir le laissent penser). Déjà, en 1915, V. L. BIANCHI mettait en doute l'origine de ce spécimen (*in* LOBKOV, 1987; GRANGÉ & RED'KIN, 2019).

14 BUTURLIN (1908) est le premier et un des seuls à préciser la distribution exacte de ce taxon : « Plaines à l'est de la Volga, Monts Oural, Sibérie centrale et occidentale, à l'est au moins jusqu'au Baïkal, au sud jusqu'à 47° N, au nord jusqu'à Tobolsk (58° N), Tomsk (56,5° N) et Zhigalovo sur la Léna (55° N) ». STEGMANN (1930, 1936) a aussi discuté de sa répartition détaillée. Récemment, BEREZOVIKO (2013) le donne comme présent dans la vallée de l'Irtysh, près de Pavlodar (extrême Nord-Est du Kazakhstan) d'où il était présumé absent jusqu'alors. RED'KIN

SHORT, 1982 ; WINKLER *et al.*, 1995), ce d'autant plus qu'une variation individuelle existerait dans cette partie de la Russie avec des individus se rapprochant de *leucotos* (BUTURLIN, 1908). Cependant, de nombreux auteurs reconnaissent ce taxon comme valide (BUTURLIN, 1907, 1908 ; STEGMANN, 1936 ; VOOUS, 1947 ; VAURIE, 1959 ; DEMENTIEV & GLADKOV, 1960 ; WINKLER & CHRISTIE, 2002 ; GORMAN, 2014 ; DEL HOYO *et al.*, 2014 ; RED'KIN, 2016). PALLAS a décrit (en latin) en 1811, sous le nom de *Picus cirris*, des individus correspondant à ce taxon *uralensis* selon toute vraisemblance.

Il est à remarquer que les individus habitant Sakhaline, île située au Nord d'Hokkaido et à l'Ouest des Kouriles (habitées par *subcirris*), sont rattachés à *leucotos*: LÖNNBERG donne des indications biométriques très proches de celles des *leucotos* continentaux (longueur ailaire des mâles 146 mm, longueur du bec 39 mm) pour ces derniers (LÖNNBERG, 1908 ; GIZENKO *in* VAURIE, 1959). Cette population avait été décrite comme taxon *saghalinensis* par YAMASHINA (1931) dont RED'KIN (*in litt*, 2018) propose la résurrection.

Les trois taxons décrits par BREHM (*Picus hueberi*, *P. polonicus* et *P. cirris roseiventris*) ne peuvent pas être retenus au vu de leur diagnose incertaine (BREHM semble avoir inclus *P. hueberi* dans son *P. polonicus* en 1855 puisqu'il donne à ce dernier taxon la même distribution que celle donnée précédemment à *hueberi* -Carinthie- en sus de la Galicie). *P. cirris roseiventris* semble être un *nomen nudum*, *roseiventris* ayant été aussi utilisé pour décrire une sous-espèce du Pic mar par le même auteur !). Aucun auteur postérieur n'a retenu l'un de ces taxons, vite tombés dans l'oubli (HARTERT, 1912-1920, 1918).

Cette histoire taxinomique compliquée des populations nordiques de *leucotos lato sensu* plaide pour un ré-examen approfondi de ce groupe afin d'y apporter un éclairage nouveau.

Le travail de PONS *et al.* (2020) y a répondu en grande partie, montrant la forte uniformité des *leucotos* de l'Atlantique (Scandinavie) au Pacifique (Chine du Nord, Corée), *uralensis* et *sinicus* n'étant pas différenciables génétiquement de *leucotos* et donc rattachés à la forme nominale.

Groupe des montagnes du Sud. – De nombreux auteurs ont souligné la particularité du taxon *lilfordi* vis-à-vis de *leucotos*, surtout sur la base de critères de plumage et de distribution (MATVEJEV, 1976 ; HAFFER, 1989). Cependant, d'autres éléments plaident en faveur d'une histoire complètement différente de ces deux taxons (voir Chapitre VI, *infra*) :

- Ancienneté de *lilfordi* (remontant au minimum au Pléistocène moyen avec présence dans des gisements datant de cette époque, tous situés en Europe du Sud) avec une coïncidence des emplacements des refuges du hêtre durant les épisodes glaciaires du Pléistocène (MAGRI, 2008) avec les noyaux actuels des populations de *lilfordi* (Pyrénées occidentales, Abruzzes, Balkans et Caucase) très inféodées à cette essence. Ce n'est que récemment qu'une étroite zone de contact est apparue (Croatie d'où elle semble disparue et Est de la Serbie) lors de la progression de *leucotos* vers le sud-ouest (MATVEJEV, 1976 où une carte avec cas d'hybridation *carpathicus-leucotos* est présentée). MATVEJEV précise que ces cas y sont rares et présentent des caractéristiques phénotypiques intermédiaires (voir *supra* pour discussion de la validité de *carpathicus*).

- Caractéristiques biologiques différentes (voir Chapitre III, *infra*) : ***lilfordi* est inféodé à l'étage montagnard des massifs du sud européen, très lié au hêtre** (vieilles forêts avec présence de bois mort), **extrêmement sédentaire**, donc spécialisé **avec une dynamique de population faible** (expliquant la régression des aires de répartition à l'extrême Ouest-Pyrénées et Abruzzes). *Lilfordi*, à la fin du dernier cycle glaciaire (11000 ans environ) n'a pas suivi la progression du hêtre vers les plaines du nord, montrant son caractère « montagnard » (il ne s'agit donc pas d'une espèce « relicte glaciaire » au sens propre).

- biométrie, plumage (voir Chapitres III et IV, *infra*) : les différences de plumage ont été décrites abondamment. À ce propos, certains auteurs ont parlé de variation clinale, ce qui est peu concevable au vu de la non continuité des aires de répartition *leucotos-lilfordi*, de l'ancienneté de *lilfordi* et d'une telle différence de pattern qui est plus que clinale. Concernant la biométrie, *lilfordi* présente des valeurs supérieures à *leucotos* pour tous les paramètres régulièrement mesurés, ce qui va à l'encontre de la règle de BERGMANN¹⁵ et souligne un peu plus les particularités de *lilfordi*.

Une étude acoustique (cris et tambourinements) est en cours dans les Pyrénées occidentales pour mettre en évidence d'éventuelles différences vocales entre ces deux taxons (voir Chapitre III-5).

Les populations pyrénéennes et italiennes de *lilfordi* sont actuellement séparées par une distance de plus de 1 000 km (calculée par voie terrestre), distance qui a été bien moindre jusqu'au milieu du XIX^{ème} siècle où l'espèce se trouvait encore dans les Apennins du nord. Les *lilfordi* d'Italie et de Slovénie sont distants de 575 km (toujours par voie terrestre).

La population du Caucase a été décrite comme appartenant à des taxons particuliers, non reconnus à ce jour :

- ***Ponticus*** de la région de Sotchi-Batumi (BUTURLIN, 1929 ; BORISSENKO *et al.*, 2001). BUTURLIN (1929) proposa de rattacher ces individus caucasiens à une nouvelle sous-espèce *Dryobates leucotos ponticus*, sur la base de deux spécimens collectés en 1926 près de Sotchi par VEISTMAN (BUTURLIN, 1929 ; BORISSENKO *et al.*, 2001). Après avoir fait partie de la collection personnelle de G. DEMENTIEV, ils se trouvent actuellement au ZMMU de Moscou : l'un est l'holotype (R 6893), le second le paratype (R 6892) (DEMENTIEV, 1934 ; GRANGÉ, 2020).

- ***Caucasicus*** (TSCHCHIKWISCHWILI, 1928) de Géorgie. Sur la base de caractères de plumage, TSCHCHIKWISCHWILI décrit la sous-espèce *caucasicus* pour les individus caucasiens, considérée comme différente de *lilfordi*. Il examina deux spécimens collectés à Borjomi et Bortchalo les 10 mars 1896 et 2 août 1922 respectivement.

(2016) donne sa limite est dans les monts Khentii et les bassins des rivières Onon et Ingoda (Nord-Est Mongolie, Sud-Est Russie) où il s'intergrade avec *leucotos-sinicus*.

¹⁵ Cette règle énonce le fait que les individus d'une espèce donnée tendent à avoir une masse corporelle (et donc des mensurations biométriques) plus importante dans les climats froids que ceux habitant une contrée plus chaude.

Il signale certaines particularités de plumage des individus du Caucase dignes d'être relevées : dos avec des stries nombreuses (7 à 8) et très fines, parties inférieures (de la gorge au ventre) avec une teinte de fond crème, face de la même teinte. Cette dernière particularité avait déjà été notée par G. RADDE (1880) sur le premier spécimen provenant de ces montagnes.

La teinte rosée des sous-caudales remonte très haut, bien au-dessus des pattes : ceci concorde parfaitement avec les spécimens muséologiques que j'ai pu examiner sur clichés : 4 spécimens conservés au MHN Lomonosov de Moscou (P. TOMKOVICH) dont holotype et paratype de *D. l. ponticus* et spécimens R 19218 et R 23583 ainsi qu'un présent au MHN de Varsovie, collecté en 1887 par L. MŁOKOSIEWICZ (MIZ-25030, TACZANOWSKI, 1887; D. MIERZWA-SZYMKOWIAK, *in litt.*). PONS *et al.* (2021) proposent de faire de *lilfordi* une espèce phylogénétique à part entière sur la base d'une analyse génétique utilisant un locus mitochondrial (CO1) et 3 locus nucléaires.

Groupe de Chine du sud: *tangi*, *fohkiensis* et *insularis*. – Présentent des populations isolées de plusieurs milliers de kilomètres de tout autre noyau rattaché à *leucotos* (allant de 1 000 à 1400 km). Ces noyaux sont l'image en miroir de *lilfordi* à l'autre bout du Paléarctique. Il s'agit de taxons à habitat spécialisé (montagne à végétation pérenne) pour *tangi* et *fohkiensis*. Leur pattern de plumage se rapproche de *lilfordi* pour les parties inférieures et l'épaisseur des stries dorsales, cependant moins nombreuses mais avec un dos blanc plus ou moins prononcé. *Insularis*, habitant Taïwan est proche de ces deux taxons, plus que de *namiyei*, ce d'autant plus que cette île a été rattachée au continent chinois à plusieurs reprises durant le Pliocène et le Pléistocène, soit à proximité de *fohkiensis*. BUTURLIN (1908), dans sa description princeps de *fohkiensis*, en fait une sous-espèce d'*insularis* déjà décrit à l'époque (*D. insularis fohkiensis*) et il ne le rattachait donc pas à *leucotos* (*tangi* n'étant pas encore découvert) tout comme GOULD (1862) et DAVID & OUSTALET (1877) ne rattachaient pas *insularis* à *leucotos*. La biométrie plus faible d'*insularis* peut être expliquée par son isolement ancien et la présence de *Picus canus* à Taïwan qui aurait conduit à un déplacement de caractère vers une position moyenne entre *D. canicapillus* et *P. canus*.

CHENG (1956) rapproche ces trois taxons, disant que *fohkiensis* est intermédiaire entre *tangi* et *insularis*, tous trois étant éloignés de *sinicus* du nord de la Chine et de Corée (ce dernier taxon est rejeté par la plupart des auteurs et rattaché à *leucotos*, voir *supra*). Ces taxons semblent très anciens puisque VOOUS (1947) signale leur présence dans des gisements tertiaires de Chine du sud. Des fossiles de *D. leucotos* remontant au Pléistocène récent ont été trouvés dans la province de Hopei (Chine du Nord-Est – TYRBERG, 1998). CHENG (1956) souligne l'intérêt biogéographique de *tangi*, isolat d'une espèce paléarctique se trouvant dans une zone de transition faunistique paléarctique-orientale des montagnes du SW de la Chine où la biodiversité est maximale grâce à la complexité du relief rendant la dispersion difficile et au fait que cette région n'a pas été soumise aux glaciations du Pléistocène (LEI *et al.*, 2015)¹⁶.

ZANG (2004) traite *tangi*, *fohkiensis* et *insularis* comme des relictés boréo-alpines, opinion qui mériterait d'être ré-analysée sur des bases nouvelles (génétique, acoustique, etc.), une origine méridionale de ce groupe n'étant pas exclue. Cette lignée méridionale a pu avoir une aire de distribution plus vaste, reliant les divers taxons et, être postérieurement fragmentée par des changements climatiques, sans aucun contact avec les populations de *leucotos* de Chine du Nord qui auraient survécu dans un ou des refuges lors des épisodes glaciaires du Pléistocène avant de se re-déployer de nouveau vers l'ouest. PONS *et al.* (2021) ont montré que *tangi* et *insularis* sont les premières lignées à diverger au sein du complexe *leucotos*. Ce qui accrédite l'hypothèse d'une absence de contacts récents avec la lignée *leucotos* plus septentrionale. Il est à remarquer que ces taxa méridionaux ont une aire de répartition englobée dans le biome du hêtre qui n'existe qu'en Chine du Sud: *Fagus hayatae* à Taïwan et au Fohkien, *F. longipetiolata*, *F. engleriana* au Sichuan (CAO, 1995 ; GUO & WERBER, 2010). Cette essence y est présente depuis au moins 18000 ans (NI *et al.*, 2010; WANG *et al.*, 2010) rendant l'origine de *tangi* et *fohkiensis* indépendante des populations des *leucotos* du nord. De plus, HOLT *et al.* (2013) reconnaissent une région zoogéographique sino-japonaise incluant ces trois taxons.

Les taxons *tangi* (Sud Shaanxi et Centre Sichuan) et *fohkiensis* (NW Fujian et N Jiangxi) sont séparés par plus de 1 500 km l'un de l'autre et sont distants des *leucotos* du nord de la Chine de 900 km et 1 450 km respectivement. De même que pour *lilfordi*, PONS *et al.* (2021) montrent que *tangi* et *insularis* forment un groupe monophylétique *Dendrocopos insularis* (Gould, 1863) (*fohkiensis*, non échantillonné dans ce travail, se range très probablement dans ce même groupe).

Groupe Japon-Corée : constitué de *subcirris*, *stejnegeri*, *namiyei*, *takahashii* et *quelpartensis*. –

Ces deux derniers taxons sous réserve, étant peu étudiés et pas reconnus par tous les auteurs. Ils pourraient être rattachés à *leucotos* ou *namiyei* et demandent des études plus poussées, *takahashii* ne comptant que 100 à 200 individus (A. MOORE *in litt.* et www.birdskorea.org).

Ce groupe est très particulier de par sa distribution sur les trois grandes îles du Japon (s'agit-il d'un cline depuis *subcirris* d'Hokkaido jusqu'à *namiyei* du Sud), de taxons sub-spécifiques bien délimités comme la majorité des auteurs le pensent ? Quels rapports avec les *leucotos-sinicus* de Corée dont les îles japonaises furent proches ? Nous renvoyons aux écrits de STEJNEGER (1886) et de KURODA (1921, 1927), ce dernier auteur introduisant une nouvelle forme sous le nom d'*intermedius* de la côte pacifique de Hondo.

Le taxon *subcirris* est retenu par tous les auteurs consultés, car isolé sur Hokkaido et les îles Kouriles du sud et présentant une taille bien supérieure à *leucotos* avec certains traits de plumage différents. Certains individus peuvent

¹⁶ Le taxon *funbris* du Pic tridactyle *Picoides tridactylus*, confiné au centre-ouest de la Chine, a été récemment élevé au niveau spécifique par DELHOVO & COLLAR (2014) sur la base de critères de plumage et de son isolement ; *D. l. tangi* a une aire de répartition incluse dans celle de *funbris* et est, lui aussi, très isolé des autres noyaux populationnels de *D. leucotos* mais n'a pas « bénéficié » du même traitement !

faire preuve d'un certain erratisme en hiver et atteindre le nord de Honshu, peuplé par *stejnegeri* (STEJNEGER, 1886). Ce taxon pourrait être le jalon joignant les leucotos et les autres ssp. Japonaises présentes plus au sud puisque la Blakinston line (ou Tsugaru Strait) constitue, selon Saitoh et al. (2015), la limite biogéographique qui sépare l'avifaune japonaise du sud de Honshu de celle typique de l'Eurasie et d'Hokkaido.

Le taxon *yamashinae*, décrit des Kouriles par Bergman en 1931 (YAMASHINA, 1931) et dont l'holotype se trouve au MHN de Stockholm, est rattaché à *subcirris*.

Le taxon *takahashii* est dit proche de *stejnegeri*, les îles Dagelet-Ulleung se trouvant pourtant plus proches du continent que du Japon mais pouvant constituer un pont entre ces formes.

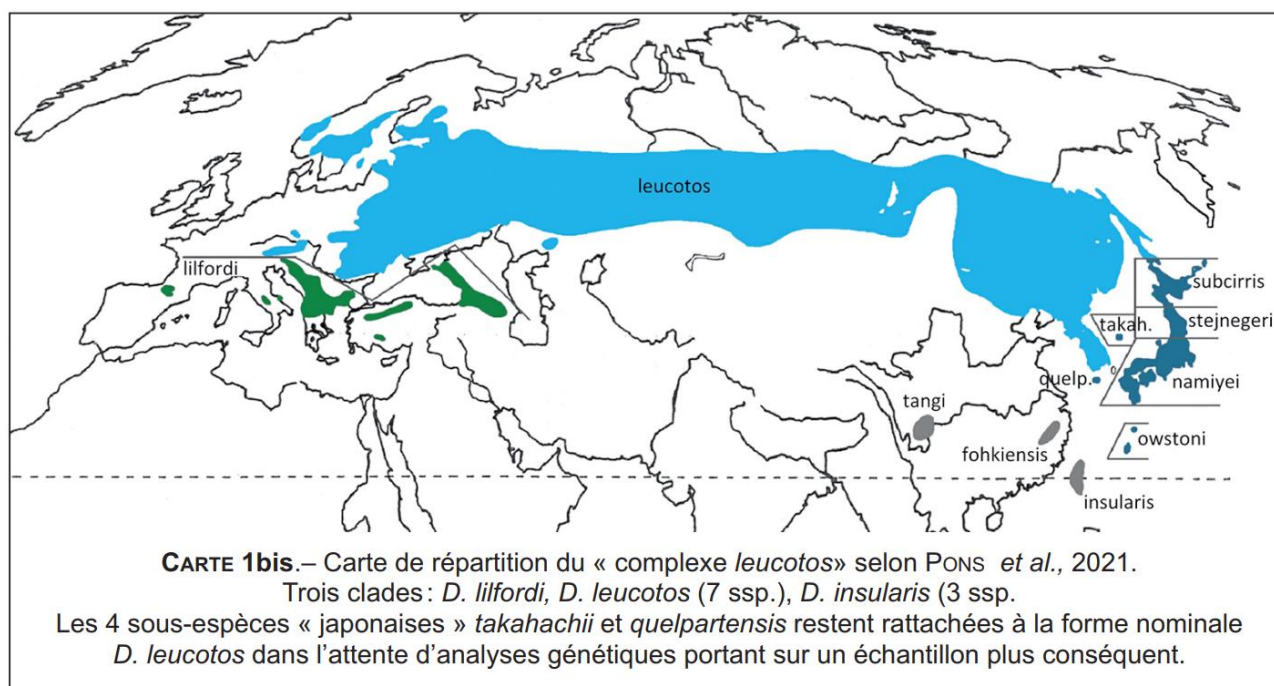
Concernant *quelpartensis* des îles Quelpart-Jeju, il est dit proche de *namieyi* en moins grand et n'est pas reconnu comme valide par SHORT (1982), WINKLER *et al.* (1995), WINKLER & CHRISTIE, 2002 qui le rattachent à ce dernier ; par contre, DELHOYO & COLLAR (2014) le considèrent comme valide.

Ces deux îles sont d'origine volcanique et donc jamais reliées au continent (2 MA pour Jeju par exemple). Elles ont donc dû être colonisées depuis une terre proche, vraisemblablement la péninsule coréenne.

Il est à remarquer que trois de ces quatre taxons ont été décrits par N. KURODA. De plus, les taxons *kurodae* (GÖTZ, 1925), *uchidai* (MOMIYAMA, 1927) et *tookaidonis* (MOMIYAMA, 1927) ont été mis en synonymie avec *namieyi* (MORIOKA *et al.*, 2005; TAB. I). HIGUCHI (1980 ; 2014) signale qu'aucune des îles japonaises autres que les 4 principales, n'est habitée à la fois par le Pic épeiche et le Pic à dos blanc, ce dernier n'étant présent que sur des îles de plus de 99 km² et montrant une distribution plus méridionale que le Pic épeiche¹⁷ (voir ISHIDA, 1990 pour carte de répartition du Pic à dos blanc au Japon).

De plus, plusieurs limites fauniques ont été mises en évidence, pouvant expliquer le nombre de taxons de *leucotos* présents : *Blakinston line* (entre Hokkaido et le Sud), *Watase line* (entre les îles Ryukyu et le Nord, séparation des régions orientales et paléarctiques) et *Hachisuka line* (HIGUCHI, 1980; 2014). Les taxons *stejnegeri* (Nord-Est et Centre Honshu, Sado) et *namieyi* (Ouest Honshu, Shikoku, Kyushu, Oki island) (CHIKARA, 2019) mériteraient une révision sur la base d'analyses génétiques, leur séparation en deux taxons demandant confirmation (Ornithological Society of Japan, 2012). Il est à noter que l'espèce apparaît dans un recueil de poèmes de K. UTAMARO daté de 1790 et sur une estampe japonaise datée de 1814.

PONS *et al.* (2021) rattachent ce clade à la forme nominale *D. leucotos* : « *The Japanese subspecies group includes four morphological subspecies of recent origin that are sister to the leucotos group. Within the northern group, the Japanese subspecies formed a weakly supported clade with respect to the continental White-backed Woodpeckers* ». Il est suggéré dans ce travail qu'un seul événement de colonisation a eu lieu entre le continent et le Japon. Les taxons *takahashii* et *quelpartensis* n'ont pas été analysés.



¹⁷ Le Pic à dos blanc, hors îles principales, est présent, en mer du Japon, sur les îles Oki (accompagné du Pic kizuki à 60 km à l'ouest des côtes, 243 km²) et Sado (seul Picidé à 33 km à l'ouest des côtes, 857 km²). Ces îles ont été reliées au continent nippon lors des dernières glaciations.

Groupe des îles Ryukyu: constitué de *D. noguchii* et de *D. owstoni* qui occupent respectivement les îles d'Okinawa et Amami. Le Pic d'Okinawa a été rattaché au genre *Dendrocopos* en 2005 (WINKLER *et al.*, 2005)¹⁸ et le Pic d'Owston élevé au rang d'espèce en 2014 par DELHOYO *et al.* mais cela est contesté par WINKLER (2016) sur la base des éléments disponibles à ce jour. ISHIDA (1989) avait déjà souligné la proximité de ces deux taxons de par leurs exigences écologiques (présents dans des gisements datant du tertiaire selon VOOUS, 1947). Bien qu'appartenant sans conteste au complexe *leucotos*, *owstoni* montre une convergence phénotypique avec *D. noguchii* qui est une espèce soeur de ce complexe, la divergence datant d'environ 1,1 Ma d'après PONS *et al.* (2021). Du fait d'une compétition réduite (ces îles n'hébergent qu'une autre espèce de pic, *D. kizuki*), ces taxons ont eu une grande liberté et du temps pour s'adapter à leur biotope forestier.

Cependant, ces taxons sont-ils plus proches (et donc originaires) des formes continentales chinoises (*fohkiensis*, *insularis*) distants de 500-550 à 650-700 km ou de celles du sud du Japon (*namiyei*) distants de 350 à 600-650 km ? PONS *et al.* (2021) répondent en rattachant *owstoni* au clade japonais : « *Our results do not support the specific rank sometimes assigned to the insular owstoni* ». *owstoni* serait un arrivant plus récent que *noguchii* et il évolue dans le même sens que lui comme GOODWIN l'avait souligné dès 1968. En conclusion, une révision générale du « complexe *leucotos* » semble en partie effectuée, basée sur l'histoire géologique et climatique de l'Eurasie¹⁹, des études biométriques et de plumage, génétiques et acoustiques (« taxinomie intégrative », SANGSTER, 2018). Il semble que trois clades-espèces soient présents : « *Our phylogenetic results support the existence of three well-supported monophyletic groups within D. leucotos* » (PONS *et al.*, 2021) : **méridional européen** (*D. lilfordi*), **nordique** (*leucotos-D. l. uralensis*) et **méridional chinois** (*D. insularis* avec *tangi*, *fohkiensis* et *insularis*).

Les sous-espèces japonaises (*subcirris*, *namiyei*, *stejnegeri* et *owstoni*) pouvant être rattachées au groupe nordique du fait de l'histoire géologique de cette région (solution choisie par PONS *et al.*, 2021) ou, déjà, constituer une lignée autonome.

De plus, une analyse génétique des populations de *quelpartensis* et *takahashii* est nécessaire pour juger définitivement de la validité de ces taxons (**CARTE 1 bis**)

Encart 6.- Des taxons *takahachi* et *quelpartensis*.

Taxon	Île	Situation	Distance au continent (km)	Superficie (km ²)	Précipitations (mm/an)
<i>Quelpartensis</i>	Jeju	Détroit de Corée	90	1 848	1383
<i>Takahashii</i>	Ulleung	Mer du Japon	150	73,15	1 497

BIOMÉTRIE

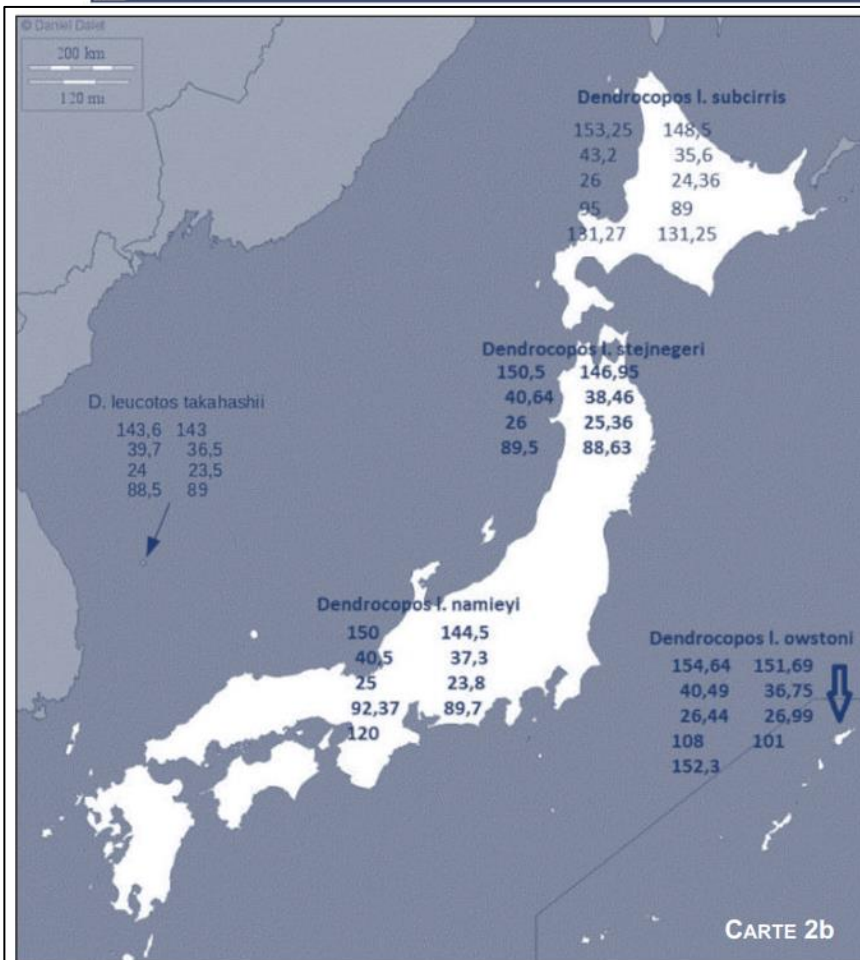
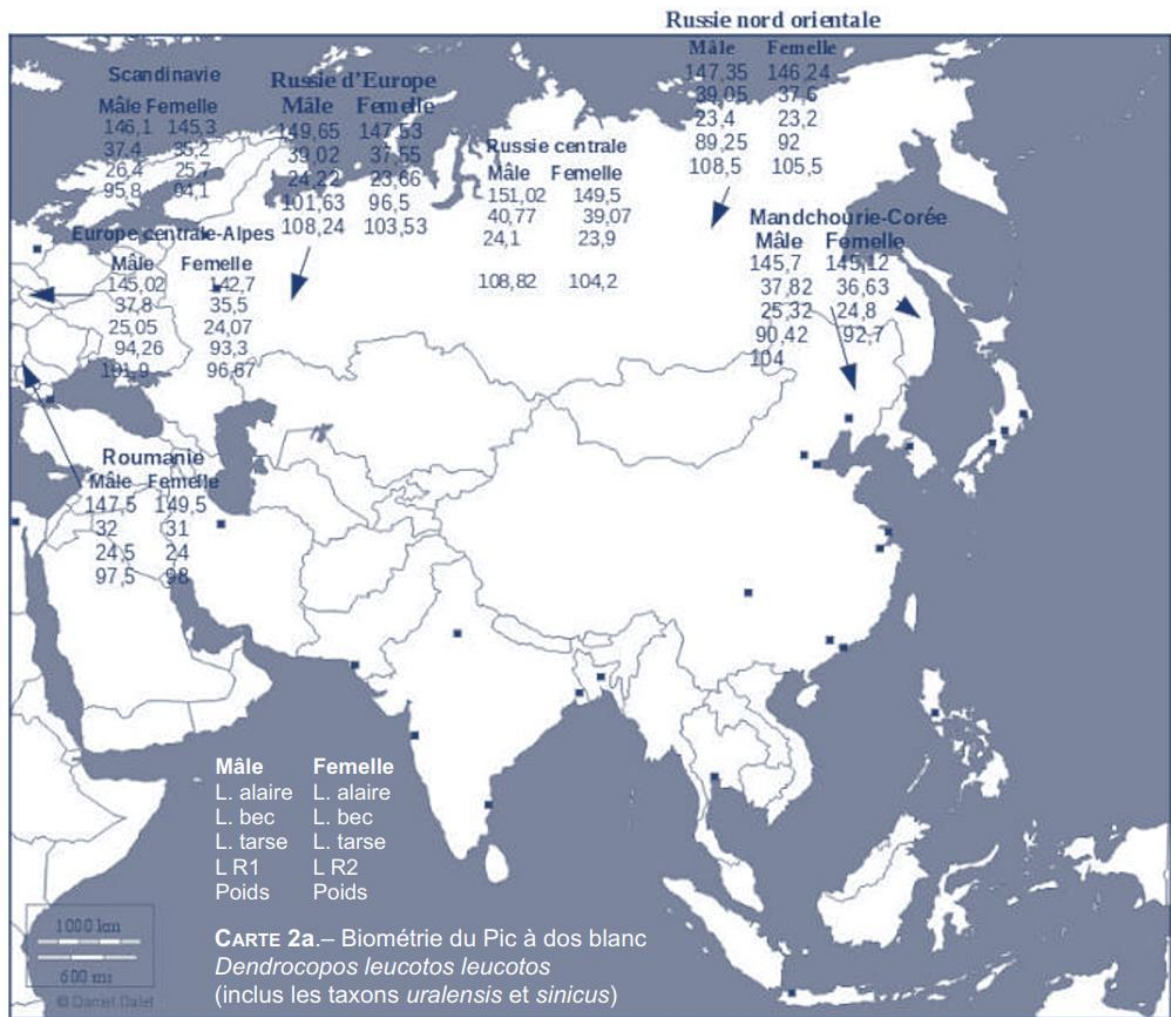
Le Pic à dos blanc *lato sensu* présente des différences biométriques et de plumage importantes selon le taxon pris en compte, soulignant sa large répartition eurasiatique mais aussi un regroupement en partie artificiel : *D. l. subcirris* d'Hokkaido possède une longueur d'aile moyenne de 153,25mm pour les mâles contre 135,9mm pour *D. l. insularis* de Taïwan et une longueur de bec de 43,2mm contre 35,7mm. Concernant la longueur totale (de l'extrémité du bec au bout des rectrices), *subcirris* est le plus grand (287 à 267 mm selon le sexe- STEJNEGER, 1886), *tangi* de 281,5mm pour les mâles à 269 pour les femelles (CHENGTschin, 1956), *leucotos* mesure de 270 à 250 mm (BESCHTEIN, 1802; HARGITT, 1890; MALHERBE, 1861; CRAMP, 1985; WINKLER *et al.*, 1995; GOPA, inédit), *fohkiensis* 274 à 256 mm (LA TOUCHE, 1900) et *insularis* seulement 254,3 mm (SWINHOE, 1863).

L'envergure n'est donnée que pour *leucotos* avec 380-400 mm en moyenne, sans indication de source (CRAMP, 1985) ; elle peut atteindre 470 mm chez un spécimen de Manchourie (*ussuriensis-sinicus*) et 480 mm chez *D. owstoni* (Yamashina Institute of Ornithology).

Chez les *leucotos* d'Europe centrale (Slovaquie), en sus de leur longueur, il est trouvé une grande différence dans la forme du bec (vues latérales, dorsales et ventrales) avec le Pic épeiche, permettant de réduire la compétition interspécifique entre ces deux espèces sympatriques. De plus, il existe une différence dans la forme dorsale des becs entre sexes chez le Pic à dos blanc dont la raison demeure inexplicée (MYCZKO *et al.*, 2020).

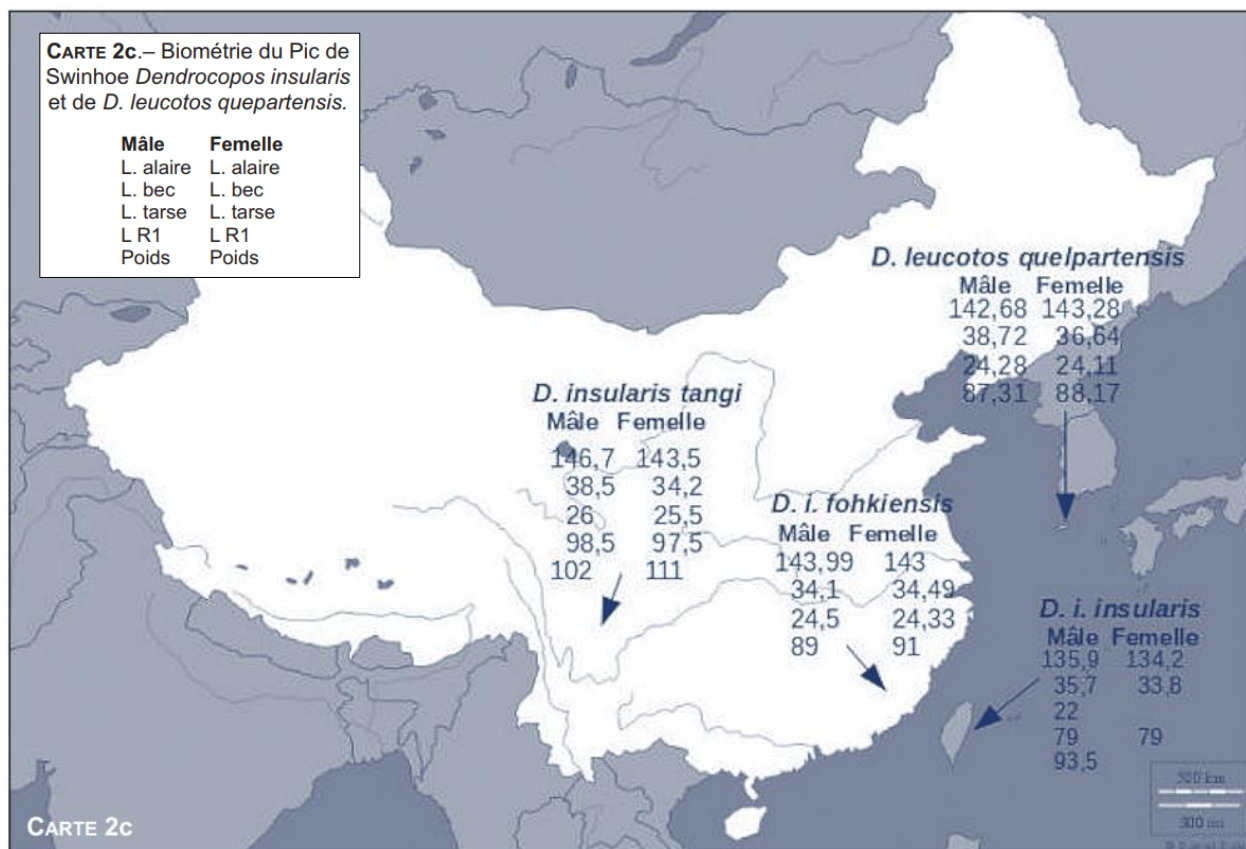
¹⁸ Décrit originellement comme faisant partie du genre *Picus*, sa proximité avec *Dendrocopos leucotos* a été soulignée par GOODWIN dès 1968 et confirmée par des analyses génétiques attestant de sa proximité avec *D. leucotos*. De façon surprenante, aucun des auteurs s'étant penchés sur le sujet n'a relevé un critère comportemental important chez cette espèce, le mode de nourrissage des jeunes au nid (pas de régurgitation comme chez les *Picus*), indicatif indubitable de sa non appartenance au genre *Picus*.

¹⁹ Prise en compte des « ponts terrestres » entre Chine-Corée d'une part et îles japonaises (Hokkaido rattaché au continent entre 100000 et 100000 ans, via Sahkaline et à Hondo entre 500000 et 300000 ans ; Hondo rattaché au continent trois fois durant le Pléistocène-1 MA, 500000 et 300000 ans-), Taïwan et Chine (Taïwan rattaché à la Chine du Sud plusieurs fois durant le Pléistocène). Taïwan et îles Ryukyu (sud des Ryukyu rattachés à Taïwan au Pléistocène moyen et récent) (BARNES, 2003; HICUCHI, 2014).



CARTE 2b.– Biométrie des taxons japonais de *Dendrocopos leucotos*.

Mâle	Femelle
L. alaire	L. alaire
L. bec	L. bec
L. tarse	L. tarse
LR1	LR1
Poids	Poids



De même, les poids varient selon les taxons pour une moyenne de 131,25 g pour les mâles *subcirris* à 93,5 g pour *insularis* (HIGUCHI, 1980). Le record, concernant des mâles, est détenu par un individu *subcirris* d'Hokkaïdo avec 158 g pour une moyenne de 131,2 g (N = 125), le plus faible par un *insularis* de Taïwan avec 90 g pour une moyenne de 93,5 g.

Une femelle finlandaise atteignait 132 g en octobre (Muséum d'Helsinki), un record pour *leucotos*, sexes confondus (N = 58).

Chez *leucotos*, le poids des mâles varie peu durant l'année, contrairement à la femelle dont la masse diminue, sauf en avril (mois du dépôt de la ponte) où elle est à son maximum (HOGSTAD & STENBERG, 2005). Ces auteurs trouvent une corrélation entre la condition physique des femelles en mars-avril avec les températures de janvier-février.

Les cartes 2 (a, b et c) regroupent les données biométriques des divers taxons issues de la bibliographie disponible. Les sous-espèces habitant de petites îles ont des mensurations inférieures à la moyenne de l'espèce prise globalement ; c'est le cas de *D. l. quepartensis*, *takahashii*, *insularis*. *D. l. fohkiensis*, taxon isolé au SE de la Chine et proche d'*insularis*, possède une biométrie intermédiaire.

Seul *D. l. owstoni* des îles Ryukyu déroge à cette règle avec des mensurations élevées, tout comme le Pic d'Okinawa *D. noguchii*. Par contre, la longueur des rectrices de ces individus est très proche de celle de la moyenne de l'espèce, montrant l'importance de cet organe pour ces oiseaux, passant leur temps à grimper sur des surfaces verticales. Une bonne compréhension de ces divergences doit prendre en compte la guildes de Picidés accompagnatrices, une évolution vers des tailles (et des plumages) répondant à une moindre concurrence peut expliquer cet état de fait : *insularis*, à Taïwan, est en présence du Pic cendré *Picus canus* et du Pic à coiffe grise *Picoides canicapillus*, *quepartensis* des îles Quelpart-Jegu est accompagné des Pics épeichette *D. minor*, kizuki *P. kizuki* et épeiche *D. major*. À l'inverse, *D. l. owstoni* des îles Ryukyu n'a à faire face qu'au Pic kizuki (HIGUCHI, 1980 ; 2014).

Concernant les jeunes à l'envol, seules sont disponibles des données pour les *leucotos* scandinaves (STENBERG, 1998) : les ailes sont 35 % plus courtes que celle des adultes en moyenne, le bec 10 mm plus court, les rectrices 50 % plus courtes et le poids 17-15 % plus faible. La longueur des tarse égale celle des adultes.

La formule alaire de *leucotos*

Chez les adultes, P7 est la plus longue, suivie de P6 0-1mm plus courte, P8 2-4mm plus courte, P5 3-6 mm plus courte, P4 16-24 mm plus courte, P9 21-25 mm plus courte, P3 28-34 mm plus courte, P2 35-40mm plus courte et P140-45 mm plus courte (CRAMP, 1985). PAPADOPOUL (1973) donne une surface alaire moyenne de 163 cm² et un coefficient de vol (g/cm²) de 0,28 pour *leucotos*.

PLUMAGE

La plupart des taxons du « complexe *leucotos* » ont été décrits originellement sur la base de critères de plumage entre 1860 et 1920, ajoutés à l'isolement sur des îles (*insularis*, *owstoni*, *quelpartensis*, *takahashii*) ou à grande distance des autres populations (*lilfordi*, *tangi*, *fohkiensis*). Les spécificités de plumage des diverses sous-espèces ont été détaillées par leurs descripteurs originels et ré-examinées par VOOUS (1947), VAURIE (1959) et SHORT (1982). Les légendes des **planches 4 à 14** explicitent les principaux critères pris en compte pour la différenciation de ces sous-espèces.

Le groupe nordique (*leucotos*, *uralensis* et *subcirris*) présente une forte prédominance de blanc sur le dos et la région ventrale avec des flancs peu striés, *uralensis* des monts Oural et de Sibérie de l'Ouest étant la forme la plus claire, entouré à l'est et à l'ouest par des *leucotos* typiques, raison pour laquelle ce taxon n'est pas reconnu par la plupart des auteurs (variation dite « clinale »). On trouve régulièrement des *uralensis* avec le blanc du dos s'étendant sur toute la largeur, effaçant totalement les stries transversales (régions de Tomsk et Novossibirsk). Certains spécimens d'Hokkaido présentent des retrices presque entièrement blanches.

Le groupe « Japon-Corée » présente des formes plus sombres sur le dos (stries blanches plus fines et dos souvent rayé de noir) avec des flancs plus densément rayés, pattern atteignant son apogée avec *owstoni* des îles Ryukyu, très fortement enfumé sur les parties inférieures. De plus, le Pic d'Okinawa *D. noguchii* (des îles Ryukyu également) qui a été rattaché récemment au genre *Dendrocopos*, étant proche génétiquement de *D. leucotos* (WINKLER *et al.*, 2005), a une coloration entièrement sombre : ce groupe présente une saturation de coloration Nord-Sud évidente allant de *stejnegeri* à *noguchii*. Les deux formes insulaires *takahashii* et *quelpartensis*, habitant de petites îles entre le continent et le Japon, sont dites proches de *namieyi* et de *stejnegeri* respectivement par VAURIE (1959) et SHORT (1982). Cependant, dans leur description princeps de ces deux taxons, KURODA & MORI (1918, 1920) rapprochent *takahashii* de *subcirris* en notant la teinte plus claire des individus comparés à *namieyi* et *quelpartensis* intermédiaire entre *subcirris* et *namieyi* (plus proche en coloration de *subcirris* mais de taille plus faible, proche de celle de *namieyi*). MOMIYAMA (1926) proposait une progression clinale des groupes « nordique » et « Japon-Corée » : *subcirris-stejnegeri*- [*intermedius*]-*namieyi-owstoni* d'une part et [*ussuriensis*]-*takahashii-quelpartensis-insularis* d'autre part.

Le groupe de Chine du Sud, *tangi* (Centre Ouest) et *fohkiensis* (Sud-Est) ont une région dorsale très noire avec peu de stries, surtout présentes au bas du dos, *tangi* étant assez peu strié sur les flancs ; *fohkiensis* se rapproche d'*owstoni*, en plus petit. Taïwan est habité par *insularis*, de petite taille avec peu de stries dorsales mais une coloration générale assez sombre.

Le groupe des montagnes du Sud européen et du Caucase, constitué de *lilfordi* fera l'objet du prochain chapitre, avec un examen approfondi de son plumage ; nous nous contenterons de rappeler les critères distinctifs principaux : couleur générale plus sombre, bien visible en vol, dos rayé, non blanc, stries dorsales fines et plus nombreuses, flancs fortement rayés de noir.



PLANCHE 4.– Pic à dos blanc, taxon *leucotos*.

4a : Mâle, Pologne (Photo G. BÉLOSCAR). **4b** : Mâle, Finlande (Photo P. KOMI). Les caractéristiques principales de ce taxon sont bien visibles : peu de stries transversales blanches sur le manteau avec la supérieure plus large, flancs peu et très finement striés de noir, calotte non bordée de noir et dos blanc pur (de plus ou moins étendue).

4c : Mâle, Chine du Nord-Est (*sinicus*) (Photo T. BEECKE). **4d** : Femelle, Corée du Sud (*sinicus*) (Photo L. JOUBERT).

L'individu de Corée présente des flancs striés plus intensément et s'étendant plus bas que les *leucotos* typiques. L'étendue du rosé sur les sous-caudales est très variable selon les individus.

4e : Mâle, Autriche (Photo W. WEISSMAIR). **4f** : Mâle, Russie d'Europe (Photo L. JOUBERT). Remarquer la position du doigt postérieur externe qui vient se placer latéralement à l'axe de l'oiseau, permettant une meilleure stabilité (ectropodactylie). La largeur de la première bande blanche horizontale du dos est typique des *leucotos*.

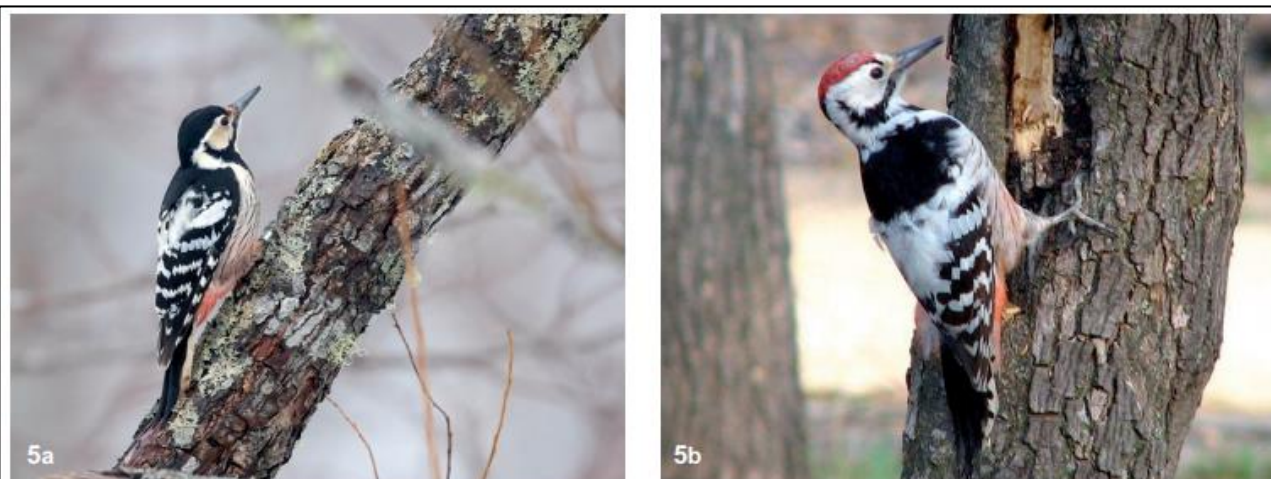


Planche 5.– Pic à dos blanc taxon *uralensis*, *subcirris*

5a: *D. I. subcirris*, femelle, Hokkaïdo (Photo V. KHANZODE).

Le taxon *subcirris* a été décrit en ces termes par L. Stejneger en 1886: « similar to *D. leucotos* but considerably larger; the sides of the head and the whole under surface, except the chin, strongly tinged with brownish buff, axillars, middle wing coverts and lower back lighter and the tinge more yellowish, while the rest of the markings on the wing and the chin are pure white; the white on the upper side is restricted to the lower back (tergum), the interscapulars and the rump proper being black, as are also the uppertail-coverts. »

5b: *D. I. uralensis*, mâle, Ouest Kazakhstan (Photo A. ISABEKOV).

MALHERBE (1861) commente sa description du taxon *uralensis* en ces termes: « J'ai obtenu, sous le nom de *leuconotus* des Pics provenant du pays des Bachkirs, qui diffèrent... de ceux de la Norvège et de l'Allemagne. Il est d'ailleurs à remarquer que les différences de coloration sont constantes et ne sauraient être attribuées au froid seul puisque les exemplaires de la Norvège et de la Finlande sont toujours beaucoup moins blancs et offrent des caractères propres à distinguer les sujets provenant de l'une et l'autre de ces localités. Néanmoins, je ne regarde le *Picus uralensis* que comme une race de *leuconotus* propre à certaines localités et remarquable par le blanc qui le caractérise. » Suit une description détaillée où A. MALHERBE souligne la plus grande taille de ce taxon et ses plages blanches immaculées: «...le reste du dos et le croupion, les scapulaires et les dernières petites rémiges sont d'un blanc de neige occupant une surface double de l'espace blanc qui existe chez le *leuconotus*. »

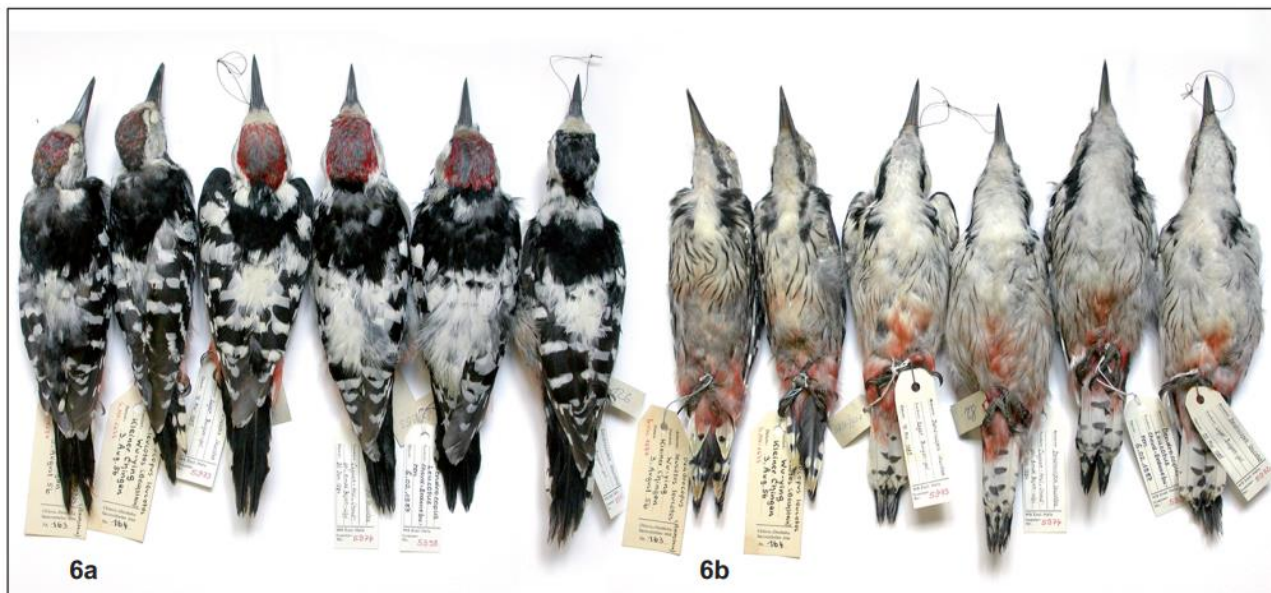


Planche 6.– Comparaison taxons *leucotos-uralensis*.

6a: Vue dorsale, de gauche à droite: 2 *leucotos* de Chine du NE et 4 *uralensis* de Mongolie.

6b: Vue ventrale, idem (Photo F. STEINHEIMER - Université Martin Luther, Halle-Allemagne).

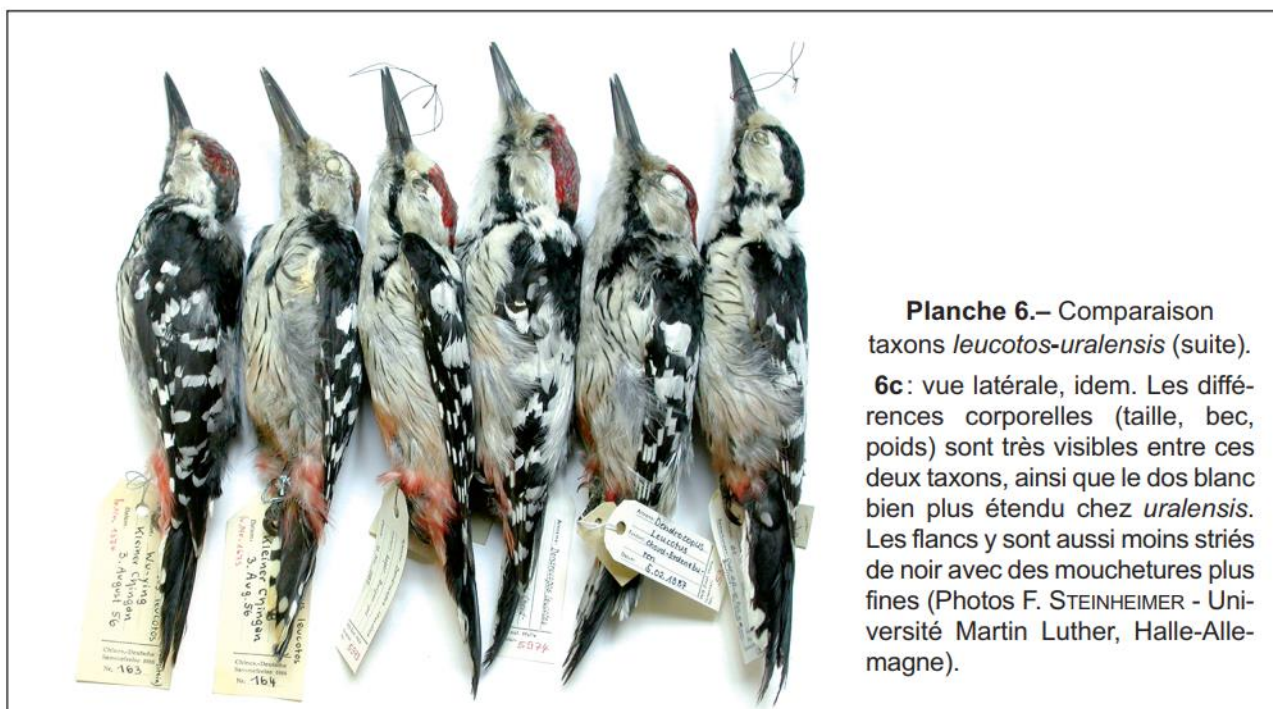
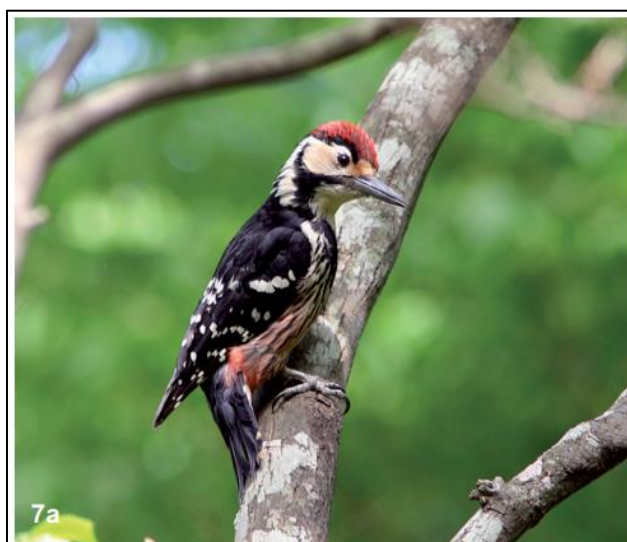


Planche 6.– Comparaison taxons *leucotos-uralensis* (suite).

6c : vue latérale, idem. Les différences corporelles (taille, bec, poids) sont très visibles entre ces deux taxons, ainsi que le dos blanc bien plus étendu chez *uralensis*. Les flancs y sont aussi moins striés de noir avec des mouchetures plus fines (Photos F. STEINHEIMER - Université Martin Luther, Halle-Allmagne).



7a



7b

Planche 7.– Pic à dos blanc taxons *namieyi*, *stejnegeri*

7a : *D. I. namieyi*, Oita Préfecture, Japon. Le taxon *namieyi* a été décrit par L. STEJNEGER en 1886 en ces termes : « Similar to *D. leucotos* but much darker; lower back with a few white cross-bars only; white spots on wing fewer and smaller and, no white band formed by the middle coverts, only a few of the inner ones having a white spot; great wing coverts with only one subapical white spot in the outer web; ear-patch and lateral neck-patch completely separated by a black streak ». CHIKARA (2019) le décrit en ces termes : « has buffier face, fully barred back and rump, little white in wings, breast-sides broadly black with heavy streaking below, darker pink ventral region » (Photo A. JEARWATTANAKANOK).

7b : *D. I. stejnegeri*, Honshu, Japon. Le taxon *stejnegeri* a été décrit par N. KURODA en 1921 en ces termes : « Very similar to the deeper colored phase of *D. leucotos subcirris* from Hokkaïdo, but distinguished by the white of the back and under surface being always more strongly washed with buff. The white spots on the wing are constantly smaller while the wing is shorter and the red on the abdomen much deeper. It differs essentially from the paler colored of *subcirris* from Hokkaïdo ». CHIKARA (2019) le décrit en ces termes : « slightly darker (than *subcirris*), lower back barred, darker and more streaked below, pink on ventral region more extensive ». La systématique des formes *subcirris* et *stejnegeri* est compliquée par une certaine variation des individus habitant Hokkaïdo (« formes claires » et « formes sombres ») et leur déplacement hivernal sur le nord de Hondo, habitat de *stejnegeri* (Photo N. MATSUMURA).



8a

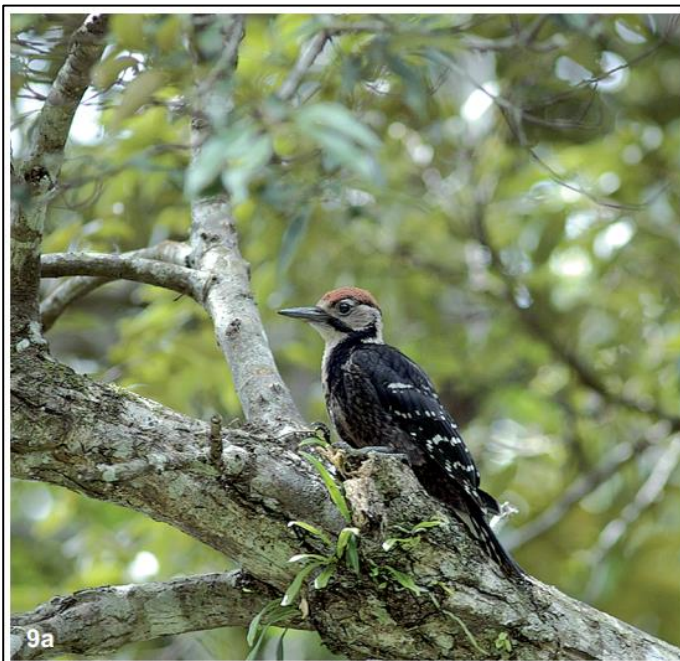


8b

PLANCHE 8.— Pic à dos blanc taxons *takahashii*, *quelpartensis*

8a: *D. I. takahashii* femelle, Ulleung Island, Corée du Sud. N. KURODA & T. MORI ont décrit ce taxon en 1920 en ces termes : « *Near to D. I. subcirris of Japan but distinctly less stout and smaller bill and shorter wing and tarsus; the spots on wing feathers larger and pure white; the ear-coverts whiter almost whitout buffy colour; rump somewhat whiter; the black streaks on both sides of breast wider and more distinct; the width of tail feathers narrower; the throat and other pale parts of body silvery white, is not shaded with a buffy colour; the front patch white and only very faintly tinged with buffy* ». Il est à remarquer qu'à cette époque, *D. I. subcirris* était considéré comme se trouvant aussi dans le Nord de la province de Hondo (Photo N. MOORES).

8b: *D. I. quelpartensis* mâle, Jeju Island, Corée du Sud. N. KURODA & T. MORI ont décrit ce taxon en 1918 en ces termes : « *Similar to D. leucotos subcirris of southern Hokkaido and the northern parts of Hondo, Japan but much smaller in size and darker in the coloration whole body, upper-parts less white; the white spots on wing feathers much smaller, ear coverts whiter being more faintly tinged with brownish buff, undertail coverts much deeper red; the white area on both upper and under surface much less fulvescent. The new sub-species is obviously intermediate between D. I. subcirris and D. I. namieyi of southern Hondo, Shikoku and Kinsiu. In the coloration of feathers, it is much nearer to the former than to the latter, while in size, it is distinctly smaller than subcirris but indistinguishable from namieyi. It is decidedly distinct from D. I. leucotos, D. I. uralensis (D. I. coreensis) and D. I. lilfordi* ». Ce taxon se rapproche beaucoup des *leucotos-sinicus* de Corée continentale : dos avec peu de stries blanches, la supérieure plus large mais flancs bien striés de noir (Photo M. POLL).



9a

PLANCHE 9.— Pic à dos blanc taxons *owstoni*, *insularis*

9a: *D. (I.) owstoni*, mâle, Amami Island. Ce taxon a été élevé récemment au rang d'espèce par DEL HOYO & COLLAR (2014). M. OGAWA a décrit ce taxon en 1905 en ces termes (extraits) : « *Of about the same size as P. leuconotus subcirris of Japan proper or slightly larger. It also resemble that species in color but the white is every where much reduced in extent and the underparts much darker, apparently coming in these respects nearer to the little known P. namieyi of Hondo and to P. insularis from Formasa, both which are however much smaller birds... Rest of the upperparts black, excepting a limited number of irregularly disposed, white spots on the lower back. Feathers of the breast, including those on the median part, with a broad middle stripe of black, both sides of which are brownish buff more or less tinged with dark red* » (Photo A. PERTHUIS).



9b: *D. I. insularis* femelle, Dasyueshan forest, Taiwan. J. GOULD a décrit le taxon *insularis* de Taiwan en 1862 sous le nom de *Picus insularis*, en ces termes (extraits) : « Forehead crossed by a narrow band of buff; lores, cheeks, sides of the neck and throat white; a black line, commencing at the base of the lower mandible, passes down between the ear-coverts and the throat, on to the sides of the chest, where it forms a broad patch; flanks buffy white, strongly striated with black; lower part of the abdomen and under tail-coverts rosy scarlet... Centre of the back white, crossed with irregular rays of black as in *Picus leuconotus*; wing black, spotted with white on both webs of the feathers; outer tail-feathers alternately barred with black and white ». R. SWINHOE, qui a collecté le spécimen ayant servi à la description précisait : « In this, we have a small but somewhat close ally to *P. leuconotus*... The species from the Formosan forests has, like it, a red crown in the male and the lower part of the back white » (Photo S. DE WIN, BIRDING2ASIA.COM).



Planche 10.– Pic à dos blanc taxons *fohkiensis*, *tangi*.

10a: *D. I. tangi*, femelle, Chine centrale. T. H. CHENG a décrit ce taxon en 1956 en ces termes (extraits) : « ...Lores, cheeks and ear regions buffish white; a black malar stripe, dividing behind the ear region into two bands, one extending upwards toward, but not joining the nape, the other downwards along each side of neck nearly to the center of breast... wings mostly black, the middle coverts with large white spots near the tips, the greater coverts with similar spots, but smaller in size... hind back buffy white, crossed by a broken black bar anteriorly and few scattered black striae behind; upper abdomen and flanks streaked with black, the streaks being lighter at the center of abdomen. Lower abdomen and vent rosy red, deepening to vermilion-red on the undertail coverts » (Photo J. EATON).

10b: *D. I. fohkiensis*, mâle, Fohkien, Chine du SE. S. A. BUTURLIN a décrit ce taxon en 1908 sous le nom de *Dendrodromas insularis fohkiensis* à partir de spécimens collectés dans la province du Fokkien et précédemment rattachés à *D. insularis*, ceci sur la base d'une taille plus importante (Photo J. HORNBUCKLE).

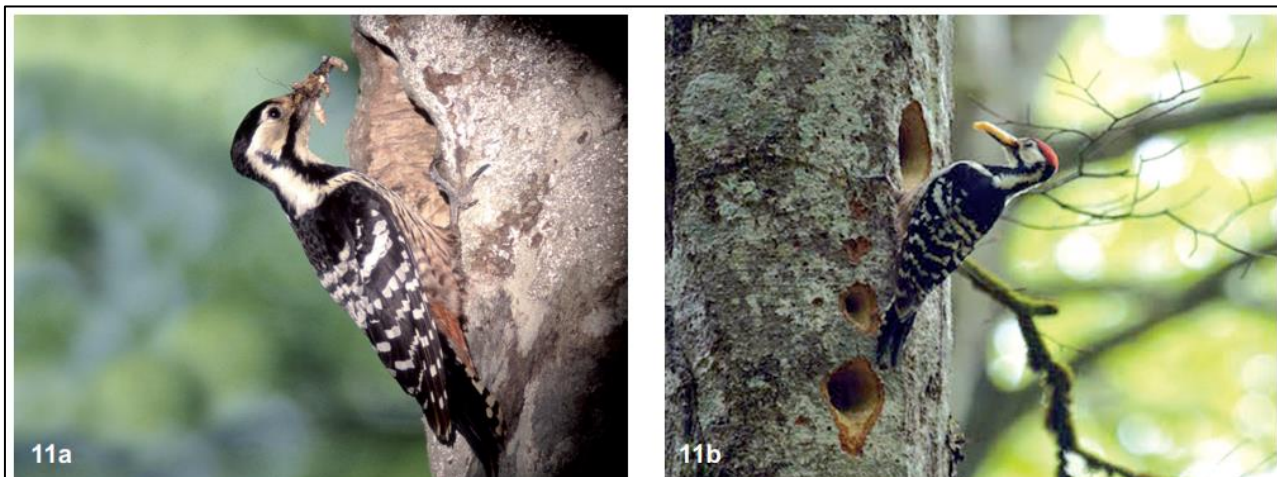


PLANCHE 11.– Pic à dos blanc taxon *lilfordi*.

11a: *D. I. lilfordi* femelle, Abruzzes (Italie). Ce couple utilisait une cavité naturelle comme site de nid (Photo P. HARRIS). **11b:** *D. I. lilfordi* mâle, Navarre, Espagne. R.B. SHARPE et H.E. DRESSER ont décrit en 1871 ce taxon très brièvement, en ces termes : « *This new species is closely allied to the Picus leuconotus of Northern Europe, but differs materially in its crimson crown and conspicuously barred rump. In the northern bird the head is vermilion and the rump pure white* » (Photo A. SENOSIAIN).

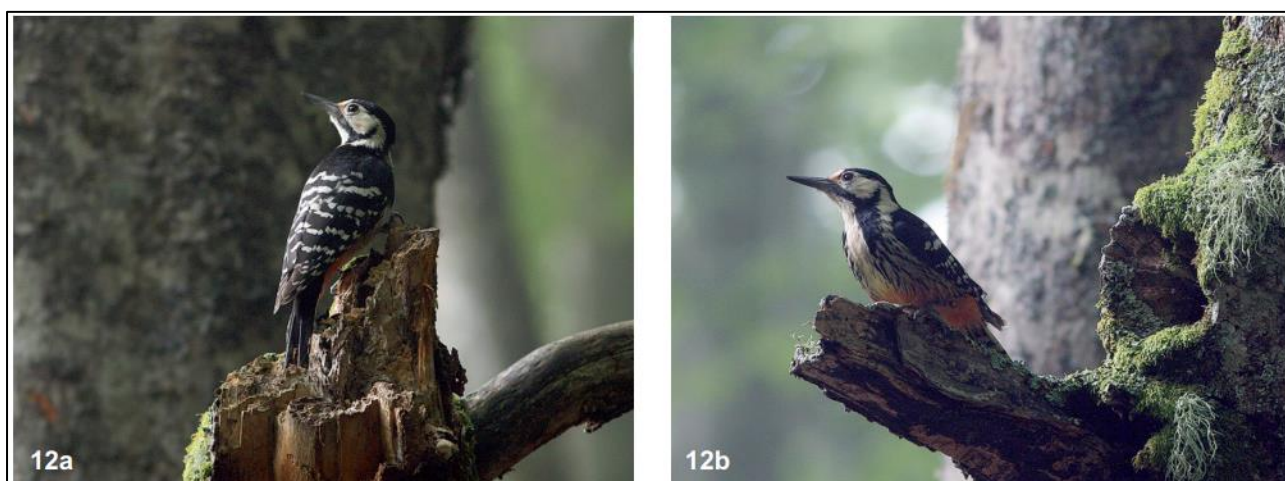


PLANCHE 12.– Pic à dos blanc taxon *lilfordi*.

12a: *D. I. lilfordi* femelle, Pyrénées occidentales (Photo P. NAVARRE).
12b: *D. I. lilfordi* femelle, Pyrénées occidentales. H.E. DRESSER publia une plus complète description de ce taxon dans le Tome V de son ouvrage *The history of the birds of Europe including all the species inhabiting the Western Palearctic Region* (1871-1881) en ces termes : « *Adult male: top of the head rich crimson; forehead, feathers round the eye, and ear-coverts yellowish white, the front of the head generally inclining to chestnut, probably the result of a stain; cheeks blue-black, extending backwards on to the sides of the neck, joining a crescent-shaped patch, which widens out and extend upwards to the crown, uniting with the latter behind the ear-coverts and spreading downwards on the sides of the chest. Sides of the neck yellowish white; interscapular region glossy blue-black, the rest of the back alternately crossed by broad bars of black and creamy white; uppertail coverts black; scapulars barred in the same manner as the lower back; wing-coverts glossy blue-black, the greater ones marked with a white spot near the tip, forming a very conspicuous bar across the wing; quills black with very distinct white spots on both webs and tipped with white on the outer web; spots on the secondaries larger and taking more the form of bars; tail feathers black, the tips brownish, the tree outer feathers barred with white, decreasing in number and regularity towards the third feather, which is only spotted with white, under surface of the body creamy white, with a rufous shade on the throat and the foreneck; sides of the breast and flanks very distinctly striped with black; abdomen and undertail coverts deep vermilion; underwing coverts whitish, with large black spots on the lower ones; bill and feet lead colour; irides reedish* » (Photo P. NAVARRE).



PLANCHE 13.— Pic à dos blanc taxon *lilfordi*.

13a: *D. l. lilfordi* mâle, Turquie (Photo M. SOZEN). **13b:** *D. l. lilfordi* femelle, Slovénie (Photo D. STANIČ).

Concernant la femelle, H.E. DRESSER précise: « *Exactly similar to the male, but the stripes on the lower parts not quite so distinct and always to be distinguished by the absence of the crimson crown, this part being blue-black like the rest of the back* ».

Planche 14: Pic à dos blanc taxon *lilfordi*.





14b

14a: Spécimens *D. I. lilfordi*, Croatie, MHN Zagreb. Les vues ventrale et dorsale de ces huit spécimens montrent une très faible variation de plumage (l'individu n° 8 est un juvénile) (Photo D. ČIKOVIĆ).

14b: *D. I. lilfordi*, Caucase russe. Une des seules photos de cette population, très peu étudiée. A remarquer la finesse et le nombre des stries dorsales et la teinte beige de la face et de la gorge (Photo A. PEREVOZOV).

Certains auteurs ont parlé d'un cline général de saturation nord-sud pour expliquer les différences importantes de plumage de *D. leucotos lato sensu*, allant des individus très clairs de Sibérie de l'Ouest à ceux, très noirâtres, des îles Ryukyu, suivant la règle de GLOGER²⁰.

Cependant, on ne peut pas faire abstraction des distances entre formes isolées, telles *lilfordi* depuis plusieurs millénaires, voire bien plus, *tangi* et *fohkiensis* qui se trouvent à plusieurs milliers de kilomètres des populations de *leucotos* les plus proches, séparées par des habitats depuis longtemps inhospitaliers. Seuls les taxons japonais peuvent être considérés comme faisant partie d'un cline de coloration Nord-Sud ou Sud-Nord selon le sens de colonisation des diverses îles.

Très peu d'anomalies de plumage ont été rapportées pour l'espèce : MALHERBE (1861) fait état de deux individus leuciques : l'un rapporté par M. REICHENBACH (une variété toute blanche avec la région anale rose) et le second observé au Muséum de Mayence. Pour la Russie, il est signalé deux individus dont les ailes étaient de teinte brune et non noire (BUTEV *et al.*, 1995). Un spécimen appartenant au taxon *stejnegeri* et conservé au Yamashina Institute of Ornithology présente un bec anormalement allongé (près de deux fois la longueur normale).

MUES

La mue des Piciés suit une stratégie classique selon les âges : partielle après l'envol chez l'oiseau de première année, postnuptiale complète chez l'oiseau adulte. Lors de la première mue juvénile, remplacement des primaires et rectrices et conservation des secondaires-tertiaires et grandes couvertures puis, les années suivantes, mue échelonnée dès la fin de la reproduction, avec une éventuelle suspension temporaire pour les espèces migratrices (CRAMP, 1985 ; PYLE & HOWELL, 1995;

WINKLER & CHRISTIE, 2002 ; MIETTINEN, 2003 ; TIBOR & NOÉMI, 2008). La séquence de mue est bien connue chez *leucotos* mais très peu ou pas du tout pour les autres taxons (pour *lilfordi*, voir Chapitre III).

Chez les adultes, la mue commence par le remplacement des primaires à partir de mi-mai, débutant par la primaire interne (P1) et se terminant par la primaire externe (P10) en août-septembre (CRAMP, 1985). En Russie, elle débute mi-juin pour se terminer fin octobre (BUTEV *et al.*, 2005). En Carélie (Russie du Nord-ouest), la mue semble terminée fin septembre-début octobre (KHOKHLOVA, 2020).

Cependant des interruptions de mue se produisent régulièrement et des rémiges secondaires d'une génération antérieure sont conservées. Les plumes de vol sont muées de fin mai à septembre, les rectrices de juin à août (débutant par les rectrices externes) et les plumes de corps de fin juin à septembre (CRAMP, 1985). Les oiseaux du nord de la Russie débutent leur mue plus tôt avec une certaine variation individuelle (BUTEV *et al.*, 2005). Début août, en Mandchourie, la mue des primaires n'est pas achevée, tant chez les adultes que chez les juvéniles (PIECHOCKI, 1958).

Les jeunes, envolés fin mai-début juin, débutent leur mue dès l'envol, certaines parties du plumage n'étant remplacées que l'année suivante (secondaires, tertiaires et grandes couvertures) (CRAMP, 1985 ; KOVALEV, 2016). Les rectrices sont remplacées rapidement, dès fin juin et les plumes muées présentent une longueur augmentée de près de 50 %, équivalentes à celle des adultes (BUTEV *et al.*, 2005). En Carélie (Russie du Nord-ouest), des jeunes en fin de mue sont capturés fin août-début septembre (KHOKHLOVA, 2020).

²⁰ La règle de GLOGER stipule que les formes animales d'une espèce tendent à être plus pigmentées en allant vers des populations vivant dans des environnements plus humides (vers le Sud dans l'hémisphère Nord). Ce fait serait dû, pour les oiseaux, à une plus grande résistance des plumes noires aux bactéries qui dégradent le plumage, ce type de plumes contenant plus d'eumélanine offrant une meilleure protection contre ces parasites, plus nombreux selon un cline Nord-Sud (dans l'hémisphère Nord).

HABITAT (pour *lilfordi*, voir Chapitre III)

Le Pic à dos blanc *lato sensu* est une espèce de forêts matures à prédominance de feuillus et avec du bois mort en bonne quantité. Le taxon *leucotos*, du fait de sa large distribution, est le plus généraliste, pouvant habiter la taïga scandinave et sibérienne aussi bien que l'étage montagnard des Carpates et des Alpes autrichiennes et suisses (CRAMP, 1985 ; GORMAN, 2004). Dans le Nord de sa distribution, il se trouve dans les peuplements d'Aulne (*Alnus* sp.), Bouleau (*Betula* sp.), Frêne (*Fraxinus* sp.), Tremble (*Populus* sp.), Saule (*Salix* sp.), souvent marécageux et humides (BUTEV *et al.*, 2005 ; AULEN, 1988). Ainsi, dans la région de Léningrad (Nord-Ouest de la Russie), il se trouve exclusivement dans des boisements de Tremble et de Bouleau (*B. pubescens* et *B. pendula*) (KOVALEV, 1998). Plus à l'est, il fréquente les vallées alluviales et plaines marécageuses à peuplement décidu (KOVALEV, 2020). En Carélie (Russie du NO), il atteignait les 65 ° de latitude nord en période de reproduction jusqu'au milieu du XX^{ème} et s'est encore reproduit dans la région d'Arkhangelsk en 2010 (YAKOVLEVA et ARTEMIEV, 2020).

À Séoul (Corée du Sud), l'espèce est présente en forte densité dans des parcs de 10 à 20 ha en pleine ville : les bois sont mixtes avec feuillus prédominants (surtout chêne et châtaignier) et ne sont pas « entretenus » (L. JOUBERT, *in litt.*). En Corée du Nord, l'espèce est observée dans tout le pays avec une prédominance dans les régions montagneuses du nord du pays (TOMEK, 1999).

En Scandinavie, la présence de l'espèce et sa permanence dans ces forêts sont positivement corrélées à la superficie des boisements feuillus (STIGHÄLL *et al.*, 2011) : ainsi, en Norvège où l'espèce montre une préférence pour les bouleaux et trembles avec une faible représentation de l'épicéa (HOGSTAD & STENBERG, 1994). Cependant, dans l'Ouest du pays, elle est la plus fréquente des pics dans les forêts dominées par le Pin sylvestre *Pinus sylvestris* sous climat océanique (SAETERSDAL *et al.*, 2019). À Bielowieza, la fréquence maximale de présence se trouve au sein des zones de feuillus (Charme *Carpinus* sp., Aulne, Frêne) à sol humide (WESOŁOWSKI & TOMIAŁOJĆ, 1986 ; STEVERDING, 2003).

Dans le sud-est de ce pays, le Pic à dos blanc est le plus rare des Picedés dans les boisements dominés par le Pin sylvestre où les feuillus de plus de 80 ans ne représentent que 2 % des arbres (WOJTON & KRASON, 2017). En Slovaquie, il habite préférentiellement les hêtraies et hêtraies-sapinières de plus de 90 ans entre 600 et 1250 m d'altitude, bien que présent de 450 à 1500 m (KRISTIN, 2001).

Plus au sud, il fréquente les forêts mixtes de hêtre (*Fagus* sp.) et sapin (*Abies* sp.) des Carpates, du nord, des Balkans et des Alpes du Nord à des altitudes moyennes variant de 500m à 1500m et à déclivité importante. Dans l'Öttscher-Durrenstein (Autriche), l'espèce se trouve de 550 à 1 320 m avec une densité maximum entre 900 et 1 100m, évitant les boisements d'épicéa débutant juste au-dessus de cette limite (FRANK, 2002). Il habite des boisements à déclivité moyenne de 30-40°, exposés au Sud-Sud-Ouest (FRANK, 2002).

Dans un Parc National de l'est des Alpes autrichiennes, les boisements occupés ont un âge moyen de 155 ans (WEISMAR & PÜHRINGER, 2015) ; dans ce même pays, l'espèce n'est présente que de façon marginale dans les boisements de moins de 100 ans (FRANK, 2002, 2003). En Suisse et Liechtenstein, les paramètres importants sont le diamètre moyen des arbres sains et chandelles, la quantité et la qualité de bois mort et la présence et l'accessibilité des insectes saproxyliques (ETTWEIN, 2016 ; ETTWEIN *et al.*, 2020) ; ce sont les vieilles hêtraies et hêtraies-sapinières entre 600 et 1200 m (maximum 1650m) qui accueillent l'espèce (LANZ & BÜHLER, 2018). En Hongrie, l'espèce habite préférentiellement les hêtraies de 60 à 120 ans d'âge (CZAJLIK & HARMOS, 2000) de plus de 90 ans en République Tchèque pour une moyenne de 117 ans (HROUZEK, 2007 ; VYMAZAL, 2013) et d'au moins 80 ans dans les Carpates polonaises (MATYSEK & KAJTOCH, 2010) avec une moyenne de 99 ans à Białowieża (KAJZER, 2012 ; STEVERDING, 2003).

En Allemagne, 21 % des domaines vitaux se trouvent dans des boisements de 80-140 ans, 19 % dans ceux de 80-40 ans et seulement 1 % dans ceux de moins de 40 ans d'âge (SCHERZINGER, 1982). En Norvège, les boisements occupés préférentiellement ont plus de 80 ans et l'espèce évite ceux de 20-50 ans d'âge (HOGSTAD & STENBERG, 1994).

Quelques noyaux de population sont présents dans des habitats « atypiques » constitués de conifères purs ou de Chênes sessiles (*Quercus* sp.) comme en Slovaquie (PAVLIK, 1999).

Les autres taxons ont fait l'objet de bien peu de publications à ce sujet : au Kazakhstan, *uralensis* vit dans des boisements feuillus de bouleaux et saules et des forêts mixtes pin-bouleau jusqu'à 1450m d'altitude (www.birds.kz). Au Japon, *subcirris* vit dans des boisements de feuillus avec une préférence marquée pour les forêts naturelles (96 % des observations, MATSUOKA, 1979), *stejnegeri* dans des forêts feuillues pures ou mélangées, *namieyi* dans les mêmes habitats (hêtraies à partir de 800 m d'altitude) en sus de forêts sempervirentes, *owstoni* exclusivement dans des boisements feuillus sempervirentes de plus de 50 ans d'âge (ISHIDA, 1990 ; INOUE & NISHI, 2001 ; SUGIMURA *et al.*, 2003 ; *The Ornithological Society of Japan*, 2012).

Les taxons chinois *tangi* et *fohkiensis* vivent dans des forêts de feuillus avec une pluviométrie importante (1 500 mm à 2 550 mm, CAO, 1995).

Le taxon *takahashii* est présent sur l'île coréenne de Ulleung-Dagelet dans des forêts décidues en mélange (N. MOORES *in litt.*). À Taïwan, *insularis* a été capturé à des altitudes de 1 520 et 2 130m. (OGILVIE-GRAND & LA TOUCHE, 1907) et est présent entre 1 000 et 2 800 m dans la partie est de l'île (Taïwan Biodiversity Information).

Sur Jeju (îles Quelpart, Corée du Sud), *quelpartensis* se trouve à l'étage montagnard entre 500 et 1 300 m dans des boisements feuillus âgés avec bois mort (YANG, 2009 ; OH *et al.*, 2016).

Encart 7.- Dénominations originales des divers taxons par leurs descripteurs (avec indication de date et précision sur le statut donné au taxon lors de cette description - sous-espèce ou espèce (Grangé et al., 2023b) et synonymies proposées (FoToLuLu, 2015).

Picus leucotos Bechstein, 1802 sp. décrit de Silésie sur la base d'une illustration de M. MINCKWITZ. J. MLIKOVSKIM'a informé des détails suivants concernant ce spécimentype (*in litt.*) : « *Bechstein had almost certainly his leucotos specimens borrowed from Sylvius August von MINCKWITZ (1772-1818), Grunwitz, Silesia (now: Gronowice, Poland). Minckwitz's collection of birds (1331 specimens) was purchased in 1818 by what is now Zoological Museum of the Polish Academy of Sciences (MIZ). JAROCKI (1819) catalogued this collection and listed leucotos among the species (not giving number of specimens). Remains of Minckwitz's collection are still deposited in MIZ. I searched there for the types of leucotos, but without success. Quite probably, these specimens are lost/destroyed.* » Nous ignorons quel spécimen a été désigné pour remplacer le type ayant servi à la description princeps de BECHSTEIN.

Picus uralensis MALHERBE, 1861 ssp., décrit à partir de spécimens provenant du pays des Baschkirs situé dans l'Oural méridional. Le type se trouvait dans la collection personnelle d'A. MALHERBE en 1861. The type is now held in the Museo di Storia Naturale di Milano (MSNM Av 20995) (G. M. Kirwan *in litt.*). MSNM Av 20995 is clearly labelled "type" (= holotype) and was evidently collected on 29 September 1851; a female arrived with the male (and presumably was the model for Plate 23, fig. 5 in Malherbe's monograph; it was collected on 10 September 1851 (G. M. Kirwan, *in litt.*). Both were purchased by Malherbe from Edouard Verreaux, and a second female in Milan (collected 6 October 1851) also came via Verreaux and Turati, but is unclear whether Malherbe saw this too. Synonyme : Pic de l'Oural.

Picus insularis GOULD, 1863 sp., décrit à partir de spécimens mâle et femelle collectés par R. SWINHÖE à Formose en 1860-1862 (SWINHÖE, 1863; STEJNEGER, 1886). Les syntypes se trouvent à Tring (British Muséum), Liverpool Museum and Leyde Museum. Synonyme : Pic de Taïwan, Pic de Swinhoe.

Picus lilfordi SHARPE & DRESSER, 1871 sp., décrit à partir d'un spécimen collecté par Lord LILFORD en Épire en 1857. Le spécimen-type ayant servi à la description se trouve à Tring (British Muséum). Synonyme : Pic de Lilford.

Dryobates subcirris STEJNEGER, 1886 sp., décrit à partir d'un spécimen mâle collecté par Thomas W. BLAKISTON le 11 novembre 1881 à Hokkaïdo. BLAKISTON y avait déjà capturé cette espèce en octobre 1861 qu'il rattachait alors à *D. leucotos uralensis*, récemment décrit (BLAKISTON, 1862 ; BLAKISTON & PRYER, 1878). Un second spécimen, capturé le 27 novembre 1861 se trouve au Yamashina Institute of Ornithology au Japon. Le spécimen-type ayant servi à la description se trouve à la Smithsonian Institution (United States National Muséum). Synonyme : Pic d'Hokkaïdo.

Dryobates namiyai Stejneger, 1886 sp., décrit à partir d'un spécimen collecté par Henry PRYER en septembre 1876 à Yamato, Sud-Ouest Hondo et dédié à M. NAMIYE, zoologiste à l'université de Tokyo (STEJNEGER, 1886). Le spécimen-type ayant servi à la description se trouve à la Smithsonian Institution (United States National Muséum). D'après DEIGNAN (1961), la date de publication de la description du taxon serait juillet 1887. Synonyme : Pic de Shikoku.

Picus owstoni Ogawa, 1905 sp., décrit à partir de 31 spécimens (mâles, femelles et immatures) collectés par M. Allan OWSTON et son équipe dans les îles Ryūkyū (Amami Island) entre août et décembre 1904 (OGAWA, 1905). Les spécimens-types sont déposés au Yamashina Institute for Ornithology, Chiba (Japon). Synonymes : Pic d'Owston, Pic de Ryūkyū.

Dendrodomas insularis fohkiensis BUTURLIN, 1908 ssp., décrit comme sous-espèce d'*insularis* à partir de spécimens collectés par M. LA TOUCHE & RICKETT dans le Nord-Ouest de la province du Fokien en 1896 et 1897 et rattachés précédemment à *D. insularis* par LA TOUCHE (1900) et LA TOUCHE & OGILVIEGRANT (1907). Bien qu'ayant intitulé son article « Notes on Woodpeckers on the Zoological Museum of Saint-Petersburg », aucun spécimen de ce taxon ne s'y trouve. En fait, il reprend la description (minimaliste) du spécimen mâle capturé en 1898 par La Touche au Fokien. Aucun des deux ne désigne nommément un type. Les syntypes se trouvent à Harvard (6 spécimens collectés entre 1896 et 1898 par La Touche) et au British Museum (6 spécimens collectés entre 1897 et 1898). Synonyme : Pic du Fohkien.

Dryobates leucotos quelpartensis KURODA & MORI, 1918, ssp., décrit à partir d'un spécimen mâle collecté le 21 mai 1918 par E. TAKAHASHI sur l'île Jeju-do (île Quelpart). Le spécimen-type avait été déposé à la Higher Common School de Séoul (KURODA & MORI, 1918) d'où il a disparu, certainement durant la guerre de Corée. Le paratype se trouve à Tokyo au YIO (YIO 22573) (CY CHOI, *in litt.*). Synonyme : Pic de Jeju.

Dryobates leucotos takahashii KURODA & MORI, 1920 ssp., décrit à partir d'un spécimen mâle collecté par E. TAKAHASHI le 20 avril 1920 (1919?) sur l'île Ulleung-do (île Dagelet). Le spécimen-type avait été déposé à la Higher Common School de Séoul (KURODA & MORI, 1920) d'où il a disparu, certainement durant la guerre de Corée. La date de collecte semble inexacte car un autre spécimen daté du 20 avril 1919 se trouve à l'AMHN de New-York. Le paratype se trouve à Tokyo au YIO (YIO 22584) (CY CHOI, *in litt.*). Synonyme : Pic d'Ulleung, Pic coréen.

Dryobates leucotos stejnegeri KURODA, 1921 ssp., décrit à partir d'un spécimen mâle collecté par T. TAKAYAMA en novembre 1918 (centre de la province de Hondo). Le spécimen-type était présent dans la collection de l'auteur, détruite en 1947. Il existait neuf paratypes sans détails permettant de les identifier (MORIOKA *et al.*, 2005). Plusieurs spécimens collectés entre les années 1885 et 1891 se trouvent au YIO. Synonyme : Pic de Honshu.

Dryobates leucotos tangi CHENG TSCHIN, 1956 ssp. À partir de deux spécimens collectés les 26 mars et 20 avril 1940 par TANG JUI-CHANG dans la province du Sichuan. Les spécimens-types ayant servi à la description sont déposés à l'Académie Sinica à Pékin (Planche 30). Les paratypes se trouvent à l'université de Wuhan. Un spécimen collecté le 30 juin 1938 est conservé au British Museum. Synonyme : Pic de Chine.

Une littérature fournie décrit la structure forestière optimum pour *leucotos*, en particulier la quantité de bois mort nécessaire à sa présence: jusqu'à 100m³/hectare en Suisse avec de 50 à 75% de l'incrément annuel constaté (BÜLHER, 2009), minimum de 20 m³/ha en Norvège (RANIUS & FAHRIG, 2006) et en République Tchèque (VYMAZAL, 2013), 54,2 m³/ha en Pologne dans la forêt de Białowieża (CZESZCZEWIK & VALANKIEWICZ, 2006; CZESZCZEWIK, 2009) et de 35 à 50 m³/ha dans les Carpates polonaises (KAJTOCH *et al.*, 2012; KAJTOCH & FIGARSKI, 2014), moyenne de 200 troncs morts ou dépérissants/ha en Estonie (LOHMUS *et al.*, 2010). Jusqu'à 327 arbres morts au sol par hectare et 137 troncs morts sur pied sont dénombrés sur 2 territoires de *leucotos* en Norvège (HEGLAND, 2004). Dans le même pays, sur une surface de 250 km², 22% des arbres sont morts ou dépérissants (HOGSTAD & STENBERG, 1994). Dans les Alpes autrichiennes

(Ötscher-Dürrenstein) la quantité moyenne de bois mort dans les territoires de Pic à dos blanc est de 58 m³/ha (FRANK, 2002). En Bavière, ce paramètre est estimé à 40m³ (SCHWAIGER & LAUTERBACH, 2019).

La chute vertigineuse des effectifs en Suède est directement liée à la sur-exploitation des forêts scandinaves dans les décennies 60-90 : le bois mort représente, à la fin des années 90, 1 % du volume total contre plus de 20 % au début du XX^e siècle ; le pourcentage de feuillus est passé de 30 % à 2-4 % dans le même laps de temps (AULEN, 1986 ; CARLSON, 2000). Dans ce pays, une comparaison de la pousse des plumes de vol d'individus des années 1990 avec des spécimens datant d'il y a 55-150 ans, au moyen de la technique de la ptilochronologie, a mis en évidence une plus faible croissance de ces plumes actuellement qu'autrefois, avant l'ère de la foresterie moderne, indiquant une moindre condition physique due à la drastique diminution des ressources trophiques de l'espèce (CARLSON, 1998). L'autre raison ayant conduit à la quasi-extinction de l'espèce est la fragmentation des noyaux de populations (CARLSON et AULEN, 1992).

En Finlande, durant cette même période, la diminution des boisements feuillus a été de près de 80 % (VIRKKALA *et al.*, 1993). Inversement, l'installation récente de *leucotos* dans les Grisons (Alpes suisses) est reliée à l'augmentation de bois mort dans ces massifs forestiers (MOLLET *et al.*, 2009). En Finlande, où l'espèce est bien suivie, une augmentation récente des effectifs (300 à 400 % entre 1991 et 2008) est reliée à l'erratisme hivernal d'individus venant de Sibérie occidentale et à l'augmentation importante des boisements feuillus ces dernières décennies ; des températures plus douces en début de printemps favorisent également un meilleur succès de reproduction (LEHIKONEN *et al.*, 2011).

RÉINTRODUCTION EN SUÈDE

En 2015, dans ce pays, il ne restait plus que 3-4 couples reproducteurs et quelques individus isolés (WIKBERG *et al.*, 2015). Un programme d'élevage en captivité a été mis sur pied en 1995 avec des jeunes oiseaux prélevés au nid en Norvège et Lettonie, élevés à la main et qui ont servi de reproducteurs (ANDGREN, 2012 ; STIGHÄLL, 2015). Ce n'est qu'en 2002 que les premières reproductions eurent lieu (ANDGREN, 2012 ; BLOMQUIST & LARSSON, 2015 ; WIKBERG *et al.*, 2016). Jusqu'en 2015, 43 reproductions produisant 88 juvéniles ont eu lieu avec une nichée de 5 jeunes, une des rares connues à ce jour pour l'espèce. L'âge moyen d'individus reproducteur est de 4 ans, bien différent de celui constaté dans les populations naturelles (dès leur deuxième année). La survie des jeunes est de 0,54 et celle des adultes de 0,97. Un total de 129 juvéniles ont été relâchés dont seulement 15 % ont atteint leur seconde année (forte prédation par l'Épervier d'Europe *Accipiter nisus*). Seuls, 9 individus se sont reproduits en liberté pour mener à bien 23 jeunes (1,5 jeune/ couple) (STIGHÄLL, 2015). Les actions entreprises n'ont pas montré de signes évidents de succès et un nouveau plan d'action 2017-2021 a été lancé sur 5 sites avec protection des habitats dans le but de créer de bons territoires de reproduction pour l'espèce, en sus d'une libération d'un nouveau stock de jeunes oiseaux élevés en captivité. A terme, le but est l'établissement d'une population pérenne (Anonyme, 2017).

EFFECTIFS, DENSITÉ

Le nombre de couples de *leucotos* pour l'Europe (hors Russie) est compris entre **21 644** et **31 248** (TAB. II) ; s'y ajoutent les 160 000 à 290 000 couples de la Russie d'Europe, jusqu'à l'Oural (KOVALEV, 2020). Le noyau principal de peuplement continu va des Pays Baltes à la Russie (**167 000 à 300 000** couples), l'Europe centrale comptant de **8 770** à **12 660** couples. Les effectifs de la Russie d'Asie, de Chine (Nord-Est du pays) et des Corée Nord et Sud sont inconnus. Dans l'ouest de la Norvège, à climat océanique, l'espèce est en légère augmentation par rapport aux années 1990 grâce, en partie, à l'augmentation du bois mort, passé de 7 m³/ha à 12,9m³/ha en 2010 (SAETERSDAL *et al.*, 2019). Il en est de même dans le nord de la Russie, dû à l'abattage de grandes superficies de conifères et à leur remplacement par des essences feuillues ((KOVALEV, 2020 ; KALYAKIN *et al.*, 2022).

Pour *uralensis*, au Kazakhstan (extrême nord du pays) il est dit « rare » (www.birds.kz), et en Mongolie (quart nord du pays), il est dit « stable » dans ce pays (aucune estimation de population disponible, GOMBOAATAR & MONKS, 2011). L'espèce a récemment été découverte au Xinjiang dans l'Altaï chinois (CUI *et al.*, 2020).

Le nombre d'individus de *takahashii* est évalué entre **100** et **200** (N. MOORES, *in litt.*). ISHIDA (1989) avance le chiffre de **630** couples pour *owstoni* pour environ 2000 individus. Aucune évaluation fiable des effectifs n'est disponible pour les autres taxons. Cependant, au vu de leur distribution, les taxons *tangi*, *fohkiensis* et *quelpartensis* ne doivent pas excéder le millier de couples.

Concernant les densités (TAB. III), de nombreuses données sont disponibles, surtout pour *leucotos* et *lilfordi* (pour ce dernier, voir Chapitre III). Une remarque préliminaire doit être faite, mettant en évidence le fait bien connu que « la densité diminue quand la superficie considérée augmente, de nombreux habitats n'étant pas ou plus favorables à l'espèce » (ROCHÉ *et al.*, 2013). De plus, PUGACEWICZ (2011) a mis en évidence, à Białowieża (Pologne), l'importance d'une recherche active (repassé par exemple) permettant une plus grande fiabilité du nombre de couples découverts, comparé à une recherche passive qui minimise ce chiffre jusqu'à 6 fois selon les types de forêts.

En Europe du Nord et Centrale, les densités observées sont faibles : **0,11** couples/100 ha en Norvège (STENBERG & HOGSTAD, 1992), **0,6** cpl./100 ha en Pologne allant jusqu'à 1,3 cpl./100 ha dans les meilleurs habitats (WESOŁOWSKI & Tomiałojć, 1986 ; WESOŁOWSKI, 1995 ; PUGACEWICZ, 2011) mais seulement **0,017** cpl./100 ha dans le Nord-Est du pays (TUMIEL *et al.*, 2013) et **0,05** cpl./100 ha dans les Carpates polonaises (MATYSEK & KAJTOCH, 2010 ; MATYSEK *et al.*, 2020), de **0,04** à **0,06** cpl./100 ha dans les Alpes bavaroises (SCHERZINGER, 1982 ; 1990) et **0,21** à **0,87** cpl./100 ha dans l'est des Alpes autrichiennes pour un maximum de **1,1** cpl./100 ha et une moyenne de **0,12** cpl./100 ha (PÜHRINGER & SULZBACHER, 2009 ; WEISMAR & PÜHRINGER, 2015). Récemment, HOCHBNER *et al.* (2015), à la suite de FRANK (2002, 2003), trouvent une densité de **1,34** couples/100 ha. dans ce même massif (Dürrenstein) sur une surface de 1 330 ha, divisée en 12 secteurs, avec un maximum de **2,04** couples/100 ha. sur le meilleur secteur. Une densité maximale est atteinte dans le Parc national Kalkalpen avec **2,9 couples/100 ha** sur de faibles superficies (MAYRHOFER *et al.*, 2015).

TABLEAU II.– Effectifs de *Dendrocopos leucotos leucotos* en Europe (incluant *uralensis*).

Pays	Nombre couples	Évolution	Sources
Hongrie	260-760	Stable	SELMECZI KOVACS, 2015
Autriche	1 000-3 000	Stable	DVORAK <i>et al.</i> , 2017
Suisse	20-30	Augmentation	LANZ & BÜHLER, 2018
Allemagne	380-600	Stable	<i>Atlas oiseaux nicheurs</i> , 2014
République Tchèque	150-250		CZECH SOCIETY OF ORNITHOLOGY, 2004
Lettonie	2 000-3 000	Stable	M. BERGMANIS, <i>in litt.</i> , 2016
Finlande	250	Augmentation	FINISH FOREST ASSOCIATION, 2016 http://www.smy.fi/
Norvège	1 800	Stable	STENBERG 2004
Estonie	4 000-6 000	Augmentation	KINK, EOS <i>in litt.</i> , 2016, ELTS <i>et al.</i> , 2019
Lituanie	900-1 200	Stable	BRAZAITIS <i>et al.</i> , 2010
Pologne	1 000-1 300	Déclin	CHODKIEWICZ <i>et al.</i> , 2015 CZESZCZEVIK, 2009
Suède	101 juv. Réintroduits	Augmentation	www.nordensark.se , 2012
Slovaquie	1 200-2 000	Déclin	R. KVETKO, <i>in litt.</i> 2016
Roumanie*	4 600-5 800	Stable	C. DOMSA, <i>in litt.</i> 2016
Moldavie	/	Rare visiteur, non nicheur	V. AJDER, <i>in litt.</i> , 2017
Russie	160 000-290 000	Stable	A. MISCHENKO, <i>in litt.</i> , 2016 ; KOVALEV, 2020
Biélorussie	5 000-6 000		NIKIFOROV, 1997
Liechtenstein	4-8		
Ukraine	570-930		

* Estimation par extrapolation, peu robuste selon C. DOMSA.

Dans les Pays baltes, la densité est également élevée : maximum de **1,45** cpl./100 ha en Lettonie (KRAMS, 1998) et **0,70** à **1,67** cpl./100 ha en Lituanie (BRAZAITIS & PETELIS, 2010). Pour l'Ukraine, en période de reproduction dans les hêtraies et hêtraies-charmaies, l'espèce représente 1,9 % du peuplement avien, soit 0,9 kg/km² de biomasse à 850-900 m d'altitude et 2,4 % et 0,72 kg/km² à 1 100-1 200 m en y occupant le 6-rang (GUZY, 1995). À Białowieża (Pologne) l'espèce ne représente que 0,15 % du peuplement et 0,36 en biomasse (JEDRZEJEWSKA & JEDRZEJEWSKI, 1998). En Finlande, dans une population en croissance, des densités maximales de 0,4 couple/km² ont été observées (LAINE, 2006). En Slovaquie, la densité annoncée de 3 à 4 couples/100 ha est basée uniquement sur 2 couples isolés, occupant une chênaie de 69 ha (PAVLIK, 1999) et n'est donc pas significative. Pour ce même pays, KRISTIN (2001) donne des densités plus vraisemblables allant de 0,5 cpl/100 ha (chênaies) à 2,5 cpl/100 ha (hêtraies, hêtraies-sapinières de plus de 90 ans d'âge).

En Russie, les densités observées sont très variables selon les types d'habitats considérés (données uniquement en nombre d'individus) : en limite nord de distribution, l'espèce est très rare avec 0,01 individu/100 ha ; à l'Est du lac Ladoga, sa densité est de 0,3 couple/km² (KOVALEV, 1998) ; dans la région de Moscou, de 0,1 à 1,1 ind./100 ha ; 8-10 ind./100 ha dans les forêts marécageuses d'aulnes et de bouleau de plaine et 3,9 ind./100 ha dans les Carpates (BUTEV *et al.*, 2005). Dans les monts Oural, la densité est de 4 ind./100 ha et au Nord du Kazakhstan elle atteint 8 ind./100 ha. Le maximum est atteint dans les forêts de feuillus de Manchourie du Sud avec 20 ind./100 ha. Au contraire, dans la région du bas-Amour (extrême Sud-Est du pays) la densité est plus basse avec 2,4 ind./100 ha (BUTEV *et al.*, 2005). Dans la région de Ryazan (Sud-Est de Moscou) cette densité varie de 1 couple/100 ha à 4-5 couples/100 ha selon le type de forêt (IVANCHEV, 1996) ; durant la période 1991-2015, la population de l'espèce y est restée stable (tendance positive non significative avec des fluctuations annuelles importantes, ASKEYEV *et al.*, 2017). Concernant la Russie d'Europe, les densités dans les forêts de feuillus vont de 1,5 à 4 couples/100 ha (KOVALEV, 2020) mais l'espèce est globalement rare en taïga malgré une expansion vers le Nord-Ouest où elle atteint Arkhangelsk, au bord de la mer Blanche (KOVALEV, 2020). En Carélie (NO Russie), durant la période 1986-2019, la densité atteignait 1,5-2,1 cpl/100 ha dans les forêts feuillues (KHOKHLOVA, 2020).

TABLEAU III.- Densités du Pic à dos blanc *Dendrocopos leucotos* (nombre de couples/100 ha) d'après la bibliographie.

Région	Pays	Densité moyenne (N couples/100 ha)	Densité maximum	Superficie échantillon	Taxon	Auteur
Asie	Japon		3 à 4 cpl/100 ha		<i>namieyi</i>	URAMOTO, 1969
	Japon (Ogawa Forest Reserve)		10 cpl/100 ha	12 ha	<i>namieyi</i>	TOJO, 2009
Russie	Ryazan, Russie d'Europe	1,5 cpl/100 ha	4 à 5 cpl/100 ha	33 600 ha	<i>leucotos</i>	IVANCHEV, 1996, ASKEYEV <i>et al.</i> , 2017
	Svir river Nature Reserve (SE. Ladoga)	0,3 cpl/100 ha			<i>leucotos</i>	KOVALEV, 1998, KOVALEV, 2020
Scandinavie	Finlande	1 cpl/ 30 000 ha		600 000 ha	<i>leucotos</i>	LAINE, 2006
	Finlande	0,2 à 0,4 cpl/100 ha		13 000 ha	<i>leucotos</i>	
	Norvège (ouest)		0,5 cpl/100 ha		<i>leucotos</i>	STENBERG, 2004
	Norvège	0,11 cpl/100 ha	0,16 cpl/100 ha	24 000 ha	<i>leucotos</i>	STENBERG & HOGSTAD, 1992
Pays Baltes	Lithuanie	1,2 cpl/100 ha	1,67 cpl/100 ha		<i>leucotos</i>	BRAZAITIS & PETELIS, 2010
	Lettonie		1,5 cpl/ 100 ha		<i>leucotos</i>	BERGMANIS & STRAZDS, 1993
Europe Centrale (hors Alpes) 1995 ; Pugačevic, 2011	Białowieża, Pologne	0,6 cpl/100 ha	1,3 cpl/100 ha	125 000 ha	<i>leucotos</i>	WESOLOWSKI & TOMALOUĆ, 1986 ; WESOLOWSKI, 2011
	Białowieża, Pologne	0,24 cpl/100 ha		125 000 ha	<i>leucotos</i>	KAJZER, 2011
	République Tchèque	0,16 cpl/100 ha		15 000 ha	<i>leucotos</i>	HROUZEK, 2007
	Beskid, Pologne	0,05-0,06 cpl/100 ha		13 500 ha	<i>leucotos</i>	MATYSEK & KAJTOCH, 2010 ; MATYSEK <i>et al.</i> , 2020
	Hongrie (Matra Hills)	1 cpl/100 ha	3,9 cpl/100 ha	69 ha	<i>leucotos</i>	CZAJLIK, & HARMOS, 2000
	Slovaquie, chênaie		3-4 cpl/100 ha	63 ha	<i>leucotos</i>	PAVLIK, 1999
	Alpes (Ötcher-Dürrenstein, Autriche)	1,38 cpl/100 ha	2-3 cpl/100 ha	5094 ha	<i>leucotos</i>	FRANK, 2002
	Alpes (Nationalpark Bayerisch Wäld, Allemagne)	0,04-0,06 cpl/100 ha		8505 ha	<i>leucotos</i>	SCHERZINGER, 1982
Alpes (Wienwald, Autriche) Pays entier	Kalkalpen NP	2,8 à 2,9 cpl/100 ha		250 ha	<i>leucotos</i>	MAYRHOFER <i>et al.</i> , 2015
	Alpes (Wienwald, Autriche)	0,025-0,035 cpl/100 ha		100 000 ha	<i>leucotos</i>	SAUBERER <i>et al.</i> , 2007
	Pays entier	0,16-0,25 cpl/100 ha	1 cpl/100 ha		<i>lilfordi</i>	SPRIDONOV <i>et al.</i> , 2011
Bulgarie	Parc Naturel de Bulgarka (Nord)	0,24 cpl/100 ha		21 772 ha	<i>lilfordi</i>	SHURJUNKOV <i>et al.</i> , 2018
	Rhodopes de Fouest	0,34 cpl/100 ha	0,4 cpl/100 ha		<i>lilfordi</i>	SHURJUNKOV <i>et al.</i> , 2012
Slovénie			0,9-0,2 cpl./100 ha	3-5 cpl/100 ha	<i>lilfordi</i>	DENAC & MIHELIC, 2015, 2019
					<i>lilfordi</i>	
Italie	Monte Simbrinui	0,58 cpl/100 ha	1,27 cpl/100 ha		<i>lilfordi</i>	IMPERIO <i>et al.</i> , 2009
	Abruzzes	1,4 cpl/100 ha	1,7 cpl/100 ha	820 ha	<i>lilfordi</i>	BERNONI, 1994
	Abruzzes	0,21 cpl/100 ha	0,35 cpl/100 ha	4700 ha	<i>lilfordi</i>	PINCHERA & PELLEGRINI, 1999
Pyrénées	Pyrénées françaises (Béarn)	0,5-0,7 cpl/100 ha	1,2 cpl/100 ha	1900 ha	<i>lilfordi</i>	GRANGÉ, 2001, inédit
	Pyrénées françaises (Iraty)	0,64-0,77 cpl/100 ha	0,91 cpl/100 ha	1100 ha	<i>lilfordi</i>	AURIA, 2015
	Pyrénées françaises (Vallée d'Aspe)	0,86 cpl/100 ha		498 ha	<i>lilfordi</i>	AURIA, 2019
	Pyrénées française (vallée d'Ossau)	0,42-0,73 cpl/100 ha		1200 ha	<i>lilfordi</i>	ROCHET (2009)
	Pyrénées espagnoles (Belate)	0,11-0,13 cpl/100 ha		18 000 ha	<i>lilfordi</i>	CARCAMO-BLANCO, 2016
	Pyrénées espagnoles (Quinto Real)	0,34 cpl/100 ha	0,45 cpl/100 ha	3500 ha	<i>lilfordi</i>	FERNANDEZ & ESCOBAR, 1997
	Pyrénées espagnoles (Iraty)	0,75 cpl/100 ha		3400 ha	<i>lilfordi</i>	CAMPION, 1998
	Pyrénées espagnoles (Iraty)	0,57 cpl/100 ha		1400 ha	<i>lilfordi</i>	J. Leoz in FERNANDEZ <i>et al.</i> , 1994

Dans le Centre-ouest du Japon, les densités du taxon *namieyi* semblent importantes dans certains secteurs : 5 à 3 couples/100 ha fin des années 60 (URAMOTO, 1969) et un couple sur 12 ha échantillonnés (TOJO, 2009). Inversement, *stejnegeri* présente des effectifs peu importants sur Honshu (ISHIDA, 1990). PARK & WON (1980) donnent une densité de 0,06 individu/100 ha pour *quelpartensis*, montrant la faiblesse des effectifs de ce taxon.

MOUVEMENTS

En règle générale le Pic à dos blanc est relativement sédentaire, voire très casanier pour *lilfordi* (voir Chapitre III). Cependant, la fraction de population se reproduisant aux latitudes les plus hautes (Nord de la Sibérie) est soumise à des contraintes très fortes en hiver et, régulièrement, effectue des mouvements erratiques vers l'Ouest scandinave (surtout Finlande) et le Sud de la Russie. L'espèce est considérée migratrice dans la République des Komi et au nord de la région de Kirov d'où elle est complètement absente en hiver (BUTEV *et al.*, 2005).

Dans ce pays, ils pénètrent dans les parcs des grandes villes, telles Saint-Pétersbourg, Moscou, Novossibirsk avec une augmentation importante dans le centre de la Russie d'Europe (BUTEV *et al.*, 2005). L'espèce y a été observée en hiver jusqu'au bord de la mer Caspienne, dans la région d'Astrakhan (46° 21'N) (REUTSKY, 2014).

En Finlande, certaines années, plusieurs centaines d'individus sont impliquées dans ces mouvements, surtout en Carélie du Sud (Sud-Est du pays) avec un fort afflux lors de l'hiver 2017. Certains de ces individus s'y installent définitivement pour se reproduire, une des raisons de l'augmentation de la population finlandaise (TIAINEN, 1990 ; LEIKONEN *et al.*, 2011). Un individu, bagué en Russie en 2008, a été retrouvé en Suède un an plus tard, soit 1 000 km parcourus, via la Finlande (LAINE, 2009).

Le Liechtenstein et la Suisse ont vu les premières reproductions en 1996 et 1999 respectivement suite à des observations régulières les années précédentes (KNAUS, 1997 ; BÜLHER, 2001, 2008 ; WINKLER, 1999) indiquant une progression lente de l'espèce vers l'ouest. Cependant, VOOS (1947) rapporte une observation digne de foi du 28 août 1945 dans le Jura bernois par un certain BIERI pouvant faire remonter sa présence (ou du moins son erratisme) dans ce pays à des décennies²¹. D'autres observations datant du début du XX^e siècle sont connues du Jura et des Alpes suisses mais non retenues car pas assez circonstanciées (KNAUS, 1997). Cependant, le Muséum d'Olten (Suisse) possède deux spécimens provenant respectivement de la région du lac de Constance (1914) et de Waldenburg (1915) (P. GEIGER-SCHUTZ, *in litt.*)²².

Récemment, des observations ponctuelles ont été réalisées bien plus à l'ouest dans ce pays : col du Brüning, cantons de Saint-Gal et Zurich (Suisse centrale) et Oberhalbstein (canton des Grisons, près de l'Italie) (LANZ & BÜHLER, 2018 ; MARQUES & JAQUIER, 2020) et canton de Glaris avec 7 observations jusqu'en 2021 (MARTINEZ *et al.*, 2022). GLUTZVON BLOTZHEIM & BAUER (1980) signalent également une dizaine d'observations d'erratiques en Allemagne, hors zone de répartition de l'espèce dont 2 sur l'île d'Helgoland.

Lors de ces afflux, l'espèce peut être observée en France comme en témoignent ces données récentes des 28 et 29 décembre 2005 à Sauvignyles-Bois (Nièvre) avec un mâle *leucotos* observé venant se nourrir dans un jardin particulier, inséré dans une zone forestière (DESJARDINS & MERLE, 2006), ceci dans un contexte d'afflux d'espèces forestières nordiques en France (DUQUET, 2006) et du 21 avril 2015 à Saint-Louis-la-Chaussée (Haut-Rhin) d'un autre mâle adulte (REEBER *et al.*, 2016). Une femelle adulte a été capturée en août 1892 dans les Vosges et est conservée au MNHN de Paris (DUBOIS *et al.*, 2003). La date de collecte est étrange si l'on a affaire à un individu de provenance nordique car ces mouvements n'ont lieu qu'à l'entrée de l'hiver ? Par contre, il pourrait s'agir d'un erratisme post-nuptial en provenance d'Allemagne où une population existait à l'ouest de ce pays à l'époque selon GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER (1980). De plus, l'examen de ce spécimen (sur photos) en fait un *leucotos* sensu stricto et non un *uralensis* sibérien.

Les observations du Danemark (2 janvier 1967) et des Pays-Bas (18 novembre 1972 dans le nord du pays) signalées par GLUTZVON BLOTZHEIM & BAUER (1980) sont inexactes : en fait l'individu du Danemark était un hybride *D. major* x *D. leucotos* (T. NYEGARRD, *in litt.*), celui des Pays-Bas (van SPANJE, 1974) a été rejetée par le Comité d'homologation néerlandais ainsi que 4 observations ultérieures (CDNA, *in litt.*). En Belgique, il existe une donnée de novembre 1840 en Wallonie (DUBOIS, 1854-1860).

Ailleurs en France, l'espèce a été signalée anciennement avec le statut d'accidentel dans le Jura (PARIS, 1921), le Var et les Alpes Maritimes (d'après G. ETOC, *in* LEGENDRE, 1929 : données non recevables selon BELIS et OLIOSO, 2011) et les Pyrénées-Orientales (d'après COMPAYNO, auteur très peu fiable selon LEGENDRE) : ces données ne peuvent être retenues faute de détails circonstanciés.

L'espèce peut même, à l'occasion de ces mouvements erratiques être observée en des lieux insolites : ainsi, le 1^{er} août 2013, un individu s'est posé quelques minutes sur un bateau en mer de Barents, à 70 km à l'est de la péninsule de Varanger (Norvège) à plus de 70° de latitude nord (LUNK, 2013). L'espèce aurait été collectée dans l'Arctique lors d'un voyage à bord du Pomor en 1901 mais, selon BUTURLIN (1908), elle n'apparaît pas parmi les spécimens rapportés à terre par cette expédition (individu perdu en mer, dévoré par les rats, erreur d'identification, etc.).

Selon un écrit anonyme paru dans la revue *The Academy* (1873), quelques individus auraient atteint les îles Britanniques (îles Shetland) lors d'afflux de *Dendrocopos* sp. les années 1861 et 1868 : un des spécimens examiné par J.

²¹ DRESSER (1871-1881) signale un oeuf de Pic à dos blanc présent dans sa collection provenant de Suisse (don du docteur BALDAMUS) dont les mesures correspondent plus à celles d'un oeuf de Pic épeiche : 27,3 mm × 19,6 mm contre une moyenne de 28,09 mm × 20,55 mm pour *leucotos* (voir *infra*).

²² Au sujet de ces deux spécimens non mentionnés dans l'Avifaune de Suisse (Winkler, 1999), B. Posse m'en a précisé la raison : « comme ces oiseaux proviennent de la collection Von Burg et que ce dernier opérait de nombreux échanges ou achats de spécimens en se permettant quelques largesses sur l'étiquetage, toutes les données relayées par Von Burg ont été rapidement sujettes à caution. »

GOULD, tué le 3 septembre 1861, est identifié par ce dernier comme Pic à dos blanc. Cependant, cette identification est rejetée par A. NEWTON (1881) avec une argumentation détaillée : il s'agissait d'un Pic épeiche au plumage quelque peu particulier, comme il peut en être jugé sur la planche figurant cet individu dans l'ouvrage de GOULD lui-même (1873) ! De plus, les données biométriques indiquées par GOULD correspondent parfaitement au Pic épeiche.

HYBRIDES

Concernant *leucotos*, plusieurs cas d'hybridation Pic à dos blanc × Pic épeiche ont été rapportés en Suède et Finlande, la plupart durant les années de diminution rapide de la population après la première mention remontant à 1919 (GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER, 1980; AULEN, 1979 ; AULEN, 1988) : 3 cas d'hybridation ont été décrits en Suède entre 1975 et 1985 et une reproduction entre une femelle *leucotos* et un mâle de Pic épeiche en 1986 aboutissant à 3 jeunes à l'envol (AULEN, 1988). Un nouveau cas s'est produit dans ce pays en septembre 2005 (D. KIHLEBERG). En Finlande, une femelle hybride a été trouvée en 1991 et observée avec de la nourriture au bec le printemps suivant (LAINE, 1993). Dans ce même pays, un accouplement avec un Pic épeiche y est rapporté (VIRKKALA *et al.*, 1993). D. FORSMAN et M. KOIVULA rapportent l'observation d'hybrides femelles *D. leucotos* × *D. major* en Finlande en janvier 2009 et septembre 2014 (**Planche 15**).

Un hybride *leucotos* × *major* capturé en décembre 1950 en Suède et conservé au Muséum de Stockholm est décrit en ces termes par SHORT (1982) : « mâle adulte avec des ailes et une queue assez courtes (dans la fourchette de *major*, très courtes pour *leucotos*), mais avec un bec et des tarses plus longs que les *major* suédois. L'individu est intermédiaire pour la couleur de la calotte, la structure du bec et la couleur du bas du dos ; il ressemble à *major* pour le rouge des sous-caudales et les stries des rectrices externes et se rapproche de lui pour la tache alaire et la couleur des parties inférieures. Le noir du dos n'atteint pas la calotte comme chez *leucotos*. » (**Planche 15**).

Au Danemark, un hybride *D. leucotos* × *D. major* a séjourné du 29 avril 1987 au 3 septembre 1991 dans ce pays (CHRISTENSEN, 1999 ; THORUP et HANNING, 2000 ; T. NYEGGARRD, in litt.). Cet individu a été tout d'abord identifié comme Pic syriaque puis, en main, comme Pic à dos blanc et, postérieurement comme hybride *D. leucotos* × *D. major*!! (CHRISTENSEN, 1999).

Ces hybridations sont dues à la très faible densité de *leucotos* et à l'abondance du Pic épeiche, étroitement apparenté, avec possibilité de reproduction trans-spécifique donnant naissance à des hybrides de seconde génération. Il est à noter que dans ces deux cas de reproduction, c'est une femelle de *leucotos* qui est impliquée, le mâle étant le « sexe rare » chez cette espèce. En mai 2019, un hybride mâle adulte a été photographié en Suisse par J. GRABER dans une région où le Pic à dos blanc est absent.

À l'examen des clichés de ces 4 hybrides *leucotos* × *major*, des constantes de plumage sont relevées : flancs quasiment non striés, tache scapulaire blanche présente (plus ou moins étendue) (caractères du Pic épeiche), bretelle post-auriculaire n'atteint pas la calotte et dos plus ou moins blanc (caractères du Pic à dos blanc).

Concernant l'ex-Yougoslavie, MATVEJEV (1976) a rapporté de rares cas d'hybridations entre *leucotos* et *lilfordi* en Slovénie et entre *lilfordi* et *carpathicus* (aujourd'hui inclus dans *leucotos*) dans l'est de la Serbie, frontalier de la Roumanie, carte à l'appui : 6 de ces spécimens hybrides se trouvent au MHN de Belgrade : (5 mâles adultes et 1 femelle juvénile), tous fournis par S. MATVEJEV et collectés dans les années 1946, 47 et 48 au Sud-Ouest du pays (M. RAKOVIC, in litt.).

DOMBROWSKI (1912) cite un probable hybride *lilfordi* × *leucotos* roumain collecté le 20 décembre 1900 près de Mehedinti, au Sud-Ouest du pays, près de la frontière avec la Serbie et la Bulgarie, sur la base de son dos « légèrement strié ».

PARASITES

Le Pic à dos blanc est l'hôte de plusieurs organismes parasites, en particulier 4 espèces de ténia dont une, *Liga crateriformis*, est trouvée également chez les Pics épeiche et noir (HAUKISALMI, 2015) et dont seulement trois autres espèces ont été identifiées pour le Pic à dos blanc (*Raillietina frentina*, *Anomotaenia brevis* et *Choanotaenia crateriformes*) (ANONYME) et deux poux hématophages et un mallophage : *Penenirmus auritus* qui infeste tous les *Dendrocopos* examinés (DALGLEISH, 1972), *Brueelia straminea* (DALGLEISH, 1971) et *Colpocephalum tirkhan* (PRICE, 1964). Les acariens du plumage (mites) sont représentés par *Dermanyssus grochovskae* et *D. quintus* (ROY & CHAUVÉ, 2007), *Pteronyssus brevipes*, *P. monoplax* (ČERNÝ & SCHUMILO, 1973), *Colpocephalum tirkhan* (PRICE, 1964), *Analgesoides* (MAA & KUO, 1965) et *Picobia dryobatis* (SKORACKI *et al.*, 2014). L'acarien nasal *Sternostoma hylandi* a été trouvé sur un individu de Russie (BUTEV *et al.*, 2005).

Des tiques *Ixodes persulcatus*, dites « tiques de la taïga » et susceptibles de porter la bactérie de la maladie de Lyme (genre *Borrelia*), ont été trouvées chez des individus de l'extrême Sud-Est russe (région de l'Amour) (Dos *et al.*, 1974 ; LVOV *et al.*, 2015). Un nématode du genre *Capillaria* a été trouvé chez un Pic de Lilford femelle des Pyrénées occidentales (P. NAVARRE, inédit) et *Syngamus trachea*, autre nématode, a infecté plusieurs individus du programme suédois de réintroduction de l'espèce en 2015 (WIKBERG *et al.*, 2016). Chez *D. leucotos insularis*, des mites *sp.* et mallophages *sp.* ont été trouvés (MAA & KUO, 1965).

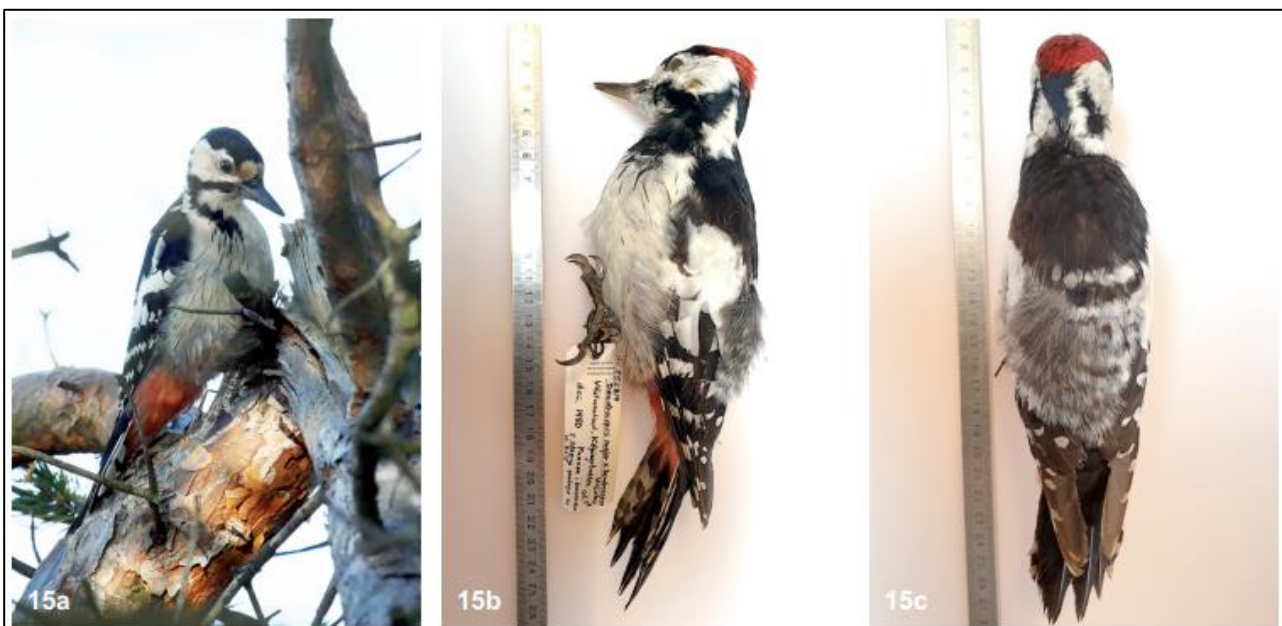


Planche 15.– Hybrides Pic à dos blanc x Pic épeiche.

15a: Hybride femelle Pic à dos blanc x Pic épeiche *D. l. leucotos* x *D. major*, Finlande, 2014 (Photo D. FORSMAN).

15b: Hybride mâle Pic à dos blanc x Pic épeiche *D. l. leucotos* x *D. major*, Suède, Décembre 1950. Vue latérale (voir texte) (Photo U. JOHANSSON - MHN de Stockholm).

15c: Hybride mâle Pic à dos blanc x Pic épeiche *D. l. leucotos* x *D. major*, Suède, Décembre 1950. Vue dorsale (voir texte) (Photo U. JOHANSSON - MHN de Stockholm).



Planche 15bis.– Spécimens *D. l. lilfordi*.

15bis a: Spécimen mâle adulte collecté en 1851 par V. LOCHE à Urdos (Pyrénées-Atlantiques) et conservé au MHN de Grenoble (avec la permission du MHN de Grenoble, Ph. CANDEGABE).

15bis b: Spécimen femelle adulte capturée en 1851 par V. LOCHE à Urdos (Pyrénées-Atlantiques) et conservée au MHN de Grenoble (avec la permission du MHN de Grenoble, Ph. CANDEGABE).

CHAPITRE III

LE PIC DE LILFORD *DENDROCOPOS LEUCOTOS LILFORDI* (SHARPE & DRESSER) 1871

« C'est dans la forêt de hêtres de Plitvice, en Croatie, qu'il m'est apparu enfin, un matin d'avril. Une femelle travaillait avec ardeur sur les branches mortes sans se soucier de notre présence... Soudain, elle disparut comme un fantôme dans la futaie, où son cri lointain se fit entendre plus tard. »

Paul GÉROUDET,
à propos du Pic à dos blanc : *Les Passereaux*
Tome 1, 1973. Éditions Delachaux & Niestlé

HISTORIQUE DE LA DÉCOUVERTE DU PIC DE LILFORD

Ce n'est qu'en 1871 que le taxon *lilfordi* fit son entrée officielle, décrit par SHARPE & DRESSER sous l'appellation *Picus lilfordi* à partir d'un spécimen mâle adulte provenant d'Épire et fourni par Lord LILFORD (DRESSER, 1871-81; **planche 16**). En sus de cet exemplaire, les auteurs purent examiner huit oiseaux de Macédoine fournis par le docteur KRÜPER et un de Turquie envoyé par M. ROBSON, comme paratypes dont 6 se trouvent au Muséum de Manchester (H. Mc. GHE, *in litt.*). Les critères distinctifs retenus furent « *its crimson crown and conspicuously barred rump. In the northern bird the head is vermilion and the rump pure white.* » (SHARPE & DRESSER, 1871). Il est à relever que ces auteurs en font, à l'époque, une espèce à part entière.

Cependant, en examinant ci-après le détail des données disponibles, il apparaît bien vite que *lilfordi* était connu déjà depuis fort longtemps sans que les collecteurs ne se rendent compte des différences infra-spécifiques, ne baptisent officiellement leur trouvaille ou soient lus !

TABLEAU IV.– Historique de la découverte du taxon *lilfordi*.

Noyau de population	Date de première observation et auteur	Date de première reproduction et auteur	Date de rattachement à <i>lilfordi</i> et auteur
Italie	1769 GÉRINI	Début XX ^e siècle <i>In</i> MOLTONI (1959)	1872 SALVADORI
Corse	Vers 1834 GÉNÉ & COMBA	Aucune donnée /	1947 VOOUS
France	Vers 1840 DELAHAYE	1851 LOCHE	1936 DANIS
Espagne	1961 ARAGUES	1969 SENOSIAIN	1972 PURROY
Balkans	1857 Lord LILFORD	1890 ANONYME <i>In</i> GAŠIĆ	1871 SHARPE & DRESSER
Caucase	1880 RADDE	Années 1880 (TACZANOWSKI)	1907 BUTURLIN

Italie

Le témoignage digne de foi et le plus ancien provient de ce pays où GÉRINI dans l'ouvrage *Storia Naturale degli Uccelli* de S. MANETTI (1769), présente une illustration de l'espèce sous le nom de *Picchio vario massimo* ou *Picus varius maximus* (TEMMINCK, 1815 ; MOLTONI, 1959; Planche 3). Durant la deuxième moitié du XIX^e siècle, l'espèce fut signalée à plusieurs reprises, notamment par Ch. BONAPARTE (1832-1841), SALVADORI (1872) (deux individus de Ligurie de l'hiver 1863, novembre 1886 en Piémont), E.H. GIGLIOLI (1842 en Toscane, décembre 1870 à Ancone, deux femelles en Ligurie en 1874 et 1880, août 1883 en Toscane). Le spécimen le plus ancien est conservé au Muséum de Pise et date de 1842 (BOANO *et al.*, 2019). G. BOANO (*in litt.*) me précise : « *Auparavant Dendrocopos leuconotus [sic] lilfordi et D. l. leucotos étaient retenus comme accidentels (vagrants), le premier étant le plus commun avec 12 captures (ARRIGONI DEGLI ODDI, 1913- Elenco degli Uccelli Italiani, Tip. Soc. Editr. Laziale). ARRIGONI DEGLI ODDI (1929, Ornitologia Italiana) indique 14 captures de D. leucotos lilfordi et seulement 3 de Dendrocopos leucotos* ». Il est à remarquer que presque toutes les données de 1840-1900 proviennent des régions situées au nord-ouest de la péninsule (Piémont, Ligurie, Toscane) (BOANO *et al.*, 2017, 2019), proches des côtes orientales de Corse.



Planche 16.– Spécimens de *Dendrocopos lilfordi lilfordi*.

16a, b : Spécimen type (holotype) de *Picus lilfordi* conservé au British Muséum (Tring) ayant servi à la description de ce taxon par SHARPE & DRESSER en 1871 (avec la permission du British Museum, H. VAN GROUW).

16c, d : Spécimen mâle adulte recueilli des mains d'un chasseur par J.-C. ALBERNY en septembre 1962 en vallée du Sussouéou (Ossau, Pyrénées françaises) et conservé au MNHN de Paris (avec l'autorisation du MNHN de Paris, A. PRÉVIATO).



Planche 16bis.– Spécimens de *Dendrocopos lilfordi lilfordi*.

16 bis a, b : Spécimen mâle adulte collecté en mars 1853 près de Bagnères-de-Bigorre (Hautes-Pyrénées, France) par A. Lacroix et conservé au MHN de Toulouse (avec l'autorisation du MHN, H. CAP) (Photos S. DUCHATEAU).

16 bis c, d : Spécimen mâle adulte collecté le 7 août 1936 dans le bois de Guillers (vallée de Barétous, Pyrénées françaises) par V. Danis et conservé au MNHN de Paris (avec l'autorisation du MNHN de Paris, A. PRÉVIATO).



Planche 16ter.– Pics de Lilford mâle (MNCN A4763) et femelle (MNCN A4762) capturés en octobre 1970 en forêt d'Iraty (Navarre, Espagne) par F.J. PURROY et conservés au MNHN de Madrid (publié avec l'autorisation du MNHN de Madrid) (photo J. BARRERO RODRIGUEZ).

Quelques données de la même époque proviennent de Vénétie, frontalière avec la Slovénie (BONOMI, en 1883, le donne présent avec reproduction en avril-mai-taxon *leucotos* ; mais, ses écrits ultérieurs et ceux d'autres naturalistes remettent en cause cette affirmation; G. BOANO *in litt.*, BOANO & MINGOZZI, 1985). Un nouveau contact (*leucotos* ?) a eu lieu au printemps 2004 à 20 km de la frontière italienne (BRICHETTI & FRACASSO, 2007).

Puis, il fallut attendre les années 1927-1930 pour que l'espèce soit de nouveau signalée dans les Apennins du Nord, avec 4 données provenant du nord-ouest de la Péninsule, où de belles hêtraies existent toujours bien que surexploitées (ARRIGONI DEGLI ODDI, 1929 ; BERNONI, 1964 ; BOANO *et al.*, 2019). Étonnamment, le Pic de Lilford n'y existe plus de nos jours ! BOANO *et al.* (2019) précise : « *All the D. l. lilfordi from the northern Apennines (Liguria, Tuscany), today kept in the museums... could be probably best considered as evidence of a population that once occupied the northern Apennines beech woods, and that went extinct possibly following intensive logging during the last decades of the 19th century and the first half of the 20th.* »

La première population sédentaire fut découverte en 1959 par MOLTONI dans le Parc National des Abruzzes (MOLTONI, 1959 a et b). Cependant, il y découvrit aussi, à cette occasion, 3 exemplaires naturalisés (mâle, femelle et jeune) dans la collection du musée du Parc dont la collecte remonterait au début du XX^e siècle.

Depuis, cette population des Abruzzes a été étudiée en profondeur, principalement par BERNONI (1994), COSTANTINI *et al.* (1993), MELLETTI & PENTERIANI (2003). Il nous faut souligner que le taxon *leucotos* a été signalé plusieurs fois en Italie du Nord, surtout durant la seconde moitié du XIX^e siècle (BERNONI, 1994 ; BOANO *et al.*, 2019), plus récemment en Lombardie en mars 1972 près de Pavie et en septembre 2005 près d'Udine (BRICHETTI & FRACASSO, 2007).

Dans ce pays, les dénominations vernaculaires de l'espèce vont de « *Picchio dalmatico* » employé pour la première fois par C. BONAPARTE (1832-41) puis par ZUNINO (1983), « *Picchio meridionale* » (SALVADORI, 1872) à « *Picchio a dorso bianco di Lilford* » (BERNONI, 1959 a et b) en passant par « *Picchio forestiero* » par SAVI (1873), « *Picchio de Lilford* » employé par GIGLIOLI (1886) et, plus récemment par CASTIGLIA *et al.*, (1976). DI CARLO (1971) et MOLTONI & BRICHETTI (1977) le nomment « *Picchio dalmatino di Lilford* ».

Corse

L'histoire du Pic de Lilford sur cette île reste mystérieuse quant à sa présence en ce lieu et à sa disparition subite (GRANGÉ, 2015a). Les seules traces présentes dans la littérature consistent en 4 spécimens naturalisés, 2 au Muséum de Bruxelles provenant de la collection de DE SÉLYS LONGCHAMPS, récoltés le 8 septembre 1842 par I. JONSTON et le 6 juin 1843 par WELLBY (VOOUS, 1947 ; M. LENGLET, *in litt.*), les 2 autres se trouvent au Muséum de Berne et sont étiquetés « *Corsica* » sans précision de date (M. SCHWEIZER, *in litt.*). Ils sont originaires de Haute-Corse pour le mâle et de Corse du Sud (Fautea) pour la femelle et ont été donnés au Muséum de Berne par M. SCHNEIDER (M. SCHWEIZER, *in litt.*). Les oiseaux présents à Bruxelles ont été rattachés à tort à *lilfordi* par K.H. VOOUS (1947) qui n'a pu examiner ceux de Berne, ignorant leur existence. Ayant obtenu des clichés de ces quatre individus, de nouvelles questions apparaissent : les spécimens de Berne sont des *lilfordi* typiques, par contre ceux de la collection DE SÉLYS LONGCHAMPS sont des *leucotos*. Pourtant, ces derniers sont référencés avec nom des collecteurs et dates de prélèvement : faut-il envisager que les deux taxons aient pu être présents sur cette île à cette époque ? Les étiquettes « originelles » accompagnant ces spécimens ont été rédigées en suédois par la même main; elles ne font aucunement allusion à la Corse, bien au contraire, la localité indiquée se trouve en Suède, dans une région où l'espèce était considérée « commune » jusqu'aux années 70 (AULEN, 1988) !

GENÉ et COMBA auraient visité l'île en 1834, en y rencontrant l'espèce selon SALVADORI qui tient ces renseignements de la bouche même de COMBA, taxidermiste au Musée de Turin (*in Fauna Italia*, 1872) ; cependant, G. BOANO (*in litt.*) n'a pu retrouver trace d'un tel séjour. Depuis, seuls MALHERBE (1861), DEGLAND & GERBE (1867), faisant référence aux dires de DE SÉLYS LONGCHAMPS, BREE (1875), PARIS (1921) et ARRIGONI en 1904, ce dernier rapportant les écrits de SALVADORI, citent le Pic de Lilford comme présent en Corse, sur la base de ces données anciennes ; il ne sera plus signalé ensuite (LEGENDRE, 1929 ; THIBAUT, 1983 ; THIBAUT & BONACCORSI, 1999) : ceci ferait remonter sa « disparition » au milieu du XIX^e siècle. WHARTON, qui visita la Corse en 1876, G. GIGLIOLI (1881) en 1877, J. WHITEHEAD (1885) en 1883 et 1884 et F. JOURDAIN (1912) ne l'y retrouvèrent pas et/ou ne l'y recherchèrent pas.

Il est à noter que CHAPPUIS (1976) a signalé sa présence probable en forêt d'Aitone, sur la base d'un sonogramme : « *Le Pic à dos blanc présente de nettes différences par rapport à l'Épeiche : la note est d'une durée supérieure de l'ordre de 50%, le maximum de l'énergie est réparti sur la fondamentale, contrairement à l'espèce précédente ; or, les tracés d'un individu enregistré dans la forêt d'Aitone en Corse présentent ces caractères propres au Pic leuconote. Hélas, l'oiseau n'a pu être observé correctement* ».

MOLTONI & BRICHETTI (1977) font part de quatre observations furtives d'oiseaux pouvant se rapporter à cette espèce près d'Evisa (forêt d'Aitone ?) et en forêt de Valdu Niellu (centre de la Corse) les 26, 27 et 28 mai 1977. À notre avis, ces indices ont été traités trop à la légère d'autant plus que l'un des auteurs n'est autre que le « découvreur » de la population des Abruzzes (voir *supra*). Cependant, des recherches ultérieures n'ont rien donné (THIBAUT, 1983 ; THIBAUT & BONACCORSI, 1999).

La présence historique du Pic de Lilford en Corse reste une possibilité : l'explication la plus simple à cette présence serait une arrivée d'oiseaux d'Italie continentale (données de *lilfordi* au nord-ouest du pays, Toscane et Ligurie, ayant pu constituer une population autonome aujourd'hui disparue) lors d'épisodes de baisse du niveau des eaux (pont toscan ou tyrrhénien rapprochant l'île des côtes italiennes, la distance n'excédant pas 10 km). Cette population possédait des caractéristiques très particulières pour le taxon *lilfordi*, car elle occupait des forêts de Pin laricio (*Pinus laricio corsicana*), mêlées de hêtres en altitude (DEGLAND, 1849). Cette situation se rapproche de celle existant actuellement en Grèce du Sud où une petite population habite des bois d'*Abies cephalonica* (A. SAKOULIS, *in litt.*). Aucune donnée de reproduction ni de taille de population n'existe pour cette île. Cependant, l'analyse génétique des deux spécimens du Muséum de Berne étiquetés « *Korsica* » suggère plutôt une origine continentale (Pons *et al.*, 2021).

Pyrénées françaises

Concernant cette espèce, en 1823, BONNATERRE précise : « *on ne dit pas l'avoir vu en France* ». Puis, D'ORBIGNY (1836-1839) précise : « *si l'on en croit quelques ornithologistes, il se montrerait quelquefois en France mais il y serait fort rare car on ne fait mention que d'un individu tué sur le versant français des Pyrénées*. » Puis, DEGLAND, dans son « *Catalogue des oiseaux observés en Europe* » (1840), repris en 1849, précise : « *un sujet a été tué en France, sur les Pyrénées, par M. Ernest DELAHAYE. Je l'ai vu dans la collection de son père, bibliothécaire à Amiens* ». R. JOURDE (Musée de Picardie, *in litt.*) confirme la présence de 3 spécimens dans les collections du Muséum d'Amiens à la fin du XIX^e siècle ; malheureusement, un incendie survenu en 1940 a détruit la majorité des collections. MAYAUD (1941) signalait encore sa présence à Amiens en 1923.

La liste de espèces ne spécifie pas le taxon de ces spécimens (1 seul *lilfordi* ?), certainement fournis par E. DELAHAYE lors de l'ouverture du Muséum en 1841 (CHOQUART, 1896).

Nos recherches auprès du Muséum de Lille, lieu de dépôt de la collection « DEGLAND », n'ont rien donné non plus (A. LECOUCHEZ *in litt.*). Ce que l'on peut affirmer est que le spécimen collecté par DELAHAYE l'a été avant 1840 (DUCHATEAU, 2012).

Le Muséum de Bruxelles a acquis en 1932 deux spécimens (mâle et femelle) de la collection « DE SÉLYS LONGCHAMPS » étiquetés « *lilfordi* » et dits provenant des Pyrénées sans plus de détails (pas de nom de collecteur ni de date de collecte).

E. DE SÉLYS LONGCHAMPS n'ayant jamais visité les Pyrénées (G. LENGLET *in litt.*) et ces spécimens n'étant pas signalés par DEGLAND (1849; 1867) ni par MALHERBE (1861) qui citent ceux en provenance de Corse en possession de DE SÉLYS LONGCHAMPS (voir *supra*), leur acquisition est postérieure à ces dates-là. Ayant obtenu des clichés de ces oiseaux grâce à M. LENGLET (MHN Bruxelles), je me suis aperçu qu'il s'agissait d'individus appartenant au taxon « *leucotos* » ! La consultation de plusieurs collègues étrangers confirme cette identification. Dans son catalogue, DE SÉLYS LONGCHAMPS indique : « *Picus leuconotus*, Hautes-Pyrénées, mâle et femelle » et il ne fait pas allusion à une sous-espèce particulière (G. LENGLET, comm. pers.). Le rattachement à *lilfordi* a dû se faire lors de l'arrivée de ces oiseaux au Muséum de Bruxelles, en 1932, au vu de l'origine géographique indiquée. Le mystère reste entier sur la provenance exacte de ces oiseaux, la seule certitude étant qu'il ne s'agit pas des Pyrénées. Il est à noter que l'existence de l'espèce dans le département des Hautes-Pyrénées n'a été dévoilée pour la première fois par A. LACROIX qu'en 1872, dans son catalogue.

Puis, c'est au tour de V. LOCHE de (re)trouver l'espèce en vallée d'Aspe, dans les bois d'Urdo avec collecte de deux oiseaux le 10 février (mâle et femelle) et d'un mâle le 7 juin 1851 (LOCHE, 1852). En bon naturaliste informé, il attribua les oiseaux à l'espèce *Picus leuconotus*, reconnaissant le caractère exceptionnel de sa découverte. Les dates de prélèvement lui font supposer que l'espèce se reproduit en ces lieux : « *J'avais, dans ce même genre [Picus] fait une capture beaucoup plus importante, le Picus leuconotus, qui jusqu'ici n'a guère été signalé que dans le nord de l'Europe. Non seulement, cette rare et belle espèce existe en France, dans nos Pyrénées, mais elle y niche et s'y reproduit, ainsi que j'ai été à même de m'en convaincre...* » (**Planche 15 bis**).

Ce même 10 février, il blessa une femelle. Dans sa correspondance avec L. OLPHE-GAILLARD du 4 février 1852, il signale avoir tué « plusieurs couples » sans donner plus de précisions sur le nombre et la (les) localité(s) de capture, toutes situées en Béarn cependant (A. BERNARD, Muséum de Gap, *in litt.*).

Nos recherches dans les collections du MHN Metz (collection « MALHERBE » ; PAUTROT, 2009) pour retrouver trace de ces spécimens collectés par V. LOCHE n'ont rien donné. Il en a été de même pour le Muséum de Milan qui possède une partie des spécimens de la collection « LOCHE », rachetés, à sa mort, par le Comte TURATI (G. CHIOZZI, *in litt.*). De façon totalement inattendue, tout récemment et dans le cadre d'une enquête auprès des Muséums français, nous avons retrouvé trace de deux de ces spécimens (mâle et femelle) au MHN de Grenoble où V. LOCHE vendit une partie de ses collections en 1853 avant de partir en Algérie pour diriger la partie ornithologique d'une exploration scientifique. Ce sont ses liens avec Hippolyte BOUTEILLE, conservateur de cet établissement à l'époque, qui ont fait que ces précieux spécimens se soient retrouvés si loin des Pyrénées (GRANGÉ, 2020 ; Ph. CANDEGABE, MHN Grenoble *in litt.*).

LACROIX (1872) obtint un spécimen mâle, collecté le 20 mars 1853 près de Bagnères-de-Bigorre (Hautes-Pyrénées) auprès du pharmacien de cette localité, conservé au Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse (avec comme date de collecte le 27 avril 1858 selon les mentions de l'étiquette accompagnant le spécimen) (**Planche 16 bis**). Une seconde étiquette est présente, écrite de la main de BESAUCELE au début du XX^e siècle (ce dernier ayant racheté la collection d'A. LACROIX) et très intéressante de par son libellé puisqu'il nomme l'oiseau *Dendrocopus leuconotus pyrenaicus*, le distinguant des *lilfordi* balkaniques. LACROIX signale aussi trois captures en Haute-Garonne : Saint-Béat, Pibrac en février 1861 et Tournefeuille en décembre 1863, bien étrange pour ces deux dernières localités de plaine²³.

DUBALEN (1872) reprend les dires de LOCHE en citant Urdo (qu'il situe à tort dans les Hautes-Pyrénées !), mais y ajoute « Yraty » comme localité de présence de l'espèce, sans en dire plus : nous n'avons pu retrouver l'origine de cette donnée dans la littérature antérieure²⁴.

Le chasseur-naturaliste Henry MIÉGEMARQUE indique, dans sa correspondance inédite avec Léon HIRIART, en 1901 : « *Mon chasseur ossalois m'a envoyé dernièrement un pic leuconote que je n'ai pu monter étant trop abîmé. Je lui ai particulièrement recommandé cette espèce.* ». Ce chasseur se nommait Honoré CAMBORDE et résidait à Castet (S. DUCHATEAU, comm. pers. ; DUCHATEAU *et al.*, 2008). Il s'agit de la première donnée de l'espèce pour la vallée d'Ossau.

Après un vide de 40 ans, V. DANIS « redécouvre » l'espèce dans le bois de Guillers le 7 août 1936 (à tort l'auteur situe cette forêt en vallée d'Aspe, en fait elle se trouve en vallée de Barétous) avec un spécimen mâle en mue prélevé ; cet auteur rattache l'oiseau au taxon *lilfordi* : « *Il en possède le caractère essentiel, c'est-à-dire le dos blanc barré largement de noir et les caractères annexes qui vont de pair avec lui et correspondent à une pigmentation plus intense, en l'occurrence : la poitrine et les flancs marqués de flammes noires plus larges que dans la forme boréale et les ailes présentant des marques blanches moins étendues.* » Ce spécimen se trouve actuellement au MNHN de Paris (J.-F. VOISIN, et A. PRÉVIATO, *in litt.*) (**Planche 16 bis**).

23 Au vu des dates hivernales, se pourrait-il qu'il s'agisse du taxon *leucotos*, sujet à des invasions bien plus fréquentes à cette époque ?

24 Il se peut que le spécimen collecté par DELAHAYE (voir *supra*) l'ait été dans ce massif, ce dont DUBALEN aurait été informé. Par contre, il situe mal cette forêt, la disant proche de la Bidassoa !! De plus, l'orthographe adopté est étrange avec deux Y. DARRACQ, dans son Catalogue de 1836, ne cite pas l'espèce alors qu'il parle à plusieurs reprises de la forêt d'Irati, la situant précisément.

Il faut remarquer que ces observations-collectes ont été réalisées bien avant la description du taxon *lilfordi*, qui n'interviendra qu'en 1871, soit une vingtaine d'années plus tard : un manque de documentation livresque et muséographique explique que ces naturalistes ne purent se rendre compte des particularités des spécimens récoltés, rapportés au type décrit en 1802.



Planche 17.– Spécimens
Pic à dos blanc.

17 a, b: *D. l. yamashinae*, holotype, vues ventrale et dorsale; taxon décrit par S. BERGMAN en 1931 du Sud des îles Kouriles (Kunashiri) dont il n'est quasiment jamais fait mention dans la littérature spécialisée (seul K. Voous le signale sans plus). La population peuplant ces îles est rattachée à *subcirris* par les auteurs récents. Noter la longueur de près de 30 cm de cet individu (MHN Stockholm) (photo U. JOHANSSON).

Un exemplaire mâle indiqué provenir des Hautes-Pyrénées (?) et acheté à la collection DARNIS en 1936 se trouve au Muséum de Bayonne mais il s'agit de la sous-espèce nominale *leucotos* à dos blanc (plutôt de type *uralensis* de l'Est des Monts Oural) ! (DUCHATEAU, 2006 ; J.-L. GRANGÉ, A. NERRIÈRE, inédit) ; selon les registres du Muséum, cet exemplaire a été acquis par DARNIS via un échange datant de 1911 avec comme mention « *indiqué comme provenant des Hautes-Pyrénées* » par le cédant (E. GUIHO, MHN Bayonne, com. pers.). En toute hypothèse, la provenance mentionnée pour cet exemplaire est erronée. Là encore, manquent les mentions « collecteur » et « date », tout comme pour les spécimens du Muséum de Bruxelles.

De nouvelles localités de présence de l'espèce sont découvertes en 1956 (HAINARD & BURNIER, 1958) et 1959 (ERN, 1959), en vallée d'Aspe, autour du Cirque de Lescun. La première preuve réelle de reproduction circonscrite pour les Pyrénées est apportée par BROSSE & JACQUEMARD-BROSSE (1958, 1964) en forêt d'Iraty avec observation et description de juvéniles volants en juin 1963 qu'un premier séjour en 1958 leur avait déjà fait soupçonner. Ils décrivent pour la première fois, de façon exacte, le plumage des jeunes *lilfordi* avant la première mue (voir *infra*, Chap. III, 4).

Après deux observations ponctuelles les 13 avril 1962 en vallée d'Ossau et 27 décembre de la même année à Larrau-Sainte-Engrâce, J.-M. THIOLLAY effectue un séjour dans les Pyrénées-Atlantiques du 1^{er} au 15 avril 1963; cela lui permet de mettre en évidence une répartition uniforme dans ce département : Iraty, Larrau-Sainte Engrâce, Issaux, Lourdios, Arette, Ossau (THIOLLAY, 1963). À cette même époque (septembre 1962), J.-C. ALBERNY recueille, des mains d'un chasseur, en vallée du Sussouéou (Ossau) un individu venant d'être tiré dans la forêt d'Herrana et pris pour un geai *Garrulus glandarius* par ledit chasseur (J.-C. ALBERNY, comm. pers.) ; cet individu mâle se trouve au MNHN de Paris (J.-C. VOISIN, A. PRÉVIATO *in litt.*) (**Planche 16bis**).

Au printemps 1986, H. HEINZEL et E. MÉNONI (*in* BOUSQUET & JOACHIM, 1987) redécouvrent l'espèce en Haute-Garonne près de Saint-Béat, plus d'un siècle après les seules données existantes. En 2009, le Pic de Lilford est contacté pour la première fois rive droite de la Garonne (E. MÉNONI, *in litt.*). La limite est de distribution se trouve en ce lieu car « *l'absence de l'espèce en Ariège voisine semble bien réelle et [sa] prospection n'a pas été complètement négligée* » comme me l'a précisé J.-F. BOUSQUET (*in litt.*) ; la moindre hygrophylie de ces hêtraies jouant certainement un grand rôle.

Pour notre part, nous découvrons un premier nid en mai 1988 à 1700 mètres d'altitude (côte la plus élevée à ce jour) sur un versant Nord de hêtraie-sapinière encore hantée par l'Ours brun *Ursus arctos* et peuplée de Grand Tétrás *Tetrao urogallus* (J.-L. GRANGÉ, B. BOUGEARD, O. TOSTAIN), début de notre étude de l'espèce.

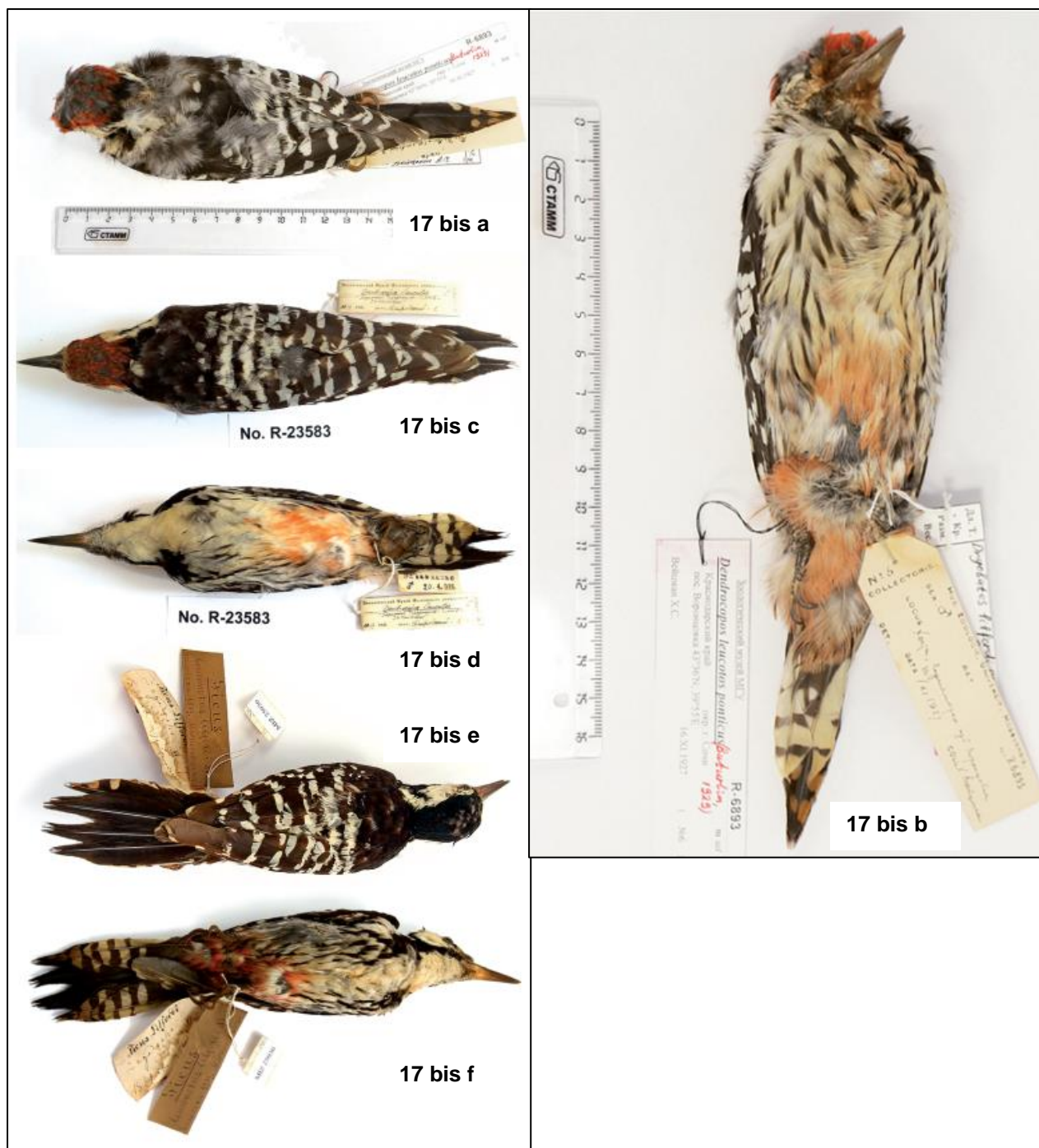


Planche 17 bis.– Spécimens Pic de Lilford, Caucase.

17 bis a: *D. l. ponticus*, holotype, vue dorsale; ce spécimen a été collecté en 1927 au Sud de Sochi (Caucase russe) et décrit comme nouveau taxon par BUTURLIN en 1929. DÉMENTIEV (1934) rejette la validité de ce taxon et le rattache à *lilfordi* comme tous les autres spécimens du Caucase, dans l'attente de plus amples études. Spécimen conservé au MHN M.V. LOMONOSOV de Moscou (photo P. TOMKOVICH).

17 bis b: *D. l. ponticus*, holotype, vue ventrale; ce spécimen a été collecté en 1927 au Sud de Sochi (Caucase russe) et décrit comme nouveau taxon par BUTURLIN en 1929 en ces termes: « *Differ from typical Balkan race in having apical halves of two outer pairs of tail feathers with white bars broader than black ones or at least, not narrower* ». (in DÉMENTIEV, 1934). Cet individu présente des spots apicaux beiges aux rectrices centrales, pattern rarissime chez *lilfordi*. De plus, il semble exister une certaine confusion entre divers spécimens et leurs dates de collecte (BORISSENKO *et al.*, 2001). Spécimen conservé au MHN, M.V. LOMONOSOV de Moscou (photo P. TOMKOVICH).

17 bis c, d: *D. l. lilfordi*, vues dorsale et ventrale: ce spécimen a été collecté en Azerbaïdjan en avril 1916, pays où il est très rare. Noter la teinte beige des parties inférieures et le dos noir rayés de nombreuses et fines stries blanches. Spécimen conservé au MHN M.V. LOMONOSOV de Moscou (photo P. TOMKOVICH).

17 bis e, f: *D. l. lilfordi* collecté en juin 1887 à Lagodekhi, extrême est de la Géorgie, près de la frontière avec l'Azerbaïdjan par L. MLOKOSIEWICZ et conservé au MHN de Varsovie (photo D. MIERZWA-SZYMKOWIAK). il s'agit de l'un des premiers individus collectés dans ces montagnes, après celui capturé par G. RADDE en 1880. Ce spécimen présente les mêmes caractéristiques que ceux des planches 17 et 17 bis.

La visite des Muséum d'histoire naturelle du grand Sud-Ouest n'a pas permis de trouver d'autres exemplaires naturalisés de Pic de Lilford que celui présent au MHN de Toulouse (DUCHATEAU, 2006), les Muséum de Bayonne (voir *supra*) et de Bordeaux possédant des exemplaires de *leucotos* (type *uralensis*), un couple prélevé en 1853 et provenant de Russie pour ce dernier Muséum (M. LANDREAU, MHN Bordeaux, com. pers.).

La dénomination ancienne de l'espèce en langue française a d'abord été « Pic leuconote » (GÉROUDET, HAINARD et autres) puis « Pic à dos blanc » est entré dans les mœurs, la signification de ces termes étant identique. Nous avons proposé l'appellation « Pic de Lilford » pour le seul taxon existant en France à l'heure actuelle (GRANGÉ & VUILLEUMIER, 2009), employé pour la première fois en France par TROUËSSARD (1867). Cette désignation a été adoptée par plusieurs pays anglo-saxons depuis longtemps (plus court que « Pic à dos blanc pyrénéen » et moins restrictif, ce taxon habitant les principaux massifs montagneux d'Europe du sud). En béarnais-occitan, on peut les nommer « *Pic de rea blanca* » pour le Pic à dos blanc *D. leucotos* et Pic de Lilford pour *D. lilfordi* (P. SALLES, *in litt.*).

Pyrénées espagnoles

Il existe une donnée ancienne de l'espèce puisque VAYREDA (1883) dans son ouvrage « *Fauna ornitologica de la provincia de Gerona* » écrit : « *Esta rara especie habita los altos pirineos y llega alguna vez de paso accidental en nuestra provincia* ». Cependant, il s'avère que cet auteur a repris les dires de COMPANYYO, auteur peu fiable, dans son ouvrage de 1863 *Histoire naturelle du département des Pyrénées-Orientales* (A. REIG FERRER, *in litt.*).

Hors de cette donnée et de façon surprenante, lorsque l'on connaît le nombre de naturalistes étrangers ayant visité ce pays au XIX^e siècle, l'espèce n'y est découverte que le 15 juillet 1961 à Ordesa (rive droite du rio Arazas ; ARAGUËS, 1969) d'où elle a disparu depuis lors ! Cet auteur signale également une donnée probable du 19 juillet 1960 en forêt de Oza, à quelques kilomètres de la population de Haute vallée d'Aspe, versant français (au vu de la date, il peut s'agir d'erratisme-dispersion juvénile). La troisième observation est due à BERNIS & IRIBARREN (1968) en provenance d'Iraty (versant espagnol) le 2 septembre 1967. IRIBARREN (1973) puis PURROY (1972) publient de nouvelles localités de présence de l'espèce dont une observation dans les bois de Labati en Aragon où l'espèce était déjà rare (PEDROCCHI-RENAULT, 1987) ; PURROY (1972) fait le point des connaissances sur la distribution transfrontalière et apporte des données biométriques et d'écologie automnale (consommation de noisettes par exemple) : son travail constitue un jalon important tissant un lien entre les écrits antérieurs, à base d'observations ponctuelles, et ceux à venir, qui approfondiront les aspects biologiques et trophiques. Lors de ces études, il préleva deux spécimens (mâle et femelle) les 1^{er} et 2 octobre 1970 en forêt d'Iraty ; ils se trouvent dans les collections de l'Institut José de Acosta de Zoologie à Madrid, depuis rattaché au MHN de cette ville (GRANGÉ, 2020 ; **Planche 16ter**).

SENOSIAIN (1977), après de premières observations en 1972, fut le premier à attester de la reproduction du Pic de Lilford en Espagne, en 1975, toujours à Iraty ; dans cette publication, il analyse la phénologie de reproduction, le biotope habité et indique de nouvelles localités. Il a fallu attendre 1992 pour que l'espèce soit contactée à Bertiz où le premier nid a été découvert en 2019 (M. ELOSEGUI, *vide* S. DUCHATEAU) et, plus récemment, à Belate, sites à l'Ouest Sud-Ouest de Quinto Real (SENOSIAIN, 1977 ; FERNANDEZ *et al.*, 1994 ; FERNANDEZ & ESCOBAL, 1997 ; CAMPION *et al.*, 2010 ; CARCAMO BRAVO, 2016 ; CAMPION *et al.*, 2022). En Sierra de Aralar, l'espèce a fait l'objet de quelques observations d'individus isolés en 1978, 1995, 2010 et en mai 2017, possible prélude à une installation pérenne (S. CARCAMO, com. pers.). Cette progression vers l'ouest semble réelle : les quelques individus capturés dans ces zones étaient des oiseaux de 2 ans d'âge, indiquant une recherche de territoires vacants (VILLANUA *et al.*, 2023).

À l'heure actuelle, un unique couple est connu d'Aragon, en vallée d'Anso (Parque Natural de los Valles Occidentales), la Navarre hébergeant la quasi totalité de la population de l'espèce. Depuis, les travaux ont surtout porté sur la description fine des éléments de biotope fréquentés par l'espèce.

Le nom de l'espèce aragonais est *Picatroncos faxato* (VIDALLER TRICAS, 1994), « qui est marqué de bandes, rayé » du latin *fascia* « bande ». En Navarre, il est appelé *Okil gibelnabarra* (SENOSIAIN, 1985), Okil désignant les pics de façon générique et gibelnabarra pouvant être traduit par « avec le dos tacheté, sombre » (S. CARCAMO, *in litt.*).

Balkans

Le lieu de baptême « officiel » du Pic de Lilford se situe dans cette région puisque SHARPE & DRESSER (1871) y décrivent ce taxon dans une publication de 1871, sous le nom de *Picus Lilfordi, n. sp.*, sur la base d'un mâle adulte collecté par Lord LILFORD le 5 mars 1857 en Epire (H. VAN GROUW, comm. pers. ; BEOLENS & WATKINS, 2003 ; **Planche 16**). Lord LILFORD (1860) précise : « *I killed two specimens of this bird in the woods about Butrinto in the winter. It is not uncommon, but very wary, and difficult to shot. Its note and general habits very much resemble those of Picus major.* » Dans une lettre à BREE (1875), il ajoute : « *I meet with this species in the high woods in the Valley of Vrana, near Butrinto, in Epirus, in the winter of 1857* ». Ce spécimen se trouve au Natural History Muséum (Tring ; H. VAN GROUW, comm. pers.). Neuf autres spécimens, fournis par T. ROBSON (un oiseau capturé le 8 janvier 1871 en Turquie) et par le docteur KRÜPER (8 oiseaux provenant de Macédoine et collectés entre août et décembre 1869), ont aidé à cette description (DRESSER, 1871-81).

TICEHURST & WHISTLER (1932) signalent la collecte de nouveaux spécimens dans des localités proches (Trojan et Prédélec) par FÜHRER en 1900 et donnent les premières indications biologiques sur ce taxon (période de reproduction, alimentation, densité). La première mention de l'espèce en Bulgarie date de 1889 (SPIRIDINOV & GEORGIEV, 2007 ; SPIRIDINOV *et al.*, 2011). Le Muséum de Toulouse possède un spécimen mâle provenant de Bosnie et collecté le 19 mai 1888. Une femelle collectée le 6 mars 1896 en Bosnie, se trouve au Muséum de Moscou (DÉMENTIEV, 1934). Un spécimen entré dans les collections du British Muséum en 1855, en provenance de la Zoological Society of London, a été collecté quelque part « en Europe » sans autres précisions et libellé comme « *Picus leuconotus* BESCHT. 1802 » ; il a de fortes

chances de provenir des Balkans dans la mesure où tous les autres spécimens de *lilfordi* de ce Muséum ont été collectés dans cette région (H. VAN GROUW, *com. pers.*).

Cela constituerait la première mention de l'espèce pour cette région. La première reproduction avérée dans cette région est rapportée de Bosnie en 1890 (*in* GASIC, 2007). Certains auteurs nomment ce taxon « *Pic des Balkans* » en faisant une espèce à part entière (MATVEJEV, 1976 ; PÉRUSEK, 1991). DRESSER, en 1875, le nomme *Grecian Woodpecker*. La zone de parapatricité *lilfordi/leucotos* du nord des Balkans mériterait une étude minutieuse, les publications récentes étant quasi inexistantes à ce sujet (voir cartes dans MATVEYEV, 1976 et HAFFER, 1989).

Caucase (Planche 17bis)

La première mention du Pic de Lilford pour cette région date du 5 août 1880, où G. RADDE captura un oiseau près de Tbilissi-Géorgie (RADDE, 1884 ; DÉMENTIEV, 1934). Un spécimen collecté par L. MŁOKOSIEWICZ, le découvreur du Tétraz du Caucase *Tetrao młokosiewiczzi*, en 1887 est conservé au Muséum de Varsovie (D. MIERZWA-SZYMKOWIAK, *in litt.*) ; deux autres individus femelles furent collectés à cette date par ce même naturaliste (TACZANOWSKI, 1887). Deux exemplaires furent tués le 24 février 1903 en Transcaucasie occidentale (sans plus de précisions) par A. KOBYLIN ; ils furent rattachés à *lilfordi* par BUTURLIN en 1906 (BUTURLIN, 1906 ; DÉMENTIEV, 1934). Puis, l'espèce fut signalée de Sotchi (Russie) et d'autres localités de l'ex-Union Soviétique. BUTURLIN, en 1929, proposa de rattacher ces individus caucasiens à une nouvelle sous-espèce *Dryobates leucotos ponticus*, sur la base de deux spécimens collectés en 1927 près de Sotchi par VEISTMAN (DEMENTIEFF, 1934 ; BUTURLIN, 1929 ; BORISSENKO *et al.*, 2001) (Planche 17bis). Ce taxon est rejeté et intégré à *lilfordi*, suivant l'avis de DÉMENTIEV (1934) avec raison, *ponticus* ayant été décrit sur la base du pattern des retrices externes, critère très variable chez *lilfordi* de façon générale (GRANGÉ, *obs. pers.*)²⁵.

Le même sort a été réservé à *caucasicus* proposé par TSCHCHIWISCHWILI en 1928 (VOOUS, 1947). Cependant, au vu de son isolement et de son apparente variabilité, cette population mériterait une étude approfondie de ses spécificités de plumage, de biométrie et des analyses génétiques appropriées. La capture d'un jeune mâle en premier plumage dans ce pays par M. MŁOKOSIEWICZ près de Lagodechi (est de la Géorgie) rapportée par TACZANOWSKI en 1887 permet de faire remonter la date connue de sa première reproduction aux années 1880 puis, B. DOMBROWSKI, en 1909, trouva une population importante près de Batoum, sur les côtes de la Mer Noire et y captura 13 exemplaires !

Une preuve de la connaissance lacunaire et tardive de cette population est donnée par T. LORENZ qui ne mentionne pas l'espèce dans son livre sur l'ornithologie du Caucase (1887) et par A.K. SATUNIN dans son « *Guide to the birds of the Caucasus* » publié en 1907. L'avifaune forestière du Caucase, en particulier les espèces spécialistes et sédentaires, montrent des caractéristiques génétiques particulières et il ne semble pas y avoir de concordance entre l'époque de divergence des populations de cette montagne et leur espèce sœurs européennes (HUNG *et al.*, 2017), ce qui inciterait à étudier la population de Pic de Lilford de ce massif de façon approfondie.

DISTRIBUTION, EFFECTIFS, DENSITÉ

BERNONI (1984) fut le premier à donner une estimation des effectifs totaux du Pic de Lilford (hors Géorgie et Caucase russe) qu'il évalue dans une fourchette allant de **5470** à **8685** couples. En 2004, Birdlife International publia le nombre de couples du Pic à dos blanc *lato sensu*, *lilfordi* atteignant **3708-8775** couples (hors Turquie, Géorgie et Caucase russe) chiffre surévalué.

Notre estimation, prenant en compte tous les pays hébergeant l'espèce (GRANGÉ, 2013) et basée sur des contacts directs dans chaque pays (hors Caucase russe) puis révisée suite à des travaux postérieurs, est de **6 800-11 934** couples (TAB. V). La nouvelle estimation de Birdlife International de 2015 va de 4630 à 9250 couples (toujours hors Turquie, Géorgie et Caucase), la fourchette haute nous semblant toujours surévaluée.

L'Atlas Européen (EBBA 2), couvrant l'entièreté de l'aire de répartition de *lilfordi*, montre que l'espèce y a été contactée sur 118 carrés de 50 x 50 km en période de reproduction (nicheur certain à possible), sans évaluation réelle d'effectif (LANZ *et al.*, 2020).

La population pyrénéenne est concentrée dans les Pyrénées centrales et occidentales avec trois noyaux contigus :

– Noyau occidental de l'Ouest des Hautes-Pyrénées (vallée de Lourdes-Argelès-Gazost) à la vallée des Aldudes, versant français et de la vallée d'Anso au massif de Quinto Real en Espagne (GRANGÉ, 2015b ; CAMPION & SENOSIAIN, 2003 ; CARCAMO-BRAVO, 2016). Deux isolats, plus ou moins connectés au noyau principal, se trouvent dans le Señorío de Bertiz (4-5 couples en 2017, M. ELOSEGUI, *com. pers.*) et à Belate (20-24 couples en 2015, CARCAMO, 2016 ; CAMPION *et al.*, 2022 ; VILLANUA *et al.*, 2023).

Dans les années 1960-70, versant espagnol, l'espèce atteignait, à l'Est Ordesa et Araguès del Puerto (FERNANDEZ *et al.*, 1994 ; FERNANDEZ & ESCOBAL, 1997).

Les cotes altitudinales les plus élevées dans les Pyrénées occidentales sont de près de 2 000 m dans la Réserve du Néouvielle (C. BERGÈS, *com. pers.*) et 1 920m en vallée d'Aspe (fin août 2021, S. HOMMEAU *com. pers.*) dans des pinèdes à crochet, concernant certainement des individus en dispersion (présences ponctuelles).

Il faut souligner que l'observation d'Ordesa se situe à environ 30-32 km d'un noyau de présence actuel en vallée d'Aure (Hautes-Pyrénées) et celles d'Araguès del Puerto à 10-12 km du col de Somport (vallée d'Aspe) et du noyau d'Anso-Roncal. Cela n'exclut pas un erratisme ponctuel, mais une rétraction vers l'ouest de son aire de répartition peut

²⁵ BUTURLIN (1929) précise : « *Dryobates lilfordi ponticus* subsp. nov. diffère de la race-type des Balkans en ayant la moitié inférieure des deux paires de retrices externes avec des bandes blanches plus larges que les noires ou, au moins, pas plus étroites. »

également être envisagée pour la population aragonaise. Cette population, située dans la province de Huesca, est en voie de disparition suite à une exploitation forestière inadéquate (CAMPION & SENOSIAIN, 2003).

- Noyau central formé par les îlots relictuels des Hautes-Pyrénées (Baronnies, vallée d'Aure notamment), reliquat d'un peuplement plus continu au XIX^e siècle.
- Noyau oriental situé en Haute-Garonne, dans le Luchonnais (surtout vallées de la Pique et du Lys) avec des observations à l'Est de la Garonne. Récemment, l'espèce a été contactée plus au nord dans ce même secteur où elle semble bien présente (GOPA, inédit). Sa présence en Barousse et à l'ouest du département de l'Ariège serait à rechercher.

L'estimation du nombre de couples pour cette population est de 400-514 couples (GRANGÉ, 2015b; CARCAMO, 2016).

TABLEAU V.- Effectifs de *Dendrocopos leucotos lilfordi*.

Pays	Nombre couples	Évolution	Source
France	310-400	Stable	GRANGÉ, 2015b
Espagne	90-114	Stable	CARCAMO-BLANCO, 2016
Italie	250-350	Diminution	PERONACE <i>et al.</i> , 2012
Grèce	200-500	Stable	A.SAKOULIS (<i>in litt.</i>) 2002
Albanie	200-500	Diminution	B.TAULANT (<i>in litt.</i>) 2002
Turquie	500-900*	Diminution	J. & A. TAVAREZ, K.A. BOYLA (<i>in litt.</i>) 2010
Croatie	1300-1800	Stable	D. ČIKOVIĆ (<i>in litt.</i>) 2010
Serbie-Kosovo ⁽¹⁾	650-1000	Stable	M. RAJKOVIĆ 2011, ŠČIBAN <i>et al.</i> , 2015, RAJKOVIĆ <i>et al.</i> , 2018
Monténégro	650-1 000	Stable	PUZOVIĆ <i>et al.</i> (<i>Ciconia</i>) ; D. SAVELJIĆ (<i>in litt.</i>) 2015,
Slovénie	100-150	Rare	K. DENAC <i>et al.</i> , 2015, 2019
Bosnie	300-500**	Rare	B. GAŠIĆ (<i>in litt.</i>) 2010, D. KOSTROSAN <i>in litt.</i> , (2021
Macédoine ⁽²⁾	200-400	Stable ?	BERNONI, 1984
Bulgarie ⁽²⁾	800-1200	Diminution	SPIRIDINOV <i>et al.</i> , <i>Red data book of Bulgaria</i> 2015 ; G. GERDHIKOV, <i>in litt.</i>
Roumanie	< 100	Rare	A. SANDOR (<i>in litt.</i>) 2005
Georgie	400-800***	Inconnue	G. RAJEBASHVILI (<i>in litt.</i>) 2011
Azerbaïdjan	0-10	Rare	E. SULTANOV (<i>in litt.</i>) 2010
Arménie	0-10	Accidentel	www.armeniabirding.info (National Bird List)
Russie (Caucase)	400-800***	Inconnue	
TOTAL	6 450-10 534		

(1) Total incluant *lilfordi* et *leucotos* (ce dernier présent uniquement dans l'Est du pays)

(2) Classé comme vulnérable sur la Liste rouge de ce pays.

* Estimation grossière, selon les auteurs.

** B. GAŠIĆ me précise que du point de vue faunistique « *In this way B&H is the worst explored country in region* ».

*** Estimation proposée par l'auteur. Aucune estimation disponible pour l'espèce dans ces pays.

La population italienne couvre le Parc National des Abruzzes (représentant 70 % de l'effectif), les monts Ernici-Simbruini, le mont della Majella, le promontoire del Gargano; très peu de données ces dernières années sur ce secteur où l'espèce y est dite rare avec 1-2 couples dans les années 80, voire disparue avec cependant une observation en mai 2001 (LAPINI et TELLINI, 1993-94 ; RUGGIERI & FESTARI, 2005 ; BRICHETTI & FRACASSO, 2007 ; BOANO *et al.*, 2019), tous lieux situés en Italie centrale (BERNONI, 1994). La grandeur de la population est estimée à 250-300 couples (PERONACE *et al.*, 2012). Sa répartition jusqu'au milieu du XIX^e siècle s'étendait au nord des Apennins (Piémont, Ligurie, Toscane), d'après les spécimens muséologiques (Di CARLO, 1971; BERNONI, 1994; BOANO *et al.*, 2017 ; 2019 ; G. BOANO, *in litt.*). Une observation « furtive de l'espèce (*leucotos* ?) est rapportée du Val d'Aoste le 31 mai 1982 à 1 800 m d'altitude près du col de San Carlo, insuffisamment argumentée pour être retenue selon BOANO & MINGOZZI (1985).

La population des Balkans est actuellement présente dans les pays suivants : **Slovénie** (rare et localisé au Sud du pays - Sud des Alpes dinariques - avec une première reproduction confirmée en 1989; quelques rares observations de *leucotos* plus au Nord - 3 exemplaires datant de la fin du XIX^e siècle, collectés à l'Ouest du pays, se trouvent au MHN de Ljubljana et uniquement 2 observations depuis les années 80 dans les Alpes juliennes ; J. GRÉGORI *in litt.* ; PERUSEK, 1991 ; 2006 ; VRESEC *et al.*, 2014 ; DENAC & MIHELIĆ, 2019 ; A. VRESEC, *in litt.*), **Croatie** (avec, comme nouvelle estimation de la population 1300-1800 couples, D. ČIKOVIĆ *in litt.* ; ČIKOVIĆ *et al.*, 2008), Bosnie (1- 10 couples ; B. GASIC *in litt.*), **Serbie-Montenegro** (Alpes dinariques), **Macédoine** (classé comme vulnérable sur la Liste rouge du pays - *Biodiversity assessment for Macedonia*. aucune estimation récente de population disponible), **Albanie** (200-500 couples, T. BINO *in litt.*), **Grèce** (200-500 couples ; A. SAKOULIS *in litt.*), **Bulgarie** (présent le long de la côte sud-occidentale de la Mer Noire - est du pays-, dans les Rhodopes et la chaîne du Grand Balkan, 800-1200 couples ; SPIRIDINOV & GEORGIEV, 2007 ; SPIRIDINOV *et al.*, 2011 ; GERDJHIKOV *et al.*, 2021), **Roumanie** (moins de 100 couples, au Sud-Est du pays uniquement-Dobroudja, Judet de Tulcea, entre Babadag et Măcin -, *leucotos* présent au nord; quelques spécimens, *leucotos* typiques, ont été collectés près de Bucarets-Judet d'Ifov-, DOMBROWSKI, 1912; PAPADOPOL, 1973; A. SANDOR & T. MUNTEANU *in litt.*) et **Turquie** (hors Caucase : Marmara, Monts Taurus, région du Pont, le long de la bordure méridionale de la Mer Noire, en faible effectif ; 500-900 couples dans le pays, estimation grossière, l'espèce y étant classée « vulnérable » ; J. et A. TAVAREZ, K.A. BOYLA, *in litt.* ; KIRWAN *et al.*, 2008).

Certains auteurs nomment ce taxon « *Pic des Balkans* » en faisant une espèce à part entière (MATVEJEV, 1976 ; PÉRUSEK, 1991). DRESSER, en 1875, le nomme *Grecian Woodpecker*. Concernant la Serbie, M. RAKOVIĆ (*in litt.*) précise : « *In Serbia, they hybridise with northern population - of leucotos- Hybrids are found only in one mountain in Serbia and possibly, can be on more places.* »

D'autres sources affirment que ces deux populations sont plus ou moins isolées par l'altitude. Ces *leucotos* viennent de Roumanie où une population consistante de ce taxon existe. M. JANKOVIĆ (*in litt.*) indique : « *De façon générale, l'espèce est présente dans quasiment toutes des hêtraies non exploitées et apparaît dans les hêtraies-charmaies à plus faible altitude le long du Danube (MATVEJEV considérait cette population comme appartenant à D. l. carpaticus, à mon avis, il s'agit de D. l. leucotos). À l'est du pays, la seule sous-espèce présente est D. l. leucotos, présente seulement dans les hêtraies non exploitées à plus haute altitude et ce, jusqu'à Suva Mountain (Suva planina) où D. l. lilfordi commence à apparaître, devenant dominant plus au sud du pays, le long de la frontière avec la Bulgarie et la Macédoine. Cette zone de contact est bien présente en Serbie centrale et probablement au Kosovo (pour lequel je n'ai observé qu'un D. l. lilfordi et ne puis en dire plus). Dans le sud-ouest du pays, lilfordi est seul présent dans les hêtraies pures ou mixtes, généralement au-dessus de 1000m d'altitude.* » Il s'agit de la seule zone où l'on trouve actuellement les deux taxons côte à côte.

Pour ce qui est de la Bulgarie, il existe une population isolée dans le secteur Sud-Est du pays (Strandzha, à 200 km des plus proches noyaux) à une altitude plus faible mais dans des boisements feuillus avec 20 % de hêtres, le reste en majorité du chêne : cette faible altitude de reproduction est expliquée par un renversement d'étage, le hêtre se trouvant à plus faible altitude que le chêne dans ces forêts (G. GERDJHIKOV *in litt.*). Selon cet auteur, le biotope occupé par l'espèce y est semblable à celui décrit ailleurs.

En Roumanie, la population de *leucotos* est éloignée de plus de 120 km de celle de *lilfordi*, très réduite. En Slovénie, quelques observations de *leucotos*, en provenance d'Autriche sont effectuées au nord du pays, très loin de *lilfordi*, confiné au sud de ce pays sans nouvelles observations ces dernières années (DENAC & MIHELIĆ, 2019). Il existait une ancienne zone de contact en Croatie qui semble avoir disparu avec des *leucotos* provenant de Hongrie de façon très probable (MATVEJEV & VASIĆ, 1977) : ainsi, un spécimen de *D. l. leucotos* est conservé au Muséum d'Histoire Naturelle de Zagreb, collecté en février 1900 près de cette ville (I. GRBAC, *in litt.*). La zone de parapatrie *lilfordi/leucotos* du nord des Balkans mériterait une étude minutieuse, les publications récentes étant inexistantes à ce sujet (voir cartes dans MATVEJEV, 1976 et HAFER, 1989).

La population du Caucase: seules, la Géorgie (aucune estimation disponible) et la Turquie semblent y avoir une population significative, dépassant quelque peu en Russie, le long de la rive orientale de la mer Noire (extrême nord-ouest de la Géorgie, dans le Kraï de Krasnodar en particulier). D'après DÉMENTIEV (1934), « *l'aire d'habitat de la race foncée de Dryobates leucotos forme ainsi une sorte de demi-cercle autour de la Mer Noire, couvrant les côtes occidentale, méridionale et orientale de ladite mer.* ». La limite la plus septentrionale se situerait « *sous 44° de latitude nord, dans la région du cours supérieur du fleuve Belaïa (Belaya), sur les versants septentrionaux des parties occidentales du massif principal du Caucase.* » (DÉMENTIEV, 1934), ce qui se situe dans la République d'Adyguée, en Russie. La taille réelle de cette population caucasienne est inconnue : pour l'Azerbaïdjan, E. SULTANOV (*in litt.*) me précise : « *unfortunately this species never was specially researched in Azerbaijan so we have only one mention in literature for D.l. lilfordi in north-east of country in forests of Greater Caucasus during winter vertical migration. But it can occur in Lesser and Talish mountain forests too.* ». Cependant, un spécimen mâle conservé au Muséum zoologique de Moscou et collecté en avril 1916 par P.V. SEREBROVSKY dans ce pays (P. TOMKOVICH, *in litt.* ; PATRIKIEV, 2003) ainsi qu'une observation récente de mars 2001 dans la région de Zakatal (HEINICKE & RYSLAVY, 2002) devrait inciter à des recherches ciblées pour établir le statut exact de l'espèce dans cette partie du Caucase qui constitue l'extrémité orientale de sa distribution d'autant plus que deux spécimens femelles et un jeune mâle ont été collectés en 1887 à l'extrême Est de la Géorgie (région de Lagodekhi) par L. MŁOKOSIEWICZ (TACZANOWSKI, 1887 ; D. MIERZWA-SZYMKOWIAK, *in litt.*).

En Arménie, l'espèce est classée « en danger » et dite accidentelle : une seule ancienne observation semble exister, près de la frontière avec la Géorgie (ADAMIAN & KLEM, 1997).

L'Atlas européen montre la faible connaissance de la répartition de l'espèce dans ce massif avec uniquement 7 carrés 50 x 50 km dont 3 avec reproduction confirmée (LANZ *et al.*, 2020).

En examinant de plus près la répartition de l'espèce dans certains pays, il est évident que de nombreux isolats à faible effectif (200-500 couples) existent : Pyrénées, Abruzzes, Slovénie, Roumanie, mais aussi au sein de pays tels la Turquie et la Bulgarie à plus forts effectifs (3 noyaux sans contact possible du fait de leur éloignement). Le peuplement le plus continu se trouve dans les Balkans, en deux blocs : Grèce-Albanie-Bulgarie d'un côté et Croatie-Serbie-Montenegro de l'autre. Ce secteur des Balkans héberge 51 % de la population totale du Pic de Lilford.

Densités (Tableau III)

Dans les Pyrénées, la densité de l'espèce varie selon la qualité de l'habitat et la situation géographique de la population étudiée (GRANGÉ, 2001) : au centre de sa distribution, des densités moyennes significatives sont atteintes comme en forêt d'Iraty, 0,75 cpl./100 ha versant navarrais (CAMPION, 1998) et 0,77-0,91 cpl./100 ha versant français (AURIA, 2015), en vallée d'Aspe avec 0,86 cpl./100 ha (AURIA, 2019), 0,42 à 0,73 cpl./100 ha en vallée d'Ossau (ROCHET, 2008), en vallée de Barétous avec 1,2 cpl./100 ha sur une surface de 2000-2100 ha (GRANGÉ, inédit) avec jusqu'à 3 couples séparés par 1,3 km à vol d'oiseau et 5 par 3,6 km sur ce même massif forestier (GRANGÉ, inédit). Lorsqu'on se déplace vers les limites de répartition, la densité diminue régulièrement : 0,34-0,38 cpl./100 ha en Quinto Real (FERNANDEZ & AZKONA, 1996 ; GARMENDIA *et al.*, 2006), 0,11-0,13 cpl./100 ha à Belate, extrême ouest de la distribution (CARCAMO BRAVO, 2016).

Dans les Abruzzes, BERNONI (1994) cite des densités allant de 0,3 cpl./100 ha pour des boisements jeunes à 2,5 cpl./100 ha pour des forêts matures pour une moyenne de 0,9-1,2 cpl./100 ha. PINCHERA (1999) y trouve des densités bien moindres de 0,21 cpl./100 ha. En Bulgarie, dans les Rhodopes, les densités sont faibles avec une moyenne de 0,34 cpl./100 ha (SHURULINKOV *et al.*, 2012), plus au nord, elles sont de 0,24 cpl./100 ha (SHURULINKOV *et al.*, 2018) mais atteignent 1,2 cpl./100 ha dans les Balkans (GERDZHNIKOV *et al.*, 2021). En Slovénie, les densités varient de 0,6 cpl./100 ha à 0,9 cpl./100 ha selon la qualité des boisements étudiés (DENAC & MIHELIĆ, 2015). Pour le Caucase russe, BUTEV *et al.* (2005) donnent des densités de 2,5 à 5 individus/100 ha.

HABITAT (Planches 18 et 19)

Le Pic de Lilford occupe une niche plus étroite et spécialisée que *leucotos* dans son aire de distribution sud-européenne : étage montagnard avec présence du hêtre, forêts matures avec bois mort présent et forte hygrométrie.

Dans les Pyrénées occidentales, il est présent de 400-450m à 1750m au sein de hêtraies et hêtraies-sapinières, en versant nord et à pente moyenne à forte (GRANGÉ, 2001). Sa présence dans les Pins à crochet *Pinus uncinata* n'est que ponctuelle et temporaire. À Iraty, l'altitude moyenne est de 1220 m et la pente moyenne de 40 % pour une exposition des sites occupés majoritairement Nord et Ouest (AURIA, 2015). En haute vallée d'Ossau, la pente moyenne est de 45 % (ROCHET, 2008), atteignant 60 % en haute vallée d'Aspe (AURIA, 2019).

En Navarre espagnole, c'est dans les hêtraies en mélange qu'il est présent : Bertiz, au sein de hêtraie-chênaie (CAMPION *et al.*, 2010), Quinto Real en hêtraie quasi pure (CARCAMO BRAVO, 2006), Iraty en hêtraie et hêtraie sapinière. Plus de la moitié des localités habitées se trouvent dans des hêtraies pures pour 61 % de la population à une altitude comprise entre 800 et 1 200 m avec une déclivité de 30 à 45 % (FERNANDEZ *et al.*, 1994).

Dans les Abruzzes, le hêtre est largement prédominant dans les habitats du Pic de Lilford à l'étage montagnard à une altitude comprise entre 800 et 1800m, l'espèce étant d'autant plus fréquente que le boisement est mature avec des arbres de diamètre moyen de 70 cm et une couverture forestière de 60-75 % (DI CARLO, 1971 ; BERNONI, 1994 ; MELLETTI & PENTERIANI, 2003 ; BRICHETTI & FRACASSO, 2007 ; POTENA *et al.*, 2009).

Dans les Balkans, l'habitat du Pic de Lilford est semblable à celui occupé plus à l'ouest : en Turquie, dans la majorité des cas, il se trouve à partir de 800m dans des hêtraies, parfois dans des frênaies (Nord-Ouest du pays) et près d'Antalya, il occupe une chênaie (K.I. BOYLA, *in litt.* ; KIRWAN *et al.*, 2008). En Bulgarie, il occupe des hêtraies pures ou mixtes en altitude, âgées de 80 à 140 ans avec quantité de bois mort ou dépérissant entre 1 030 et 1 579 m d'altitude (SHURULINKOV *et al.*, 2012, 2018 ; SPIRIDONOV *et al.*, 1997 ; A. SANDOR *in litt.*). Dans ce pays, les trois paramètres expliquant sa présence sont la densité d'arbres de plus de 40 cm de diamètre, la déclivité et la forte présence de bois mort dans des forêts caducifoliées (hêtre majoritaire) ou mixtes (GERDZHNIKOV *et al.*, 2017 ; GERDZHNIKOV *et al.*, 2018). Le noyau du Sud-Est du pays habite également des boisements feuillus mais à une altitude plus faible due à la présence du hêtre à ces faibles altitudes (100 à 700m.) (G. GERDZHNIKOV, *in litt.*, GERDZHNIKOV, 2022).

En Bosnie, pays où il est rare, il se trouve en montagne, dans des hêtraies d'altitude (GAŠIĆ, 2007). En Croatie, le Pic de Lilford montre une forte préférence pour les hêtraies (ČIKOVIĆ *et al.*). En Slovénie, l'espèce habite les hêtraies pures ou mixtes à 700-1 400 m d'altitude (PERUSEK, 1991, 2006 ; VRESEC *et al.*, 2014 ; DENAC & MIHELIĆ, 2015, 2019 ; J. GREGORI, *in litt.*). En Grèce, il se trouve à l'étage montagnard dans des boisements feuillus ou mixtes, sauf dans le Sud du pays où il occupe des forêts d'*Abies cephalonica* (A. SAKOULIS, *in litt.*). Pour la Macédoine, M. VELESKI (*in litt.*) le donne dans les hêtraies pures ou mélangées au Pin sylvestre *Pinus sylvestris*.

Dans le Caucase, le Pic de Lilford est présent en Géorgie dans un habitat correspondant à de vieilles forêts de hêtres, entre 400 et 900 m d'altitude (TCHIKVISHVILI, 1941 ; G. RAJEBASHVILI, *in litt.*) ainsi que dans le Caucase russe (BUTEV *et al.*, 2005, SEKIEWICZ *et al.*, 2022) et turc (GRANGÉ, obs. pers.). De façon remarquable, la distribution de l'espèce est calquée sur celle du Hêtre d'orient *Fagus orientalis*, quasi absent d'Arménie et de l'Azerbaïdjan, tout comme le Pic de Lilford.

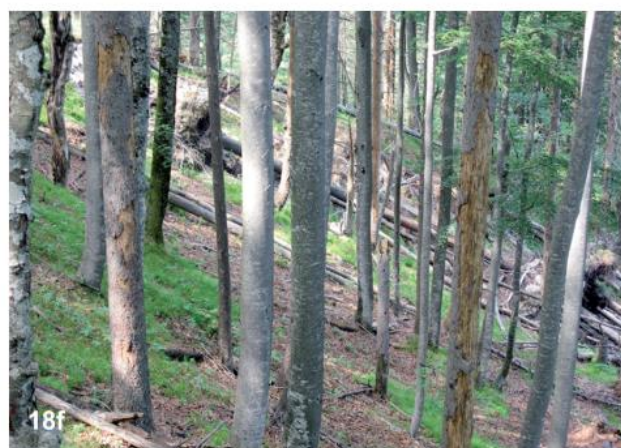


Planche 18.– Type de milieux 1.

- 18a:** Hêtraie pure sur substrat rocheux, Pays Basque (France). (Photo S. HOMMEAU).
- 18b:** Hêtraie-sapinière avec nombreuses chandelles et arbres morts, Béarn (Photo P. NAVARRE).
- 18c:** Vieille hêtraie-sapinière à prédominance de résineux avec de nombreux arbres morts au sol, Béarn (Photo P. NAVARRE).
- 18d:** Hêtraie avec arbres âgés, Pays-Basque (Photo S. DUCHATEAU).
- 18e:** Vieille hêtraie-sapinière, Slovénie Photo (D. STANIĆ).
- 18 f:** Hêtraie pure avec nombreux arbres au sol, habitat de *D. l. leucotos*, Autriche (Photo W. WEISSMAIR).

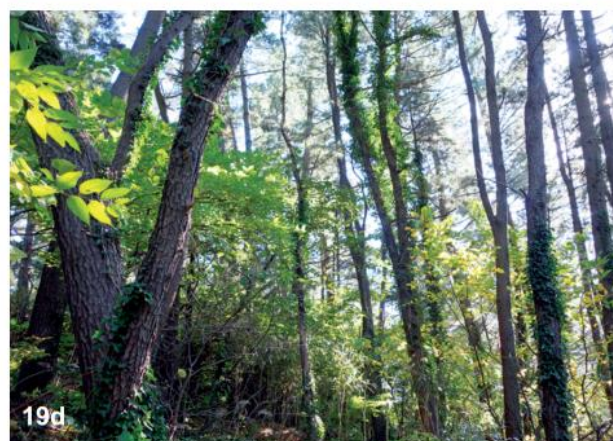
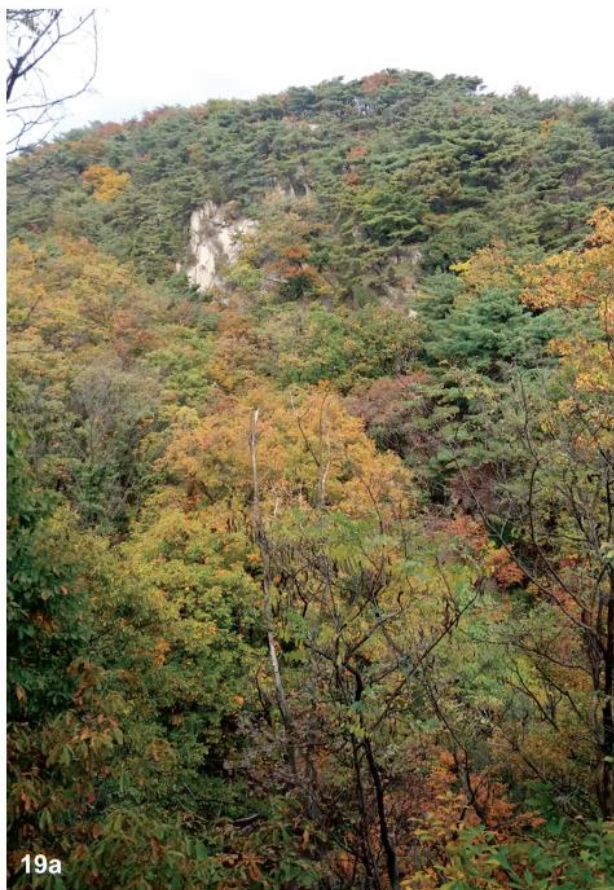


Planche 19.– Type de milieux 2.

- 19a** : Biotope occupé par le Pic à dos blanc en Corée du Sud (Photo L. JOUBERT).
- 19b** : Hêtraie-sapinière, Vallée d'Aspe, France (Photo P. NAVARRE).
- 19c** : Hêtraie-sapinière automnale, Béarn (Photo P. NAVARRE).
- 19d** : Hêtraie (?) pure, habitat du Pic à dos blanc *D. l. takahashii* sur l'île Ulleung (Dagelet), Corée du Sud (Photo N. MOORES).
- 19e** : Hêtraie-sapinière exploitée, Bieszczady, Carpates orientales, Pologne (Photo S. DUCHATEAU).

La structure des forêts favorables au Pic de Lilford a été étudiée de façon approfondie en Navarre espagnole et en Italie ainsi que dans certains pays des Balkans. Tous ces travaux mettent en évidence la nécessité d'une bonne présence de bois mort (sur pied ou au sol) et un boisement mature. PURROY (1972) synthétise l'habitat de l'espèce en ces termes : « *El bosque viejo de hayas (Fagus sylvatica) puro o mesclado con abetos (Abies alba) constituye su biotopo predilecto* ».

Dans les Pyrénées occidentales, à Iraty, sur les territoires occupés, la surface terrière moyenne est de 24 m²/ha pour 400 tiges/ha (AURIA, 2015), de 25m²/ha en vallée d'Aspe (AURIA, 2019) et de 26,5m² en haute vallée d'Ossau (ROCHET, 2008).

Dans les Pyrénées navarraises, les paramètres significatifs sont le nombre d'arbres à gros diamètre (30 pieds/ha pour 50-60 cm à 1,3 m) et le volume de bois mort sur pied (7m³/ha minimum) : (SCHWENDTNER *et al.*, 2014 ; CARCAMO *et al.*, 2020). Pour Quinto Real, la surface terrière minimum est de 20 m²/ha (FERNANDEZ & AZKONA, 1996) ; sur ce même massif, CARCAMO BRAVO (2006) et GARMENDIA *et al.* (2006) donnent une surface terrière de 26-27 m²/ha avec des arbres de 21 à 26 m de hauteur moyenne pour des diamètres moyens de 33-34 cm dans des peuplements âgés de 109 à 148 ans. Les micro-habitats et la guildes fongique des saproxyliques y sont plus nombreux et divers que dans les parties du massif d'où le Pic de Lilford est absent (URKIJOLETONA *et al.*, 2020).

À Belate (Ouest Navarre), les territoires présentent un minimum de 28 arbres à gros diamètre et un volume de bois mort allant de 11,5 à 74,8m³/ha (CARCAMO-BRAVO, 2016). Un modèle prédictif concernant la Navarre montre que la plus grande probabilité de rencontrer l'espèce est liée à une superficie continue de 1000 ha et une moindre influence méditerranéenne (NOGUEZ-BRAVO & MARTINEZ-RICA, 2006).

En Italie, L'âge des peuplements et le diamètre moyen des arbres sont les paramètres les plus significatifs (BERNONI, 1994; MELLETTI & PENTARIANI, 2003).

En Slovénie, les sites habités ont un âge moyen de 140 ans et présentent une croissance annuelle moyenne de 368 m³/ha et un volume de bois mort allant de 42 à 283m³/ha (DENAC & MIHELIC, 2015). Dans ce pays, la probabilité de présence de l'espèce ne dépasse 50 % qu'à partir d'un volume de 100 m³/ha de bois mort et la faible superficie des « réserves » (20 ha en moyenne) est très insuffisante pour assurer la pérennité de l'espèce (NAGEL *et al.*, 2017 ; VELKAVRH, 2018).

BIOMÉTRIE, PLUMAGE, MUE

« Bois de Landrosque... Bec long et sombre, front jaunâtre, casque (comme un pic mar par l'étendue) rouge plus sombre que le mar, dessin noir côté du cou, nuque et haut du dos noir. Les ailes et côtés de la queue tout tachés de « flocons de neige » sur fond noir. Comme, entre les tambourinages, il fait sa toilette, il étale entre autres les ailes qui sont toutes tachetées noir et blanc. Sous-caudales roses, poitrine et ventre flammés. »

Jacques BURNIER, Carnets (26 avril 1956)

In: **Le Cercle rouge**. S. CARBONNAUX (Éditions Hesse)

BIOMÉTRIE

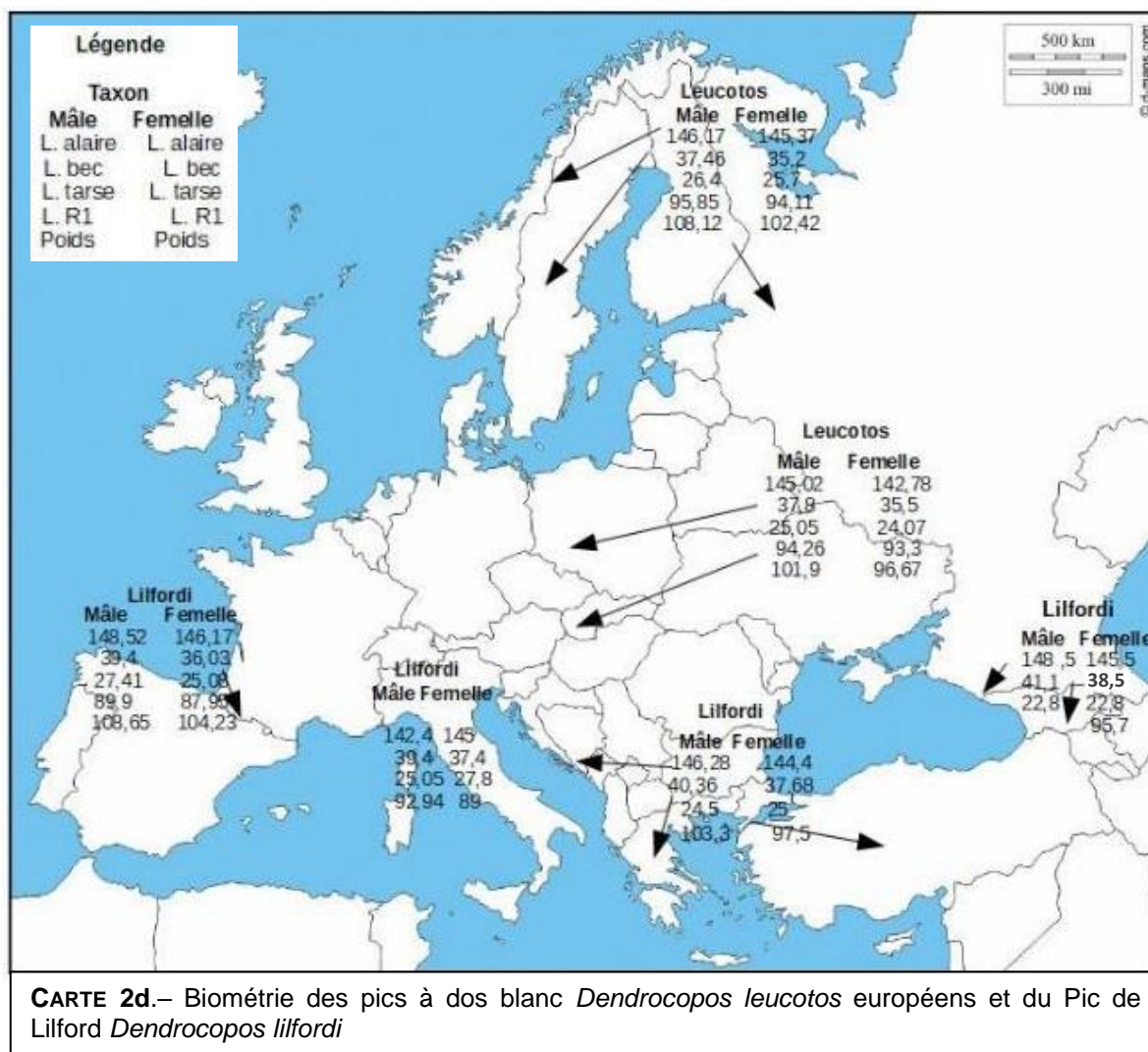
Le Pic de Lilford présente des caractéristiques biométriques supérieures au taxon *leucotos* (en particulier populations scandinaves et d'Europe centrale). **La Carte 2d** détaille les diverses valeurs communément mesurées lors d'opérations de capture. Le dimorphisme sexuel de taille chez les adultes est peu marqué en faveur des mâles (masse 3 %, longueur d'aile 1,5 %). Il se manifeste plus particulièrement pour les longueurs de bec (8,7 % plus longs chez les mâles pyrénéens), de tarse (10.6 % plus longs chez les mâles pyrénéens) et de projection primaire (13,2 %).

Les reproductrices sont de même longueur chez les deux sexes en valeur absolue (2 % de différences entre sexes) et proche de la différence de masse (3 %), montrant leur importance pour le mode de vie de l'espèce. En l'état actuel des données de la littérature et compte tenu du faible échantillon disponible, les populations pyrénéennes de *lilfordi* sont légèrement plus grandes que celles des autres populations, situées plus à l'Est (Abruzzes, Balkans). La longueur du bec excède la largeur de la tête de 2,5 à 3,1mm. La taille (longueur de l'extrémité du bec à l'extrémité de la queue) est rarement reportée : 26,5 cm pour 3 mâles pyrénéens (DANIS, 1936 ; GOPA, inédit) et 25,7 cm pour trois femelles du même massif (PURROY, 1972 ; GOPA, inédit) et 26,6 cm pour un spécimen du British Museum (HARGITT, 1890). DOMBROWSKI (1912) donne des mensurations supérieures pour les individus roumains : 30 cm pour un mâle et 28,5 cm pour une femelle.

L'envergure moyenne de ces femelles est de 42,2 cm contre 43,4 cm pour deux mâles (GOPA, inédit), le dimorphisme sexuel n'excédant pas 1,5 % pour la longueur alaire dans les Pyrénées.

Le doigt postérieur externe est le plus long (de 119 à 125 %) par rapport à celui antérieur externe (100 %), les intérieurs avant (76 à 85 %) et arrière étant moins longs (52 à 55 %) (GOPA, inédit).

Le poids varie selon la saison de façon importante, étant constant chez les mâles de janvier à juin mais diminuant chez les femelles durant la même période, excepté en avril (moment de la ponte). Il semble atteindre sa valeur minimum au cœur de l'hiver (novembre-décembre) (HOGSTAD & STENBERG, 2005).



Encart 8.– Longueurs relatives des doigts chez le Pic à dos blanc

<i>Leucotos</i>	<i>Lilfordi</i>	<i>Uralensis</i>	<i>Stejnegeri</i>
CRAMP (1985)	GOPA (inédit)	MALHERBE (1861)	KURODA (mâles)
D AI= 87 % D AE= 100 %	D AI= 80 % D AE= 100 %	D AI= 81 % D AE= 100 %	D AI= 83 % D AE= 100 %
D PI= 57 % D PE= 115 %	D PI= 60 % D PE= 120 %	D PI= 42 % D PE= 106 %	D PI= 45 % D PE= 117 %
HARGITT (1890)	HARGITT (1890)		KURODA (femelles)
D AI= 85 % D AE= 100 %	D AI= 92 % D AE= 100 %		D AI= 79 % D AE= 100 %
D PI= 60 % D PE= 108 %	D PI= 58 % D PE= 115 %		D PI= 49 % D PE= 113 %

Pour *lilfordi*, au printemps, les moyennes sont de 108,6 g. pour les mâles et de 104,8 g. pour les femelles dans les Pyrénées (GOPA, inédit). Deux spécimens mâles adultes du Muséum de Belgrade présentaient des gonades de 7 mm en mars pour l'un et de 11 mm en mai pour l'autre (M. RAKOVIC, *in litt.*). Concernant les jeunes, à quelques jours de l'envol (2-3 jours), ils présentent un déficit de croissance par rapport aux adultes pour tous les paramètres non squelettiques mesurés excepté donc la longueur du tarse qui est une valeur squelettique et qui atteint déjà la taille moyenne adulte (99 %) : à l'envol, il est indispensable que cet organe soit bien développé pour leur assurer un bon outil pour se déplacer sur les troncs.

Proportionnellement, pour 8 femelles et 1 mâle des Pyrénées occidentales, les longueurs d'aile (67.7 % de celle des adultes) en lien avec la différence de longueur de rémige primaire 8²⁶ (65 %), bec (71.2 %), rectrices (48 %) et le poids (89 %) sont bien inférieures lors de l'envol, expliquant la forte dépendance des jeunes à cette époque, peu capables de se nourrir par eux-mêmes ; le tarse atteint déjà la taille moyenne adulte (99 %). Pour un mâle de Navarre espagnole, capturé lors de l'envol (SENOSIAIN, 1977), les proportions respectives sont encore similaires : 73 % pour les ailes, 61 % pour le bec, 56 % pour les rectrices et 70 % pour le poids ; les tarsi ayant déjà 93 % de la longueur de ceux des adultes.

26 La rémige primaire 8 est la huitième rémige primaire dénombrée dans le sens descendant, c'est-à-dire de l'intérieur vers l'extérieur de l'aile. Elle correspond à la rémige primaire 3 si l'on compte de l'extérieur à l'intérieur de l'aile.

PLUMAGE (Planches 20 et 20bis)

« De la taille d'un Epeiche, il frappe par l'aspect « floconneux », blanc sur noir de ses ailes. Le casque, de l'étendue de celui d'un Pic mar, est d'un rouge sombre, le front jaunâtre. Nuque et haut du dos sont noirs, un dessin noir incurvé orne les côtés du cou. Poitrine et ventre flammés, sous-caudales roses. »

HAINARD et BURNIER (1958)

Le plumage du Pic de Lilford adulte est invariable selon les saisons, hors mue annuelle. Les sexes ne diffèrent que par la couleur de leur calotte, nous les décrivons ensemble. Ces descriptions sont basées sur les individus capturés dans les Pyrénées occidentales et de nombreux documents photographiques d'une cinquantaine d'autres individus. L'aspect général de *lilfordi*, vu posé, de dos, se rapproche des pics d'Amérique du Nord dits « ladder-backed » par sa partie dorsale rayée transversalement de façon uniforme de stries fines de couleur blanche : Pic de Nuttall *Picoides nuttallii*, Pic arlequin *Picoides scalaris* et des Pics à poitrine rayée *D. atratus*, de Macé *D. macei* et de Bonaparte *D. analis* d'Asie du Sud-Est.

La planche 14a représente les vues dorso-ventrales de 8 spécimens croates du Muséum de Zagreb (Croatie) permettant de juger de la faible variabilité de ce taxon (*D. ČIKOVIĆ, in litt.*).

Adultes

Tête : le front est de couleur jaunâtre pour tous les individus sur les deux côtés du bec, cette teinte s'étendant au reste de la surface sur près de la moitié des oiseaux observés. Elle semble davantage liée à une coloration par les tanins du bois que par des pigments synthétisés par l'oiseau et pris dans la structure de la plume. Les joues sont majoritairement blanchâtres (75 % des individus), le restant présentant une teinte beige clair, uniquement visible sur des oiseaux en main.

La gorge est blanche dans 90 % des cas, mêlée faiblement de beige dans les cas restant. Trait « mustacien » noir, de largeur constante, remontant le long des parotiques, sans atteindre la calotte (100 % des individus observés) bien que souvent très proche de cette dernière. Un trait malaire noir descend jusqu'aux côtés de la poitrine, s'élargissant de façon variable selon les individus. À noter, deux plumes proches du bec frangées de blanc barrent le trait malaire sous les lores de façon plus marquée à l'automne qu'au printemps où l'abrasion des plumes à cette saison efface en grande partie ces franges blanches.

La calotte de la femelle est d'un noir profond. Celle du mâle est rouge mat, vue dans des conditions d'observation normales et bordée dans sa partie inférieure d'une bande noire (100 % des cas). De près, oiseau en main, seule la partie distale des plumes de la calotte est rouge, la base et le rachis demeurant noirs (en fait certaines racines des plumes), même en dehors de la période de mue. Son étendue va du haut du front (au niveau de l'avant de l'œil) à l'arrière de la bretelle noire remontant vers la calotte, derrière les parotiques (98 % des cas).

Ailes-dos : il s'agit de la partie du plumage la plus caractéristique du Pic de Lilford: malgré un nombre de stries dorsales blanches supérieures à *leucotos* (mais plus étroites), il apparaît bien plus sombre au posé et en vol.

* **oiseau posé, de dos, ailes fermées** : L'arrière de la nuque est relié au haut du dos par une bande noire aux bords convexes, de largeur égale à la partie postérieure de la calotte puis se rétrécissant quelque peu, avant de s'élargir de nouveau en atteignant le haut du manteau. Le tiers supérieur du manteau est d'un noir profond et uni.

Sur le restant de sa longueur, il est constitué de stries blanches, séparées de bandes intercalaires noires. Les stries blanches, constituées des grandes, moyennes couvertures pour les supérieures et des spots des ailes fermées (rémiges) pour les suivantes, sont au nombre de 5 à 8 dans les proportions suivantes (N = 45) : 6 % des individus, 66 % des individus, 26 % des individus, 2 % des individus. Les deux premières stries sont plus larges que les suivantes : 7 à 5 mm de large pour 3,5 à 4,5mm pour les inférieures. La largeur des bandes noires intermédiaires est environ 2,5 à trois fois plus importante que celle des stries blanches. La première strie blanche (bord antérieur de l'aile pliée) est relativement fine : il s'agit du meilleur critère de distinction entre *lilfordi* et tous les autres taxons qui ont cette strie blanche bien plus large.

Généralement, le croupion est peu visible, voire invisible, mais, il n'apparaît jamais de couleur blanche.

* **Oiseau avec ailes déployées** : les grandes et moyennes couvertures alaires sont noires avec une importante extrémité distale blanche. Les primaires sont noires, avec 5 à 7 spots blancs dont un distal (absent lorsque les plumes sont usées) seulement sur le vexille externe pour les rémiges primaires externes et parfois sur les deux vexilles pour les rémiges primaires internes, les secondaires et tertiaires avec 3 à 5 spots blancs dont un distal. Les scapulaires sont noires. Les sus-caudales et le croupion sont d'un noir profond avec de 5 à 6 bandes noires-grises, donnant un aspect chamarré. À ce jour, aucun individu *lilfordi* observé n'a présenté un dos blanc semblable de près ou de loin à *leucotos*. En vol, *lilfordi* apparaît sombre, contrairement aux autres Picedés de notre région (le Pic tridactyle en étant absent). Les sous-alaires sont grises avec des spots blancs.

Flancs : la couleur de fond varie du blanchâtre au beige clair avec des rangées de flammèches noires, longitudinales sur 3 à 5 rangées, descendant jusqu'au niveau des pattes dans 50 % des cas, plus bas dans 35 % et plus haut dans 15 % des cas (N = 45). Certains individus, très marqués, vus de face, présentent sur le haut de la poitrine, un collier continu de stries longitudinales.



PLANCHE 20.— Plumage adulte Pic de Lilford (Pyrénées occidentales).

20a: Mâle, vue dorsale (Photo S. HOMMEAU).

20b: Femelle, vue dorsale (Photo J. BAUWIN).

20c: Femelle, vue ventrale (Photo S. HOMMEAU).

Voir texte pour description détaillée.

Planche 20bis.— Rectrices externes : pattern de variation chez *lilfordi*. Les R4 et R5 (rectrices externes) montrent un pattern de coloration très variable chez *lilfordi* : de blanc prédominant (20c), cas le moins fréquent, à noir en proportion égale ou dominant (20a, b). Noter, sur l'individu a les R2 avec présence de blanc, rare chez *lilfordi* (Photos GOPA).



Parties ventrales : la couleur de fond est blanchâtre à beige avec le bas-ventre et les sous-caudales rosés, la teinte devenant délavée en remontant le long du ventre. Cette coloration atteint le niveau des pattes dans 50 % des cas, au-dessus dans 30 % et n'atteignant pas ce niveau dans 19 % (N = 35).

Rectrices : La première paire de rectrices centrales est noire dans 100 % des cas, la seconde dans 95 % des cas (un spot blanc terminal dans les cas restant). Les bandes noires de la 3e paire sont plus larges que les blanches (100 % des cas), celles de la 4e paire portent des bandes noires et blanches d'égale largeur dans 27 % des cas, le noir l'emportant sur le blanc dans 36 % des cas à égalité avec la situation inverse. La 5e paire de rectrice a des bandes blanches plus larges dans 84 % des cas.

Régulièrement, les spots blancs terminaux des faces inférieures des rectrices 3 à 5 sont teintés de beige : cette teinte peut être due au frottement contre l'écorce de cette partie de la queue.

Parties nues : le bec est de couleur gris plomb, sans différence significative de teinte entre mandibules ou entre base et extrémité. Les pattes et doigts sont également gris avec les ongles noirs. L'iris des adultes est brun orangé plus vif et brillant en période de reproduction avec un cercle orbital gris.

Grâce à P. TOMKOVICH (MHN Lomonosov de Moscou), nous avons pu examiner 4 spécimens du Caucase conservés dans ce Muséum (**Planches 17 et 17 bis** dont holotype et paratype de *D. l. ponticus*) et 1 présent au MHN de Varsovie, collecté en 1887 par L. MŁOKOSIEWICZ (D. MIERZWASZYMKOWIAK) en sus de photos d'une femelle de ce même massif (A. PEREVOZOV, **Planche 14**). Ces individus présentent certaines particularités de plumage dignes d'être relevées : dos avec des stries nombreuses (7 à 8) et très fines, parties inférieures (de la gorge au ventre) avec une teinte de fond crème, face de la même teinte. La teinte rosée des sous-caudales remonte très haut, bien au-dessus des pattes ; ces particularités avaient déjà été relevées par I. TCHCHIKWISCHWILI (1928) dans sa description de *D. l. caucasicus* et, antérieurement par TACZANOWSKI (1887). Il reste à définir si ces caractéristiques sont constantes dans cette population.

Jeunes

La première description exacte des jeunes *lilfordi* venant de prendre leur envol est donnée par BROUSSE & JACQUEMARD-BROSSE (1964) comme suit : « *la calotte est grise, le dos gris ardoise tirant sur le noir, tiqueté de blanc plus haut sur les épaules que chez le Pic à dos blanc adulte, les dessins des joues blanches paraissent très confus et il n'y a, à la tête et au ventre, absolument aucune trace de rouge ni même de rose. Nous restons étonnés par le dessin des flancs, striés et presque quadrillés comme chez le jeune tridactyle.* ». Il s'agissait donc de femelles (calotte grise et non rouge mat). Un troisième individu femelle est observé le lendemain et permet aux auteurs de préciser « *les flancs sont gris souris rayés de gris ardoise et le ventre gris perle pâle. Toujours aucune trace de rose, ni à la tête, ni aux sous-caudales.* ».

Les photos de la **planche 21** permettent d'apprécier les caractéristiques des individus de cet âge, en particulier l'absence totale de coloration des sous-caudales et les flancs gris, striés de flammèches grisâtres. Le dos est de teinte grisâtre, parsemé de gros traits noirs lui donnant un aspect chamarré (**Planche 21 a et b**).

Une autre différence avec les adultes est l'iris qui est de couleur brune, terne et sombre. Ce changement de couleur selon l'âge est connu chez les pics dont l'Épeiche (MATSUOKA, 1983). La calotte des jeunes mâles est rouge mat, comme celle des adultes et flamméchée de noir. En nature, sur certains individus, la teinte gris souris des flancs et des sous-caudales peut tendre vers du roussâtre (GRANGÉ, inédit). Les pointes des rectrices externes sont de forme pointue. Les pointes des primaires externes sont également plus blanches, le blanc remontant un peu le long des deux vexilles. À noter également l'absence de teinte jaune sur le front blanc cassé de gris.

MUE

Le plumage des oiseaux répond à plusieurs fonctions. La protection à la pluie et l'isolation aux basses températures contribuent tant à l'homéothermie qu'au maintien de l'homéostasie. Les plumes de contour ou tectrices et les duvets permettent cette protection face à l'environnement. Le vol est permis par les plumes voilières et l'aérodynamisme est amélioré par les plumes de contour. La sensibilité des vibrisses et des filoplumes donnent des informations de toucher autour du bec et des yeux ou sur l'ensemble du plumage. La sélection sexuelle ou le camouflage sont deux facteurs témoignant du rôle que jouent les plumes dans les fonctions sociales avec les congénères ou envers un prédateur.

Toutefois, les conditions de vie des oiseaux engendrent une abrasion et une exposition aux UV solaires qui détériorent le plumage. Afin de limiter les dépenses énergétiques liées à des capacités de protection amoindries ou à des capacités de vol détériorées, chaque individu se voit contraint de renouveler régulièrement l'ensemble de son plumage. Ce renouvellement engendre néanmoins un coût énergétique qu'il convient de placer opportunément dans le cycle de vie annuel.

Plusieurs possibilités en rapport avec les périodes hivernales, migratoires ou de reproduction apparaissent. Le Pic de Lilford ne migrant pas, sa stratégie de mue est classique et conforme à l'ensemble des Picedés sédentaires. Elle se situe entre la reproduction et l'hiver, c'est-à-dire en été et en début d'automne, lorsque les conditions de vie sont douces et les ressources alimentaires accessibles. Elle a été très peu documentée à ce jour et doit, selon CRAMP (1985) suivre les mêmes modalités que celles constatées chez *leucotos*.

Le mâle capturé par DANIS (1937) début août était en pleine époque de mue avec de nombreuses plumes en tuyau et PURROY (1972) précise que la mue est complète début octobre. Un deuxième mâle adulte capturé fin octobre avait achevé sa mue mais avait retenu les rémiges secondaires 1, 3, 4 et 5 et 3 couvertures primaires (GOPA, inédit). Cela précise bien la période de la seule mue annuelle chez *lilfordi* qui s'étend de juin-début juillet à octobre (URBINA-TOBIAS et GRANGÉ, à paraître). VILLANUA *et al.* (2021) ont apporté des précisions pour la population navarraise, rejoignant nos observations, bien que moins détaillées.



PLANCHE 21.– Plumage juvénile Pic de Lilford (Pyrénées occidentales).

21a, b : Vue dorsale femelle
(25-27 jours) (Photo P. NAVARRE).

21c : Vue ventrale femelle
(25-27 jours) (Photo P. NAVARRE).

21d : Rectrices femelle
(25-27 jours) (Photo P. NAVARRE).

L'examen des individus capturés dans les Pyrénées occidentales d'avril à début juin, permettent d'apporter les précisions suivantes :

Mue des juvéniles (Planche 22)

Les Pics de Lilford juvéniles entreprennent une mue post-juvénile partielle étendue rapidement après l'envol. À l'envol, toutes les plumes sont de même génération mais les plumes sont d'une texture plus lâche et de couleur un peu moins vive. L'avantage pour l'individu est de permettre une croissance plus rapide et donc un envol plus précoce. Le danger au nid s'en trouve réduit mais l'efficacité du plumage est moindre. Un renouvellement avant la mauvaise saison s'impose. Ainsi, toutes les plumes de contour (corps) sont renouvelées. Dans l'aile, la progression de la mue suit un schéma classique pour les pics. La mue commence par la rémige primaire interne et se poursuit dans un sens descendant (vers la rémige primaire extérieure). Les petites couvertures tombent et repoussent avec les primaires internes. Puis généralement une partie des grandes couvertures est renouvelée simultanément lors de la repousse des primaires internes et centrales. Les rectrices commencent également leur mue à partir de la deuxième interne vers la sixième extérieure pour finir par la paire centrale. Les couvertures primaires sont renouvelées en partie mais sans coordination avec les rémiges primaires. Les moyennes couvertures et les plumes internes de l'alula sont remplacées en même temps que les rémiges primaires externes, après la repousse des petites couvertures et des grandes couvertures. La partie externe des grandes couvertures n'est donc en général pas remplacée. Les rémiges secondaires et tertiaires sont également retenues. Il apparaît donc en général des limites de mue qui montrent un contraste de décoloration des parties sombres ou d'abrasion plus ou moins marquée des zones blanches sur ces plumes retenues.

Mue des adultes (Planches 22bis, 23 et 24)

La mue des adultes est similaire dans le déroulement et l'ordre. Seules différences, les grandes couvertures sont remplacées toutes simultanément (la plus interne en retard toutefois), et les rémiges secondaires sont renouvelées à partir de deux foyers, l'un ascendant à partir de la rémige secondaire extérieure, et l'autre centrifuge à partir de la rémige secondaire interne 7 ou 8. La mue des secondaires se synchronise à la mue de la seconde partie des primaires (externes) si bien que régulièrement, des rémiges secondaires internes (4 et 5) ne sont pas renouvelées à l'achèvement de la mue, fait constaté sur les deux individus capturés fin octobre.

Encart 8.- Formule alaire comparative *D. leucotos*/*D. lilfordi*.

Mesures par rapport à la pointe de l'aile (wing point)

	RP10/WP	RP9/WP	RP8/WP	RP7/WP	RP6/WP	RP5/WP	RP4/WP	RP3/WP	RP2/WP	RP1/WP
<i>D. l. lilfordi</i> n=5	85,5 (83-87)	21,4 (18-25)	4,4 (3-5,5)	1(0-5)	1,7(0-4,5)	6,3(4-8)	21,3(15-28,5)	30,2(24-36)	37,8(34-41,5)	40,4(35-46,5)
<i>D. l. leucotos</i> (CRAMP, 1985)	62-78	21-25	2-4	0	0-1	3-6	16-24	28-34	35-40	40-45

Mesures de chaque rémige primaire										
	P9	P8	P7	P6	P5	P4	P3	P2	P1	Projection primaire
<i>D. l. lilfordi</i> n=5	93,7(88-96,5)	110(107-114)	115(113-118)	117(115-121)	113(105-119)	105(103-111)	97,8(95-101)	93,1(92-95,5)	90,5(90-91)	29

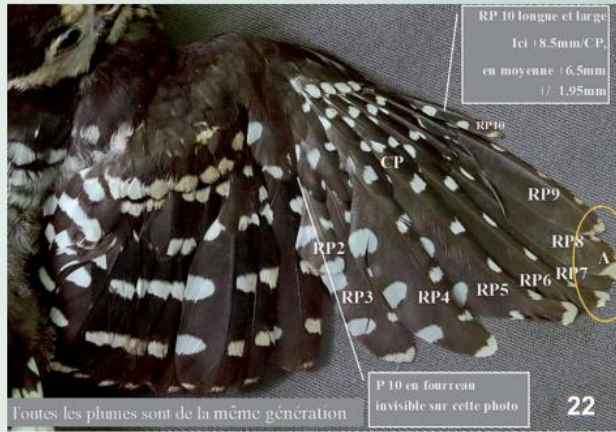


PLANCHE 22.- Étude de la mue chez le Pic de Lilford femelle juvénile. Pousse des plumes à 75 % de la moyenne adulte (sentier d'Ire mai 2017).



PLANCHE 22bis.- Étude de la mue chez le Pic de Lilford mâle adulte de deuxième année. Mue post-juvénile partielle, caractéristique avec limites de mue et forte décoloration.

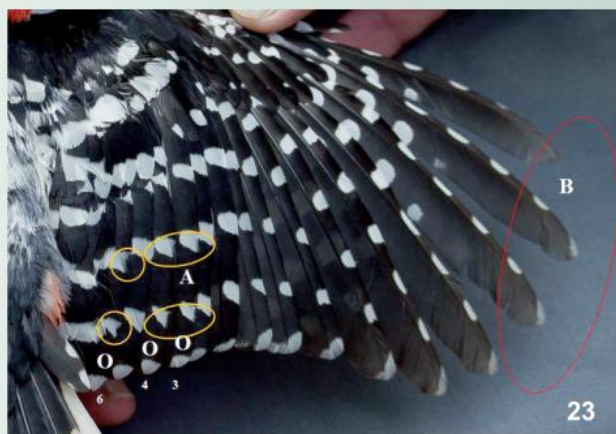


PLANCHE 23.- Étude de la mue chez le Pic de Lilford mâle adulte. Mue complète (Aussurucq 21 mai 2016). O = plume ancienne (old).

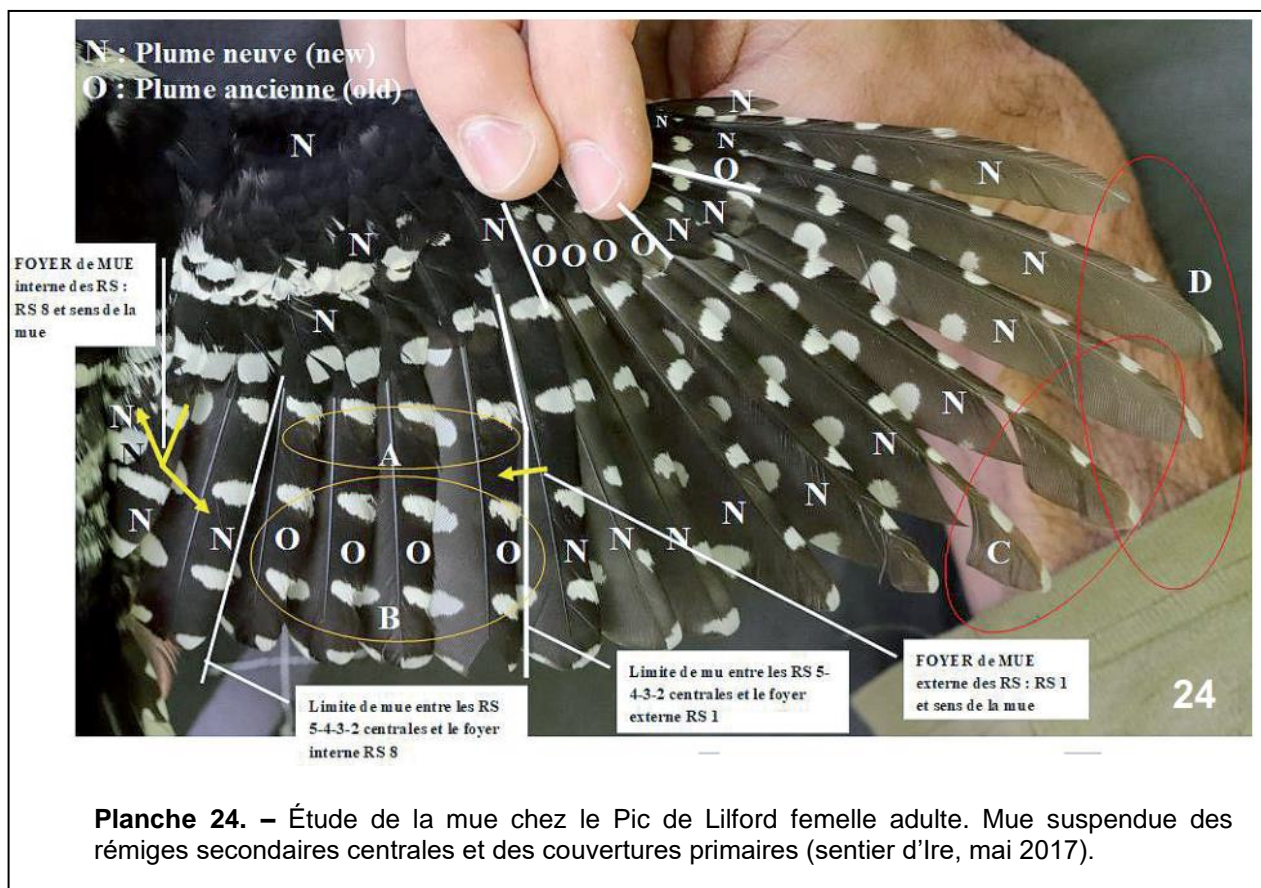


Planche 24. – Étude de la mue chez le Pic de Lilford femelle adulte. Mue suspendue des rémiges secondaires centrales et des couvertures primaires (sentier d'Ire, mai 2017).

Quelques différences de plumage avant et après la mue post-juvénile

En l'état des connaissances actuelles, il n'existe que très peu de différences évidentes entre le plumage du juvénile avant la mue post-juvénile (de type *pullus*) et celui du juvénile après la mue post-juvénile.

La rémige primaire externe est plus large et longue chez le juvénile en plumage *pullus* qu'après la mue post-juvénile. (voir la partie sur la formule alaire et les illustrations pour plus de précision). Les pointes des rémiges primaires externes sont blanches sur les deux vexilles avec une pointe noire le long du rachis en forme d'accent circonflexe dans le plumage *pullus*. Lors du renouvellement, les pointes ne conservent du blanc que sur le vexille externe sur les rémiges primaires externes, sur les deux vexilles sur les primaires internes. Enfin, la cinquième rectrice est très pointue chez le juvénile avant mue postjuvénile alors que la pointe est plus arrondie après la mue post-juvénile.

Formule alaire (Encart 9)

Dix rémiges primaires, 11 rémiges secondaires et 12 rectrices. Pour 5 adultes, la distance entre RP10 et la pointe de couvertures primaire est de 2 mm (-2 ; 4), entre RP10 et RP9 de 64 mm (62 ; 65), puis de RP9 à la pointe de l'aile (PA ou WP) de 21mm (18 ; 25), de RP8 à PA 4,4mm (3 ; 5,5). RP7 est la plume la plus longue (une seule fois sur cinq, ce fut RP6). RP6 est distante de PA de 1,5mm (0 ; 4,5), RP5 de 6,3mm (4 ; 8), RP4 de 21 mm (15 ; 29), RP3 de 30mm (24 ; 36), RP2 de 38mm (34 ; 42), et RP1 de 40 mm (35 ; 47). Les longueurs en mm des rémiges primaires (numération centrifuge, de l'interne vers l'externe) sont les suivantes, de RP1 à RP9: 90-93-100-111- 112-115-113-109-88. En moyenne (n = 5 ± 2,5), RP8 = 111mm. En général, les rémiges 5, 6 et 7, parfois 8, présentent une émargination (au vexille externe) et les rémiges 5, 6, 7, 8, parfois 4 et 9, montrent une échancrure (au vexille interne). La RP10 dépasse les couvertures primaires de 1 mm en moyenne (N = 7 ± 2,19) après la mue post-juvénile (GRANGÉ, 2022 ; URBINA-TOBIAS et GRANGÉ, à paraître).

En comparaison avec *D. leucotos leucotos*, les RP1 à RP3 de *lilfordi* sont plus longues. La largeur de l'aile est donc proportionnellement plus importante chez *lilfordi* que chez *leucotos*. *Lilfordi* est réputé strictement sédentaire alors que la propension de *leucotos* à des mouvements automnaux et hivernaux est connue, phénomène pouvant expliquer cette différence de proportion. En outre, la colonisation du massif pyrénéen et la sédentarisation de *lilfordi* sont beaucoup plus anciennes que la colonisation du nord de l'Europe par *leucotos*. Chez le juvénile avant la mue post-juvénile, la RP10 dépasse des couvertures primaires en moyenne de 8 mm (n = 5 ± 2,5) (GRANGÉ, 2022 ; URBINA-TOBIAS et GRANGÉ, à paraître).

CHAPITRE IV

ÉCOLOGIE DU PIC À DOS BLANC

LATO SENSU

« Il est le moins bruyant et le plus phlegmatique de nos Pics, le plus calme dans ses déplacements. Son cri est plus doux que ceux des autres espèces. Il peut rester parfois plusieurs heures sur le même arbre, grim pant lentement et cherchant des insectes silencieusement. »

W. TACZANOWSKI

In DRESSER (1871).

Concernant le comportement (cycle annuel, émissions vocales, rapports inter- et intra-spécifiques, territorialité, cavités automnales, prédation) seuls les taxons *leucotos* et *lilfordi* ont été étudiés sous cet aspect de façon détaillée ; aussi, ils seront décrits conjointement tout en signalant les divergences comportementales existantes.

CYCLE ANNUEL

Le Pic à dos blanc est une espèce forestière sédentaire, exception faite des populations sibériennes à mouvements éruptifs irréguliers. Il présente un système d'appariement de monogamie sociale avec une fidélité des membres du couple entre eux et au domaine vital d'année en année²⁷ : fidélité jusqu'à la disparition d'un des individus en Russie (BUTEV *et al.*, 2005), minimum de 3 et 4 ans en Norvège (BRINGELAND et FJAERE, 1981 ; CRAMP, 1985), individus marqués retrouvés sur leur territoire de capture 1 à 2 ans après, avec reproduction dans les Pyrénées occidentales et permanence des domaines vitaux sur plus de 25 ans sur des sites non dégradés (GRANGÉ, inédit). Cependant, au vu d'un sex-ratio déséquilibré en faveur des femelles et d'observations ponctuelles de femelles surnuméraires lors des nourrissages (GOPA, inédit), il peut exister chez cette espèce une possibilité de polygynie qui ne pourra être mise en évidence que par des individualisations des membres du couple (marquage coloré).

En 2016, un tel cas a été fortement soupçonné dans les Pyrénées (J.-L. GRANGÉ, inédit). Ce, d'autant plus qu'un cas de polygamie s'est produit en Finlande en 1997, le seul connu à ce jour pour l'espèce : une femelle a pondu dans deux nids tenus par des mâles différents à 5 km de distance l'un de l'autre (LAINE, 1999)²⁸. De tels cas de polygamie ont été récemment mis en évidence sur les autres espèces de pics bigarrés eurasiatiques : polyandrie chez le Pic épeiche (KOTAKA, 1998) et le Pic tridactyle *Picoides tridactylus* (PECHACEK *et al.*, 2005; PECHACEK *et al.*, 2006; LI *et al.*, 2009), polygamie chez le Pic épeichette (WIKTANDER *et al.*, 2000; ROMERO & PEREZ, 2008; ROSSMANITH *et al.*, 2009) et aide au nourrissage chez le Pic mar (WINKLER *et al.*, 1995) (voir GRANGÉ *et al.*, 2024 pour une synthèse bibliographique sur le sujet).

En Suède, sur une population en fort déclin, des cas d'appariements consanguins et même « d'inceste » ont été constatés dans les années 1980 (AULEN & CARLSON, 1990). Il existe un autre cas en Finlande, lié à une population naissante avec des densités très faibles (LAINE, 1999).

Cependant, les sexes semblent agir de manière indépendante hors période de reproduction, en particulier en hiver (novembre-février) où il est rare de les observer côte à côte, chacun vaquant à ses occupations (AULEN, 1988; FRIEDMAN, 1994 ; HOGSTAD & STENBERG, 2005; CZESZCZEWIK, 2010; GRANGÉ, obs. pers.). À cette saison, la recherche de nourriture les occupe la majorité de la journée et ils passent la nuit dans des cavités séparées (loges de reproduction anciennes ou creusées pour l'occasion en automne). Selon FRIEDMAN, les activités sociales ne représentent que 0,5 % des heures d'activité en hiver.

Fin février-début mars, le couple commence à passer plus de temps en contact auditif et les manifestations territoriales débutent à cette époque (tambourinement, poursuites, rapprochements sur un même arbre). La période de reproduction débute alors avec les premiers forages de cavité observés mi- mars dans les Pyrénées occidentales (date la plus précoce un 4 mars). Cette tâche lie le couple à l'arbre choisi et les partenaires s'y retrouvent régulièrement au long de la journée, permettant un resserrement des liens après une vie solitaire de plusieurs mois. Les deux sexes participent de façon équilibrée à l'incubation et au nourrissage des jeunes. La reproduction s'achève avec l'envol des jeunes, pris en charge par chaque membre du couple durant 2 à 3 semaines au moins (juin-début juillet).

Débute alors une période de « repos » (juillet-octobre) où les oiseaux reprennent une vie plus solitaire ; c'est l'époque où se produit la mue de leur plumage (débutée dès juin) et où ils peuvent profiter d'une offre en nourriture plus variée (noisettes, faînes par exemple). Tout au long de l'année, les membres du couple utilisent chacun une cavité particulière pour y passer la nuit, arrivant environ 30 minutes avant le coucher du soleil et la quittant dès l'aube (BUTEV *et al.*, 2005). En Estonie, le suivi d'un individu durant novembre-décembre a permis d'établir les horaires de départ et de retour à la

27 Exception notable, cette femelle qui, en Finlande, a occupé le même territoire durant plusieurs années mais avec 4 mâles différents (LAINE, 1999). La raison de ces changements reste inconnue (prédation, abandon volontaire, etc.).

28 Ce cas de polyandrie a été réalisé en partie de façon décalée, les dépôts de ponte semblant ne pas avoir été synchrones. De plus, cette population est d'installation récente avec des individus arrivés de Sibérie lors d'invasions et devenus sédentaires, expliquant en partie le sex-ratio déséquilibré en faveur des mâles et le fort espacement des couples.

cavité : le matin, il quitte son abri jusqu'à 39 minutes avant le lever du soleil les jours clairs, quelques minutes avant les journées grises, avec pluie ou brouillard; le soir, il regagne son abri en moyenne 14,6 minutes après le coucher du soleil, là aussi les conditions météorologiques jouant un rôle important. Au total, la durée moyenne d'activité durant cette période s'établit à 7 heures et 11 minutes, soit 30 % du cycle nyctéméral (LINT, 1965). Durant l'incubation et le début du nourrissage des jeunes, c'est le mâle qui passe la nuit dans la cavité de reproduction.

La condition physique (rapport poids/longueur alaire) des sexes appartenant à une population de l'ouest de la Norvège a été étudiée durant 17 ans de novembre à juin avec un échantillon de 57 mâles et 55 femelles (HOGSTAD & STENBERG, 2005). Le poids moyen des mâles est constant de janvier à juin alors que celui des femelles diminue durant la même période, hors une augmentation en avril, correspondant à la période de ponte. Pour ce qui est de la condition physique, elle est meilleure chez les mâles tout au long de la période d'étude (moyenne de 0,73).

Celle des femelles durant mars-avril est corrélée positivement à la température des mois de janvier et février et négativement aux hauteurs de précipitations de février-mars (moyenne de 0,70) ; celle des mâles en étant indépendante (HOGSTAD & STENBERG, 2005).

Chez les individus capturés dans les Pyrénées occidentales, ce paramètre varie de 0,68 à 0,78 pour 4 mâles et de 0,68 à 0,74 pour 4 femelles en avril-mai ; pour 7 femelles à 2-3 jours de l'envol, ces valeurs s'établissaient de 0,73 à 0,84 (GOPA, inédit). Pour un mâle à l'envol, il est de 0,67 et de 0,81 pour un second à 7 jours de son envol (GOPA, inédit).

DOMAINE VITAL - TERRITOIRE

Les couples sont fidèles à leur domaine vital d'année en année (CRAMP, 1985; VIRKALA *et al.*, 1992; GOPA, inédit). La taille importante de ces derniers, la faible densité de l'espèce dans de nombreuses régions et l'absence de marquage des individus rendent l'estimation de la taille des territoires et domaines vitaux difficile. Il est admis que ces derniers couvrent une superficie de 100-150 ha en moyenne, avec des exceptions comme en Finlande où ils peuvent atteindre 2 km² (CRAMP, 1985) en période de reproduction. En Russie, BUTEV *et al.* (2005) donnent 150-200 ha. En Norvège le territoire de reproduction varie de 70 à 200 ha avec un éloignement maximal du nid de 6 km (BRINGELAND et FJAERE, 1981 ; STENBERG, 1990).

Dans les Alpes allemandes, le domaine vital va de 100 à 350 ha (SCHERZINGER, 1982), de 50 à 150 ha en Slovaquie (PAVLIK, 1999), jusqu'à 350 ha en Roumanie (SOCIETATEA ORNITOLOGICA ROMANA, 2018) et de 400-650 ha en Bulgarie (SPIRIDONOV *et al.*, 2011). Seuls des suivis télémétriques ou via des balises Argos ou GPS permettent d'obtenir des résultats fiables en ce domaine à condition d'être contextualisés et mis en regard avec la qualité des biotopes occupés et la densité de population. Ainsi, en Navarre (Espagne), des individus ont été équipés d'émetteurs de 2017 à 2019 permettant de suivre leurs déplacements: pour 14 individus suivis sur 7 territoires, la superficie moyenne exploitée en période de reproduction (**domaine vital**) est de 303,1 ha (86-585 ha), le mâle s'éloignant du nid deux fois plus loin que la femelle, jusqu'à 1 km de distance.

Le **territoire** (zone défendue) s'étend en moyenne sur 80,3 ha. (CAMPION, 2019; CAMPION *et al.*, 2020 a, b). Jusqu'à l'entrée en hiver (fin octobre), la taille du domaine vital ne varie pas. Il est à remarquer que, dans cette étude, 30 % des positionnements n'ont pu être obtenus pour diverses raisons techniques et que, selon les auteurs, « *the low availability of dead wood could also explain the high mobility of individuals observed in this study* ». Dans les Pyrénées françaises, les membres d'un couple se rendaient régulièrement à 600-650 m de leur nid pour ravitailler leurs jeunes mais il est à noter que leur arbre de nid se trouvait dans un petit bosquet environné de prairies et d'un lac (J.-L. GRANGÉ, inédit), situation totalement atypique.

En Russie, des distances de 350 à 520 m ont été constatées lors du nourrissage des jeunes au nid (FRIEDMAN, 1994).

En revanche, une étude semblable réalisée dans les Alpes autrichiennes arrive à des résultats bien différents : pour 50 individus équipés de radio-transmetteurs, le domaine vital varie d'une moyenne de 40 ha en période de reproduction à 94-178 ha en hiver (ETTWEIN *et al.*, 2020). Les auteurs soulignent que la taille de ce domaine vital est fonction du volume de bois mort sur pied et de la taille du boisement.

En Slovénie, une femelle reproductrice a été suivie durant 2 jours consécutifs par télémétrie et a exploré un domaine de 31 ha (DENAC & MIHELIC, 2019).

Par le biais de la recherche des nids de couples voisins, via la densité, il est possible d'avoir une idée assez fiable de la superficie d'un domaine vital : dans les Alpes autrichiennes, sur une surface de 1330 ha., chaque couple dispose, en moyenne, de 74 ha. si aucun chevauchement de domaine vital n'intervient (HOCHBNER *et al.*, 2015); à Białowieża (Pologne), cette surface varie de 78 ha à 137 ha selon la qualité du milieu (PUGACEWICZ, 2011).

Dans une zone à forte densité des Pyrénées occidentales (2000 ha), les nids de couples voisins sont à une distance moyenne de 977m (N = 12 couples) alors que ceux d'un même couple sont situés entre 62 et 232 m de distance d'une année à l'autre (GRANGÉ, inédit). Dans le centre des Apennins, la distance moyenne entre couples est de 1020 m (PINCHERA & PELLEGRINI, 1999) ou de 920m pour un minimum de 700 m (BERNONI, 1994), en Norvège, de 2800m (STENBERG & HOGSTAD, 1992), en Finlande de 3,5 km (LAINE, 1999), en Estonie de 1,5 à 2,5 km (LOHMUS *et al.*, 2000), en Pologne de 1160 m (750-1550 m) (PUGACEWICZ, 2011), en Russie de 1470m (BUTEV *et al.*, 2005) pour un minimum de 250 m dans les zones à forte densité (IVANCHEV, 1996) et jusqu'à 10,4 km (5-19 km) à l'extrême Nord de son aire de distribution (KOVALEV, 1998), en Suisse de 1450 à 1700 m (BÜLHER, 2008, 2021) et de 650-700 m en Slovaquie pour 2 couples (PAVLIK, 1999). On retrouve des valeurs proches de 100-150 ha, en considérant qu'il n'y a pas de chevauchement de domaines vitaux inter-couples, ce qui est une éventualité à envisager, du moins à certaines périodes de l'année; le territoire, par contre, ne fait l'objet que d'incursions ponctuelles, entraînant des réactions rapides des

« propriétaires ». Chez les Pics noir (BOCCA *et al.*, 2007) et mar (PASINELLI *et al.*, 2001), ce type de chevauchement a été mis en évidence sur des individus via le radio-tracking, en particulier en hiver.

Il y a une forte fidélité au domaine vital d'une année à l'autre : pour une population de *leucotos* avec de nombreux individus bagués en Norvège, 90 % des individus ont été observés durant l'hiver sur leur territoire de reproduction et 91 % des femelles marquées se sont reproduites l'année suivante à moins d'un kilomètre du site de nid de l'année précédente (HOGSTAD & STENBERG, 1997). En Finlande, dans une population déclinante, les 28 individus adultes bagués ont été contrôlés à moins de 15 km de leur site de capture les années suivantes (VIRKKALA *et al.*, 1992, 1993)²⁹.

Dans les Pyrénées occidentales, un mâle est observé 5 ans après sa capture à une centaine de mètres de celle-ci et deux autres mâles bagués ont été retrouvés les 2 années suivantes à quelques dizaines de mètres de leur lieu de capture, l'un des deux avec jeunes au nid; il en est de même d'une femelle occupant le même arbre de nid l'année suivant sa capture (GOPA, inédit).

Ce qui est certain, c'est que la taille du domaine exploité durant la période de reproduction est plus restreinte que celle parcourue durant les autres périodes du cycle annuel. En Russie, la zone exploitée à cette période ne représente plus que 55 à 60 % de la taille du domaine vital (BUTEV *et al.*, 2005). Pour un couple suivi à Iraty, versant espagnol, A. SENOSIAIN (1977) donne une valeur de 9,6 ha lors du nourrissage des jeunes et PAVLIK (1999) donne une surface de 6,3 à 9,9 ha en Slovaquie.

En hiver, PURROY (1972) donne 1,5 ha comme zone exploitée par un couple durant plusieurs jours, un autre individu se tenant à 1-2 km de là. En Tchéquie, la recherche de nourriture s'effectue dans un rayon de 150 à 300m du nid, correspondant à 7 à 28 ha (HROUZEK, 2007). HEGGLAND (2004) donne une surface de 33 ha en période de reproduction pour un couple occupant un territoire de bonne qualité en Norvège. En hiver, en Finlande, une femelle s'est cantonnée dans une zone de 2 km de rayon (SAARI & NORTUEVA, 1996) et deux mâles ont effectué des déplacements journaliers de 4 à 8 km (LAINE, 1999). À cette saison, existent quelques observations de Pic de Lilford aux marges de son biotope préférentiel (pré-bois par exemple) mais toujours à faible distance (PURROY, 1972; GOPA, obs. inédites) ; dans les Pyrénées, nous avons constaté des déplacements d'un même individu en recherche de nourriture sur une distance linéaire de 300 à 350 mètres (J.-L. GRANGÉ, inédit). La distance la plus importante rapportée serait de 50 km des plus proches populations sédentaires pour l'observation d'un individu en hiver en Sierra de Leyre (NOVAL, 1975)³⁰. On ignore s'il s'agit de jeunes individus à la recherche de territoires vacants.

L'espèce ne défend réellement qu'une zone assez limitée entourant l'emplacement du nid (territoire), s'approchant de tout intrus conspécifique et le poursuivant, dès que repéré. Ces situations sont rares et, plus l'on s'éloigne du centre du domaine vital, moins les réactions des propriétaires sont vives. Cependant, dans les Pyrénées où le sex-ratio est biaisé en faveur des femelles, une certaine coexistence-concurrence peut être observée : S. CARCAMO (com. pers.) a observé à deux reprises, en Navarre espagnole, 2 femelles côte à côte à des stades antérieurs à la ponte : en 2003, lors d'une parade entre un mâle et deux femelles et en 2015, 2 femelles viennent à la repasse et restent ensemble durant 20 minutes sur le même arbre.

En Russie, seuls 8 à 11 % de la superficie du domaine vital est utilisée pour une période donnée selon FRIEDMAN (1994). À l'intérieur d'un couple, les algarades sont rares et ne se produisent que si les oiseaux sont très proches l'un de l'autre (2-2,5 m) et seulement dans 14 % des cas (**Encart 10 Éléments d'éthogramme**).

BÜLHER, en Suisse a observé ce même comportement par 4 fois³¹. En hiver, il semble n'y avoir aucune défense réelle (obs. pers.). Concernant les autres espèces de Piciés, seul le Pic épeiche entraîne une réaction de défense lors de rencontres fortuites où le Pic à dos blanc n'a pas toujours le dessus, en particulier en hiver (PURROY, 1972; J.-L. GRANGÉ, obs. pers.). À Hokkaido, en hiver le Pic épeiche domine le Pic à dos blanc de façon systématique sur les placettes de nourrissage (HINO, 2005, 2007).

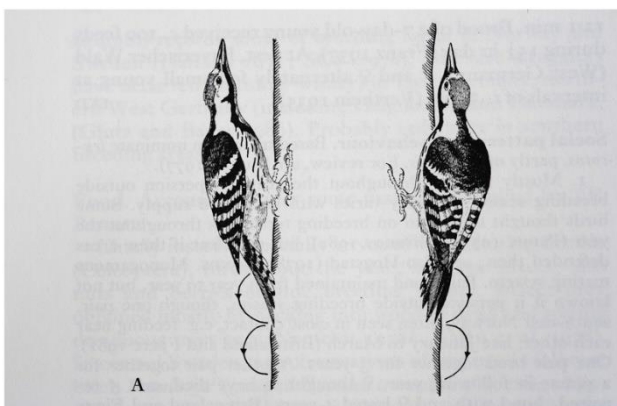
Dans les Pyrénées françaises, nous avons observé par deux fois l'appropriation de la cavité de reproduction du Pic de Lilford venant d'être achevée par le Pic épeiche, sans que ce dernier l'utilise pour s'y reproduire (GRANGÉ, inédit). Ce même phénomène a été observé en Finlande (VIRKKUNEN, 1967). Le Pics noir est bien toléré puisque ayant régulièrement son nid près de celui du Pic à dos blanc (moins de 100 mètres par deux fois dans les Pyrénées sans anicroche aucune). Le Pic de Sharpe a évincé une fois le Pic de Lilford de l'arbre où il avait débuté le creusement de sa cavité, l'arbre choisi présentant plusieurs cavités récentes de Pic de Sharpe ; ce dernier s'y est reproduit l'année même. La présence du Pic mar est marginale dans l'habitat du Pic de Lilford mais il a été observé réaménageant une cavité de cette espèce datant de 2 ans, sans suite, le Pic de Lilford s'étant reproduit à 200 mètres de là cette même année (GRANGÉ, obs. pers.). En Allemagne, FRANCK (1981) relate une nidification de Pic à dos blanc et de Pic épeiche sur un même arbre, un aulne, en 1979 avec envol probable des deux nichées. Cette promiscuité est très rare chez les Piciés européens : un cas semblable impliquant le Pic épeichette et le Torcol est rapporté d'Angleterre (CARLYON-BRITTON, 1925), un second concernant Pics épeiche et mar est décrit de Berlin en 2008 (WITT, 2010), un dernier concernant le Pic tridactyle et le

²⁹ Il existe des exceptions telle cette femelle qui, en Finlande, a été contactée avec un comportement reproducteur à 25 km de son lieu de naissance en avril puis à 15 km de là en mai (LAINE, 1999).

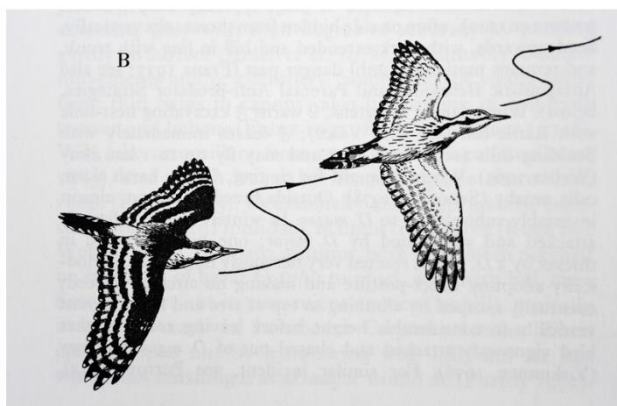
³⁰ Cette observation n'a pas été validée (A. SENOSIAIN et S. CARCAMO, *in litt.*) de même qu'une autre observation effectuée par IRIBARREN (1971) en hiver dans les bois de Biguëzal (région de Lumbier, Navarre).

³¹ Chez les pics en général, la compétition entre femelles est prononcée, due au rôle important du mâle dans cette famille (construction cavité, incubation nocturne notamment) (LIGON, 2004; BACKHOUSE, 2005). De plus, chez le Pic à dos blanc, il s'agit du sexe rare.

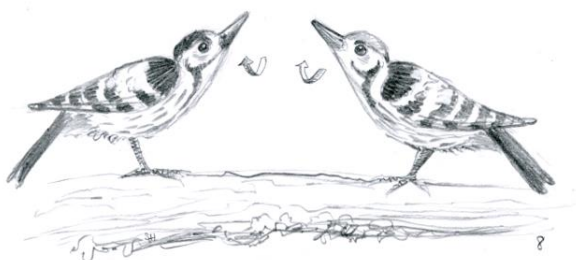
Encart 10. Éléments d'éthogramme



10a. Confrontation au perché : rencontre entre deux rivaux qui se jaugent de chaque côté d'un même tronc avec de petits sauts vers le bas (posture érigée, d'après PANOV in CRAMP (1985))



10b. Poursuites en vol : les 2 rivaux s'envolent et se poursuivent avec un vol oscillant en zigzag (d'après Panov, in Cramp, 1985)



10c. Cou tendu vers le haut et vers l'avant à 60° avec rotation du cou vers le haut à angle droit, les deux membres du couple se faisant face.



10d. Vol de démonstration sur trajectoire interrompue (en zig-zag).



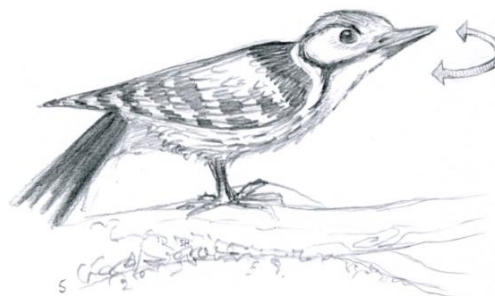
10e. Ailes relevées, queue ouverte, face à un conjoint.



10f. Gonflement du plumage dorsal, face à conjoint.



10g. tirant la tête et le cou vers le haut et vers l'avant à 45° avec repli des pattes (ventre ne touchant pas le substrat) et gonflement du plumage dorsal, queue toujours ouverte.



10h. Tortillement du cou vers la droite et la gauche, queue toujours ouverte.

Suite Encart 10

Les actes moteurs élémentaires (EMA) ont été compris comme un mouvement unique qui modifie la forme du corps de l'oiseau (le contour de l'oiseau au repos diurne a été pris comme point de référence initial). Un ou plusieurs EMA apparaissant simultanément forment une pose.

Dans les interactions agressives, les Pics à dos blanc présentent le plus souvent une queue complètement ouverte. Des sauts de remplacement et un étirement du cou vers le haut à un angle de 50-60° sont également observés. À un niveau d'excitation plus élevé, les oiseaux dirigent leur corps parallèlement à la branche, collant parfois leur corps et leur cou au substrat. Parfois, le Pic étend sa tête perpendiculairement à son corps et bat des ailes relevées au-dessus de son dos. L'étalement de l'oiseau sur le substrat et le balancement du cou et/ou de la queue d'un côté à l'autre sont extrêmement rares, combinés dans tous les cas à un étirement du cou vers le haut. Habituellement, toutes les manifestations agressives se produisent avec le plumage tenu près du corps, ce qui fait que la silhouette de l'oiseau semble allongée et le bec particulièrement gros.

Le système d'affichage agonistique de *D. leucotos* vise à maintenir un «micro-territoire» autour de l'oiseau et est inefficace pour réguler les densités de peuplement existantes. Par rapport à *D. major*, *D. leucotos* a des seuils de réactions agressives beaucoup plus élevés, et les réactions elles-mêmes ne sont pas orientées vers la protection du site en soi, mais vers le maintien de la distance. La périphérie des domaines vitaux, qui se chevauchent largement, n'est protégée que par l'évitement mutuel. Un tel système de communication s'est très probablement développé en réponse à la distribution aléatoire sur une large zone de la nourriture principale de l'espèce, les xylophages, qui conduit généralement à une réduction de la territorialité.

D'après FRIEDMAN, 1994 et PANOV, 1983

Pic épeiche en Russie (FÉTISOV, 2017b). De façon générale la distance entre nids de Pic à dos blanc et des Picedés sympatriques est plus faible que celle entre nids de couples voisins de l'espèce (GRANGÉ, inédit ; BUTEV *et al.*, 2005 qui donnent une distance moyenne de 200-300 mètres ; BÜLHER, 2008 : 120 à 410 m pour le Pic épeiche et 60 à 130 m pour le Pic noir).

UTILISATION DE L'HABITAT - RECHERCHE DE NOURRITURE

CZESZCZEWIK (2010) parle d'une ségrégation de niche trophique horizontale entre partenaires du couple pour cette espèce, recherchant au même moment leur nourriture dans des parties du domaine vital différentes ; HOGSTAD (1978) parle d'allopatric micro-géographique. En Suède, le Pic à dos blanc délaisse les arbres à petit diamètre pour sa recherche de nourriture, préférant ceux à moyen et fort diamètre avec une forte préférence pour les feuillus (96 %) tels bouleau, saule, aulne et chêne, certains étant exploités surtout dépérissants ou morts (conifères), les autres plutôt sains (AULEN, 1988 ; RANKKA, 2021).

Les méthodes de collecte de proies varient selon l'espèce d'arbre considérée et le temps passé à extraire les insectes varie en conséquence : jusqu'à 2 minutes pour le glanage, le martelage de l'écorce et de 4 à 6 minutes pour l'écaillage de l'écorce et l'attaque profonde du bois. Pour chaque arbre visité, un seul site est exploité dans 63 % des cas, 2 sites dans 21 % et 3 dans 9 % (AULEN, 1988). Pour cet auteur, le Pic utilise diverses parties d'arbres différents selon la présence potentielle d'insectes.

Ailleurs, l'obtention de la proie peut prendre jusqu'à 20 minutes (NUORTEVA *et al.*, 1981). En Hongrie, THIBAUT DE MAISIÈRES (1940) rapporte l'observation d'une femelle travaillant l'écorce d'un hêtre durant 45 minutes sans interruption de plus de 4 secondes pour une centaine de coups/minute : « elle ne travaille qu'une faible surface de tronc et se maintient toujours du même côté. Souvent, elle frappe ses coups un peu en oblique, quelques coups à droite, quelques coups à gauche. Pour rejeter l'écorce qui la gêne, elle met la tête un peu sur le côté, la joue contre l'arbre et introduit son bec sous le lambeau d'écorce qui se détache. »

La méthode la plus fréquemment utilisée en Hongrie est l'attaque profonde (46 %) suivie de l'écaillage de l'écorce (29 %) (CZAJLIK&HARMOS, 2000). En Pologne, c'est l'écaillage de l'écorce et l'attaque du bois qui prédominent (CZESZCZEWIK, 2009 b). En Norvège, l'espèce a été observée uniquement sur des arbres morts ou dépérissants durant l'hiver (HOGSTAD, 1978). En Estonie, 71 % des arbres utilisés en hiver sont morts ou dépérissants contre seulement 24% les autres saisons, avec les feuillus très majoritairement visités (KINKS, 2000). En Pologne (Białowieża NP), 13 essences sont utilisées tout au long de l'année, les chandelles l'étant plus en hiver à l'inverse des arbres au sol (recouverts de neige à cette saison) ; les substrats vivants atteignent 44 à 51 % des sites utilisés, les troncs étant préférés (61 %) ; le diamètre des arbres exploités est préférentiellement de 20 à 50 cm (49 %) puis supérieur à 50 cm dans 33 % des cas. Le temps passé sur un même arbre augmente en hiver : de 2,4 minutes en moyenne au printemps à 8,7 minutes en hiver (CZESZCZEWIK, 2009 b ; KAJZER, 2011).

En Suisse, jusqu'à 97 % des sites de recherche de nourriture se trouvent sur des parties mortes des arbres (BÜLHER, 2009). En Autriche, cette proportion atteint 55 %, le hêtre étant préférentiellement utilisé (FRANK, 2002, 2003). En Hongrie, les hêtres de 60 à 80 cm de diamètre constituent 50 % des arbres visités à la recherche de nourriture alors qu'ils ne constituent que 10 % du peuplement et 20 % pour ceux d'un diamètre inférieur à 30 cm (CZAJLIK&HARMOS, 2000) ; seulement 49 % des sites de recherche de proies sont des parties mortes dans ce pays (CZAJLIK&HARMOS, 2000).

Par contre dans une hêtraie-sapinière des Carpates Tchèques, le hêtre et le sapin sont délaissés au profit de l'érable sycomore et de l'orme de montagne (KORNAN & ADAMIC, 2017).

Pour *lilfordi*, dans les Abruzzes, le pic utilise des arbres feuillus matures à fort diamètre, soit sains (43 %) soit morts (41 %) ou avec des parties mortes (9 %) (MELLETTI & PENTERIANI, 2003). Dans les Pyrénées, sur un faible échantillon, le Pic de Lilford utilise des arbres de plus de 8 m de haut dans 47 % des cas, les troncs dans 76 % des cas pour un diamètre moyen d'environ 30 cm (GRANGÉ, 1991a).

Dans les Pyrénées occidentales, mi-mai, une observation continue de 30 minutes d'un individu mâle se nourrissant sur des troncs décomposés et sans écorce, au sol, a permis de voir que, chaque 3 ou 4 coups de bec, l'oiseau capturait une larve et a exploité une surface d'environ 1 ha avant de s'éloigner en vol vers son nid (C. ANDRÉ et J.-J. GARCET-LACOSTE, *in litt.*).

Pour *insularis* de Taïwan, CHEN (1997) met en évidence un changement saisonnier dans l'état sanitaire d'arbres où l'espèce recherche sa nourriture avec une exploitation plus importante des arbres morts et dépérissants durant la période de reproduction, corrélée à une hauteur de recherche plus grande. Ces changements correspondent à une offre en proie qui varie saisonnièrement.

Sur l'île Ulleung, N. MOORES me précise (*in litt.*), concernant *takahashii* : « Behaviourally, they seemed strikingly different to any *D. leucotos* I have seen before-either in Japan or Korea. They were pecking for short intervals in small branches ; sometimes clasping branches and sitting across them, more like a smaller woodpecker than a white-backed. »

Chez le Pic à dos blanc *lato sensu*, existe un dimorphisme sexuel concernant les valeurs biométriques, en particulier pour la longueur du bec et le poids (voir *supra* biométrie). Cette différence est souvent expliquée par le fait qu'un tel dimorphisme permet à chacun des membres du couple d'exploiter des niches alimentaires différentes, ce qui réduit la compétition trophique entre les sexes. En effet, il existe deux stratégies possibles : soit les sexes utilisent des sites distincts, évitant de se rencontrer sur un même groupe d'arbres nourriciers, soit ils exploitent de façon différente un même site (FRIEDMAN, 1994).

Concernant les populations de *leucotos* scandinaves, une telle différence existe tout au long du cycle annuel pour la recherche de nourriture, tant dans le choix de l'arbre exploité, son état sanitaire, son diamètre et la méthode utilisée. La hauteur n'est pas significativement différente entre les deux sexes (AULEN, 1988 ; AULEN & LUNDBERG, 1991 ; STENBERG & HOGSTAD, 2004). En Pologne, par contre, les membres du couple ne présentent pas de différences significatives quant à leur mode de recherche de nourriture, une tendance à exploiter plus les branches et à une hauteur supérieure est tout de même constatée pour la femelle (CZESZCZEWIK, 2010). Cette divergence de comportement peut être due à la qualité biotique supérieure de la zone d'étude polonaise (forêt primaire de Białowieża) où les oiseaux trouvent une diversité de proies potentielles bien plus importante que dans les forêts dégradées de Scandinavie.

À Taïwan, pour *D. l. insularis*, les mâles utilisent plus les arbres de fort diamètre et moins ceux de faible diamètre que les femelles avec une méthode de recherche d'attaque profonde des troncs beaucoup moins utilisée par la femelle (CHEN, 1997).

Pour *lilfordi*, sur des tailles d'échantillon faibles, tant dans les Abruzzes (BERNONI, 1994 ; COSTANTINI *et al.*, 1995) que dans les Pyrénées (PURROY, 1972 ; SENOSIAIN, 1977 ; GRANGÉ, 1991a), une différence existe pour la hauteur, le diamètre et la partie du site exploité ainsi que pour la méthode, le mâle se tenant plus bas dans des arbres à plus gros diamètre et fréquentant moins les branches ; la femelle utilise surtout le glanage et le martelage de l'écorce, le mâle plutôt l'attaque profonde du bois. Dans les Pyrénées occidentales, sur 131 sites exploités, les branchages représentent 34 % seulement, tous sexes confondus, le mâle prospectant les troncs dans 85 % des occurrences (GRANGÉ, 1991a ; GRANGÉ, inédit), ce qui va dans le sens de cette hypothèse.

MATSUOKA (1979) souligne que la relative grande taille de l'espèce l'empêche (ou le gêne) pour inspecter les branches de faible diamètre, le mâle étant le plus pénalisé au vu de son poids supérieur. Il est à noter que ces différences constatées dans l'exploitation des ressources chez le Pic à dos blanc sont dues au seul dimorphisme biométrique et non à une dominance du mâle au sein du couple (AULEN & LUNDBERG, 1991 ; GRANGÉ, 1991a ; CZESZCZEWIK, 2010)³².

Plus anecdotique, l'espèce a été observée cherchant sa nourriture sur des tas de bois de chauffage dans le Nord de la Russie (LIVANOVA *et al.*, 1997). Près de Moscou, jusqu'à 7 individus différents ont été observés, en juillet, cherchant leur nourriture (fourmis *Formica* sp.) dans de la mousse au sol, creusant une parcelle d'une superficie de 6 à 8 × 7 à 9 cm à une profondeur de 2 à 3 cm, pendant 60 à 75 secondes (REZANOV, 1997). L'auteur suggère que ce type de recherche est moins coûteux énergétiquement que celui consistant à creuser l'écorce des arbres.

Le Pic à dos blanc, pour localiser ses proies sous l'écorce semble utiliser l'ouïe qui lui permet de repérer des galeries (les coups de bec y ont un « rendu » différent selon leur présence ou non) et les déplacements des larves à l'intérieur de ces galeries (NUORTEVA *et al.*, 1981). Ce mode de repérage est aussi utilisé par l'Aye-aye *Daubentonia madagascariensis*, un primate que certains nomment Pic de Madagascar et qui se nourrit de larves d'insectes xylophages qu'il détecte en tapotant les troncs avec son doigt spécialisé.

L'utilisation de l'odorat par l'espèce devrait être étudiée, son rôle dans la détection d'arbres infestés par des insectes par les Mésanges bleue *Cyanistes caeruleus* et charbonnière *Parus major* a été mis en évidence chez le Pin sylvestre

³² Cependant, HOGSTAD & STENBERG (2005) notent qu'en hiver, sur des mangeoires, lorsque le couple y arrive simultanément, avant de s'en approcher, la femelle attend que le mâle s'y soit nourri avant d'en approcher, phénomène observé 5 fois sur 7 occurrences.

Pinus sylvestris (MÄNTYLÄ *et al.*, 2016) et chez le Pommier *Malus sylvestris* (AMO *et al.*, 2013), grâce à la présence de composés volatils spécifiques relâchés par l'arbre.

Les marques de bec laissées par l'espèce sur les troncs ou branches ont une largeur moyenne de 2-5 mm et sont distinguables de celles du Pic noir qui ont une valeur moyenne de 4-7 mm (UNNO, 2016). En Allemagne, la surface arrachée est de 3 à 6 cm de long pour une largeur de 0,5 à 1 cm avec des impacts principalement horizontaux (SCHERZINGER *in* BLUME & TIEFENBACH, 1997). Cependant, le Pic à dos blanc peut creuser des trous coniques dont le diamètre moyen est de 8,1 cm, comme en Finlande sur des Trembles (NUORTEVA *et al.*, 1981).

RÉGIME ALIMENTAIRE (Encarts 11 et 12)

Le Pic à dos blanc est réputé se nourrir surtout de larves et d'insectes sapro-xylophyles et plusieurs études de son régime alimentaire confirment ce fait. La grande majorité des études portent sur les grandes catégories de proies apportées aux jeunes au nid, bien peu sur les proies consommées par les adultes.

En Suède, 46 % des apports aux jeunes consistent en larves vivant à l'intérieur du bois, 45 % vivant à la surface et 5 % d'un mélange (AULEN, 1988). En Norvège, les larves vivant à l'intérieur du bois représentent 72 % des apports en poids, contre 27 % pour les insectes de surface et le reste est constitué d'araignées et d'escargots (HOGSTAD & STENBERG, 1997). En Russie, chenilles, larves et Tipulidés dominant dans les proies apportées aux jeunes (BUTEV *et al.*, 2005). Dans les Alpes bavaroises, 60 à 68 % des apports consistent en des larves de Cerembycidés, le mâle en apportant plus fréquemment (CRAMP, 1985). En Slovaquie, en chênaie, 70 % des apports sont constitués de chenilles (PAVLIK, 1999).

Pour *lilfordi*, dans les Abruzzes, l'apport de larves xylophages varie de 91 % en début de nourrissage des jeunes à 62 % en fin d'élevage (BERNONI, 1994). Dans les Pyrénées occidentales, en moyenne, tous stades confondus, 35-50 % des apports, en nombre, consistent en larves d'insectes sapro-xylophyles (GRANGÉ, 2016) avec un maximum de 76 % pour un couple suivi en 2019 durant 50 heures (GOPA, inédit) ; des araignées du genre *Amaurobius* et des larves de Buprestidés ont également été identifiées (GOPA, inédit). Il est à noter que si l'on prend en compte la biomasse des proies, l'importance des larves xylophages devient prépondérante : en Norvège, ce type de proie représente 24 à 29 % en nombre mais 70 à 79 % en poids (HOGSTAD & STENBERG, 1997).

Pour *quelpartensis* des îles Jeju, les proies apportées aux jeunes sont composées principalement de Lépidoptères (41,1 %) et de Coléoptères (39,7 %), les Araignées comptant pour 4 %, les auteurs ne constatant aucune différence entre les types de proies apportées par chaque sexe (YANG *et al.*, 2009). Pour la Russie, POLIANOV (*in* BUTEV *et al.*, 2005) a calculé un poids moyen des apports aux jeunes de 665mg. (206-1755mg.) pour 30 apports.

La valeur énergétique des deux types de proies, insectes sapro-xylophyles vs. insectes de surface, a été calculée par AULEN (1988) en Suède avec des valeurs respectives de 2 146 et 2 562 cal/g. Il évalue à 30-45 g/jour la masse consommée, soit 64,4 à 85,8 Kcal/jour, sachant qu'un adulte a besoin de 62 Kcal/24 heures à 0° Celsius (AULEN, 1988). Pour le Japon, URAMOTO (1961) évalue les calories consommées par un individu entre 100 et 130 Kcal/jour. En Finlande, la consommation journalière d'un individu peut atteindre en théorie 50 proies, sur la base d'un temps de capture de 15-20 minutes, plus réalistiquement une trentaine car l'oiseau doit se plier à d'autres activités. Sur cette base, il ingère 25 à 40 g par jour de nourriture (REINIKAINEN, *in* NUORTEVA *et al.*, 1981).

Pour les Pyrénées françaises, sur la base du nombre de nourrissages / jour observé selon le stade et un poids de 0,5-0,7 g / larve apportée, la valeur énergétique moyenne / jeune / jour (sur la base de 3 individus) est estimée à 19,6-27,5 Kcal (3 jeunes) et 24,6-34,6 Kcal (2 jeunes) au stade I ; 46,4-65 Kcal (3 jeunes) au stade II, 42,9-60 Kcal (3 jeunes) et 50,4-70,6 Kcal (2 jeunes) au stade III, sachant que, selon CRAMP (1968), cette valeur pour un adulte varie de 64,4 à 85,8 Kcal/jour.

En Finlande, en hiver, sur les sites travaillés par le pic, des larves de 6 espèces de Coléoptères, 7 d'Hyménoptères et autant de Diptères y ont été trouvées (SAARI & NUORTEVA, 1996). En Suède, les espèces d'insectes présentes sur des parties d'arbres visités par les pics comprennent 42 Coléoptères, 6 Lépidoptères et 1 Diptère (AULEN, 1988). En Russie, en été, les fourmis, larves de xylophages, chenilles dominant (BUTEV, 2005). Parfois, selon les milieux, des Orthoptères, des araignées et des mollusques sont capturés (CRAMP, 1985).

À l'automne, dans ce même pays, le régime devient plus varié avec présence de fruits d'arbres divers : noisetier, noyer, charme, chêne, cerisier, sorbier, merisier, frêne, et des graines de conifères (RUGE & WEBER, 1974 ; BUTEV *et al.*, 2005) et, entre août et novembre, les xylophages ne représentent plus que 40 % du régime alimentaire de l'espèce (KHOKHLOVA, 2020).

En Allemagne, l'analyse de 10 fientes a permis de trouver 17 espèces d'arthropodes appartenant à 10 familles et 5 ordres différents, avec une équivalence xylophages (39,8 %) - fourmis (42 %) pour un volume moyen de 1 500 mm³ (PECHACEK & KRISTIN, 1993). En hiver en Slovaquie, 89,5 % des proies consistent en larves de Scolytidés et Cérambicidés (PAVLIK, 1999).

Encart 11.- Observation du 21 novembre 1993

Deux Pics de Lilford (mâle et femelle) contactés à 1 200m dans une hêtraie-sapinière en vallée de Barétous (Béarn) ; ils cueillent des noisettes sur un petit noisetier exposé plein Sud, à la façon des mésanges. Ils se pendent sur la tige et attrapent le fruit, avec difficulté : le mâle laisse tomber par deux fois une noisette à terre et la femelle une fois. Lorsque le fruit est cueilli, ils vont le consommer, en l'ouvrant, soit contre un bouleau au sol (femelle), soit contre un tronc mort sur pied (mâle). Chaque oiseau cueille ainsi 3 noisettes en 20 minutes d'observation.

Le Pic à dos blanc pyrénéen met-il des aliments en réserve ? (Nos Oiseaux, vol. 41 (2), 1991)

Le 14 juillet 1990, lors d'une prospection ornithologique dans une hêtraie-sapinière béarnaise (Pyrénées-Atlantiques), à une altitude de 1300 mètres, je découvre un mâle adulte de Pic à dos blanc qui exploite un sapin de façon tout à fait classique. Quelques instants plus tard, il s'envole sur quelques mètres et se pose contre un vieux fût de sapin étêté et totalement écorcé, haut de 15 mètres. Là, il pénètre dans une cavité circulaire d'environ 12 centimètres de diamètre et y disparaît totalement. Des feuilles mortes de hêtre sont éjectées par l'orifice et l'oiseau reparait au bout de deux minutes avec une faîne au bec ; il sort, progresse le long du tronc sur environ 50 centimètres et place son butin dans une encoche du tronc ; puis il regagne la cavité et s'y retire de nouveau. J'assiste ainsi par trois fois à ce manège en dix minutes, après lesquelles l'oiseau s'éloigne définitivement.

Il est à remarquer qu'à aucun moment les trois faînes transportées n'ont été entamées à coups de bec. La cavité exploitée avait, selon toute vraisemblance, servi de garde-manger ou de gîte hivernal à un écureuil. Comment interpréter ce comportement énigmatique ? A première vue, il semble motivé par une mise en réserve de nourriture : il n'est pas exclu que l'oiseau consomme ultérieurement ces faînes au hasard de ses pérégrinations dans ce territoire qu'il occupe toute l'année. Or, le stockage d'aliments n'a jamais encore été signalé chez cette espèce ni (à notre connaissance) chez les autres Picedés européens. De plus, les fruits tels que faînes ou noisettes n'entrent que pour une part infime dans le régime alimentaire du Pic à dos blanc qui se compose surtout d'insectes et larves xylophages, agrémenté de divers autres invertébrés. Comme il n'a aucune peine à obtenir ce genre de proies en hiver en exploitant les arbres morts et pourrissants qui abondent dans son biotope, on ne voit aucune nécessité pour ce Pic de constituer des réserves à l'instar du Cassenoix moucheté et du Geai des chênes, chez lesquels ce comportement est particulièrement élaboré. Tout cela confirme le caractère exceptionnel de l'observation rapportée et l'explication la plus plausible est celle d'un comportement de jeu, voire d'une lubie individuelle. Paul GÉROUDET m'a fait part de ses suggestions sur les raisons de ce comportement, évoquant une « invention » de la part de cet individu.

Encart 12.- Régime alimentaire du Pic à dos blanc

(PIECHOCKI, 1958 ; CHIBA, 1969 ; CRAMP, 1985 ; AULEN, 1988 ; PECHACEK & KRISTIN, 1993 ; HOGSTAD & STENBERG, 1997 ; PAVLIC, 1999 ; GORMAN, 2004 ; BUTEV *et al.*, 2005 ; YANG *et al.*, 2009 ; GOPA, inédit)

PROIES ANIMALES**Arthropodes**

Coleoptera : *Pyrocroidae*, *Lucanidae*, *Dynastidae*, *Carabidae*, *Lymexylidae*, *Elateridae*, *Buprestidae*, *Anobiidae*, *Cisidae*, *Tenebrionidae*, *Mordellidae*, *Mellandryidae*, *Scarabidae*, *Cerambycidae*, *Pyrochroidae*, *Chrysomelidae*, *Cucurionidae*, *Scolytidae*, *Nitidulidae*, *Staphylidae*.

Lepidoptera : *Yponomeutidae*, *Sesiidae*, *Tineidae*, *Lymantriidae*, *Geometridae*, *Cossidae*, *Plutellidae*, *Noctuidae*, *Tortricidae*, *Papilionidae*, *Pyrallidae*, *Arctiidae*.

Hymenoptera : *Xiophyridae*, *Specidae*, *Siricidae*, *Tenthredinidae*, *Formicidae*

Diptera : *Tipulidae*, *Rhagionidae*, *Asilidae*, *Mycetophilidae*, *Chironomidae*, *Tabanidae*, *Culicidae*, *Cecidomyidae*

Homoptera : *Acrididae*, *Cicadidae*, *Aphrophorinae*

Ephemeroptera**Anisoptera**

Orthoptera : *Tettigoniidae*

Heteroptera

Myriapoda : *Centipedes*, *Millipedes*

Arachnida : *Aranea*, *Pisauridae*, *Araneidae*.

Mollusca : Gastéropodes

Mammalia : restes d'os et poils de souris

VÉGÉTAUX (FRUITS, GRAINES)

Noisetier, Chêne, Prunellier, Nerprun, Cerisier à grappes, Sorbier, Sumac, Lierre, Pin, Sapin, Cèdre, If, Noyer, Frêne, Hêtre.

En Navarre espagnole, le contenu stomacal de deux individus capturés début octobre était composé d'une majorité de restes de noisettes, de 75 larves de Diptère (genre *Xylophagus*) et de restes de Cerambycides, Buprestides et Carabides (PURROY, 1972). La consommation de noisettes et de faînes a également été constatée en automne dans les Pyrénées françaises (GRANGÉ, 1991b, inédit, voir **encart 11**). En Navarre, G. GOROSPE et A. SENOSIAIN (*in litt.*) ont décrit la façon dont l'oiseau plaçait les noisettes dans une fissure de l'écorce d'un hêtre puis les travaillait pour en extraire le contenu.

Un mode d'alimentation original et jamais observé jusqu'alors a été décrit de Mongolie pour un individu exploitant un os durant plusieurs minutes, essayant d'en atteindre la moelle ; d'après l'observateur, il pourrait s'agir d'une habitude individuelle, les cadavres d'animaux étant réguliers dans cette zone (SCHLEICHER, 2010). Il est à remarquer, qu'au vu de la date d'observation (mars), il se peut que certains individus femelles aient trouvé un moyen d'obtenir du calcium très utile à la formation prochaine des œufs, via cette habitude³³.

³³ Chez le Pic à face blanche *Leuconotopicus borealis* d'Amérique du Nord, des femelles prêtes à pondre ont été observées se nourrissant de débris d'os contenus dans les pelotes de réjection de rapaces (REPASKY *et al.*, 1991), un Pic à tête rouge *Melanerpes erythrocephalus* de la moelle (STYRSKY & STYRSKY, 2003) et un Pic à dos noir *Picoides arcticus* femelle se nourrissait de coquilles d'oeuf de poule (VILLARD, 1999).

Le contenu stomacal d'un individu japonais (taxon *stejnegeri*) contenait des os et poils de souris (CHIBA, 1969)³⁴. Chez un oiseau de l'ouest du Caucase (*lilfordi*), des gastrolithes de 2mm de diamètre ont été trouvés dans son estomac (PEKLO, 2011). Chez deux *lilfordi* roumains, du sable a été retrouvé dans leur estomac (DOMBROWSKI, 1912).

Plus curieusement, l'analyse d'un *leucotos* en Suède a montré des niveaux élevés de plomb : 26,2 mg kg⁻¹ dans le foie et 0,02 mg kg⁻¹ dans les reins. De façon générale, des niveaux de plomb de >5mg kg⁻¹ sont considérés comme diagnostiques d'un empoisonnement au plomb chez les oiseaux. Il aurait été contaminé suite à l'ingestion de plombs de chasse incrustés dans l'écorce des arbres, leur impact ressemblant aux entrées de galeries des insectes xylophages (MÖRNER & PETERSSON, 1999).

La nature des proies, base de l'alimentation du Pic à dos blanc, implique une ingestion importante de chitine qui est expulsée via des pelotes de régurgitation, comme chez de nombreuses familles d'oiseaux. Ce phénomène est très peu noté dans la large littérature consacrée à l'espèce : seul, MATSUOKA (1986) relate son contenu pour *subcirris* d'Hokkaido, composé de baies de lierre et de restes de coléoptère. Nous avons observé une seule fois l'expulsion d'une pelote pour *lilfordi* de la part d'une femelle nourrissant ses jeunes.

ÉMISSIONS VOCALES – TAMBOURINEMENT

« Peu farouche, il se laisse observer de près, lançant de temps à autre, un « Kiuk » doux, beaucoup moins énergique que le « Tjik » de l'Epeiche, rappelant un peu le « Kuk » d'alarme du Merle noir. »

HAINARD et BURNIER, 1958

Le Pic à dos blanc possède un répertoire de cris relativement limité en sus du son instrumental qu'est le tambourinement ; nous suivons la classification établie par WINKLER & SHORT (1978) dans leur important travail sur les émissions vocales des pics des genres *Dendrocopos* (au sens de l'époque) et *Picoidea*. Ils répertorient 7 types de cris pour l'espèce qui peuvent se rapporter à 3 situations : localisation d'un congénère et état « émotionnel » (cris de contact - *call note* ; cri d'agitation - *rattle call*), cris des jeunes au nid (gazouillis, piailllements - *chirp, squeak calls*), cri de détresse (*distress call*).³⁵

Dans un travail récent, YING *et al.* (2022) ont comparé les émissions vocales du Pic à dos blanc de 4 régions (Asie, Europe de l'Est, du Nord et Centrale) et en ont conclu qu'il existe des différences biogéographiques dans les vocalisations, ces dernières étant cependant les plus similaires entre régions comparées à celles des Pics syriaque et épeiche. Les populations d'Asie étant les plus particulières de ce point de vue (le taxon *lilfordi* n'a pas été pris en compte dans cette étude).

Le tambourinement est spécifique des Pucidés (certaines espèces n'utilisent pas ce type d'appel - Torcols - ou très rarement, tels les Pics vert et mar) et de quelques Capitonidés ; sa réelle nature n'a été établie qu'à la fin du XIX^{ème} siècle (BREWSTER, 1876 ; BESAUCÈLE, 1900 ; DELAMAIN & DELAMAIN, 1937) et il existe encore un débat sur sa signification exacte, les auteurs lui attribuant des finalités différentes : équivalent au chant des passereaux (défense territoriale, recherche d'un partenaire), situation dans l'espace (maintien du lien intra-couple, localisation du partenaire) (WINKLER & SHORT, 1978 ; ZABKA, 1980 ; KILHAM, 1983 ; FRIEDMAN, 1994 ; EBERHARDT, 1997 ; DODENHOFF *et al.*, 2001 ; WINKLER & CHRISTIE, 2002). Il s'agit donc d'un signal à multiples fonctions. Cependant, le fait que plusieurs espèces puissent répondre au tambourinement d'une espèce donnée rendent sa fonction d'isolement reproductif fragile. Il semble que ce serait plutôt un moyen de transmettre au partenaire des informations sur le site de tambourinement ayant trait aux potentialités de reproduction (habitat et/ou arbres de nid favorables par exemple) grâce à ce signal à longue portée qui est surtout utilisé durant cette phase du cycle de vie des pics (WINKLER & SHORT, 1978 ; WINKLER & CHRISTIE, 2002). GARCIA *et al.* (2020) distinguent 6 types de tambourinement sur la base de 22 variables acoustiques, celui du Pic à dos blanc étant rattaché à la catégorie « accéléré ».

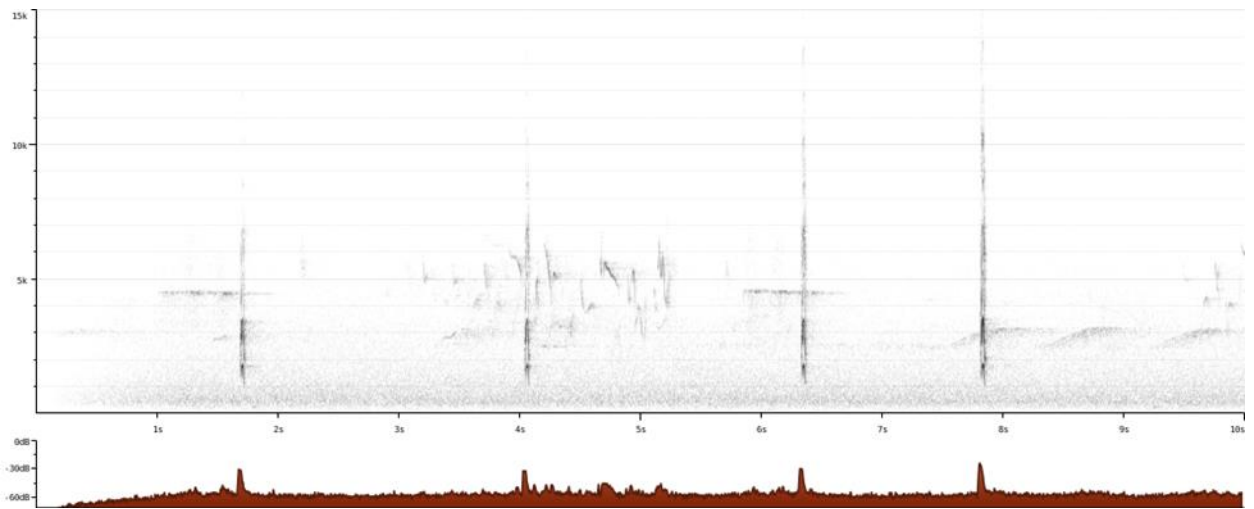
De fait, il a été démontré que seule la cadence du tambourinement (nombre de coups/seconde) est prépondérante pour la reconnaissance spécifique (DODENHOFF *et al.*, 2001). Cette caractéristique est due au fait qu'une contrainte physique existe concernant la vitesse de tambourinement, dépendante de la taille de l'espèce, contrairement à la durée de ce signal qui en est indépendante (ZABKA, 1980 ; MILES *et al.*, 2018). Cependant, MOODY *et al.* (2022) montrent que la cadence et la longueur du tambourinement ont évolué de concert chez les diverses espèces étudiées. Par contre, à l'intérieur d'une même espèce, ces paramètres ont évolué indépendamment, sauf exceptions, dont celle du Pic à dos blanc où il a été mis en évidence une co-variation (voir *infra*).

34 Un Pic à front doré *Melanerpes aurifrons* du Belize a été observé nourrir à plusieurs reprises ses jeunes de chair d'un cadavre de souris qu'il avait précédemment coincé dans l'anfractuosité d'un piquet (les auteurs ignorent si l'animal a été tué par le Pic ou simplement ramassé comme cadavre (STYRSKY & STYRSKY, 2003).

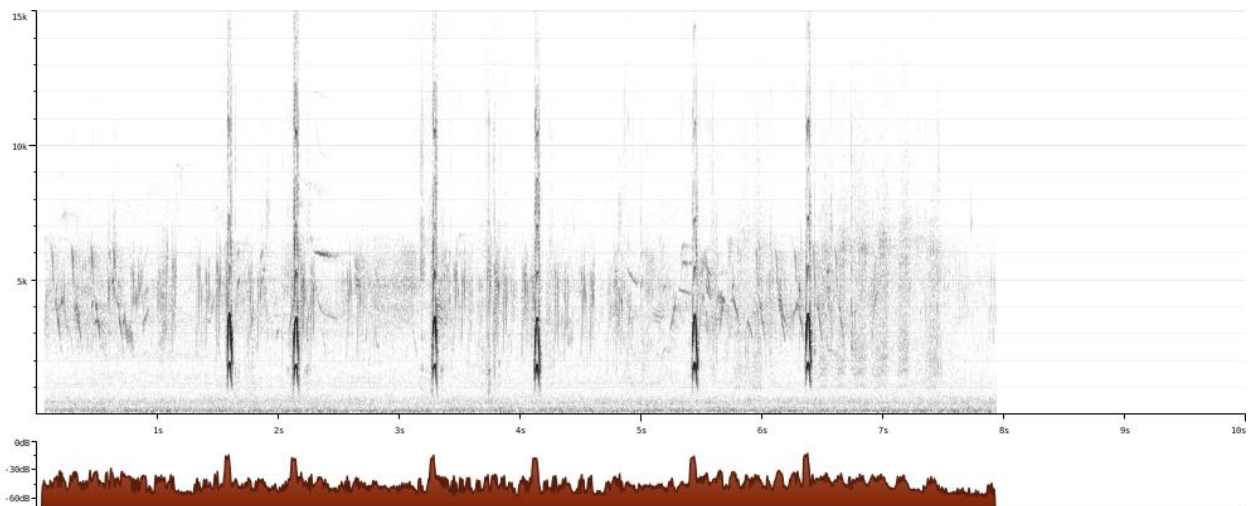
35 Chez certaines espèces ne tambourinant pas (ou rarement), ces cris de contact, selon leur type, permettent d'identifier les individus « étrangers » ou les voisins non appariés comme cela a été établi pour le Pic mar (WĘGRZYN et LENIOWSKI, 2020 ; WĘGRZYN *et al.*, 2021).

Pic à dos blanc *Dendrocopos leucotos* (*sensu stricto*)

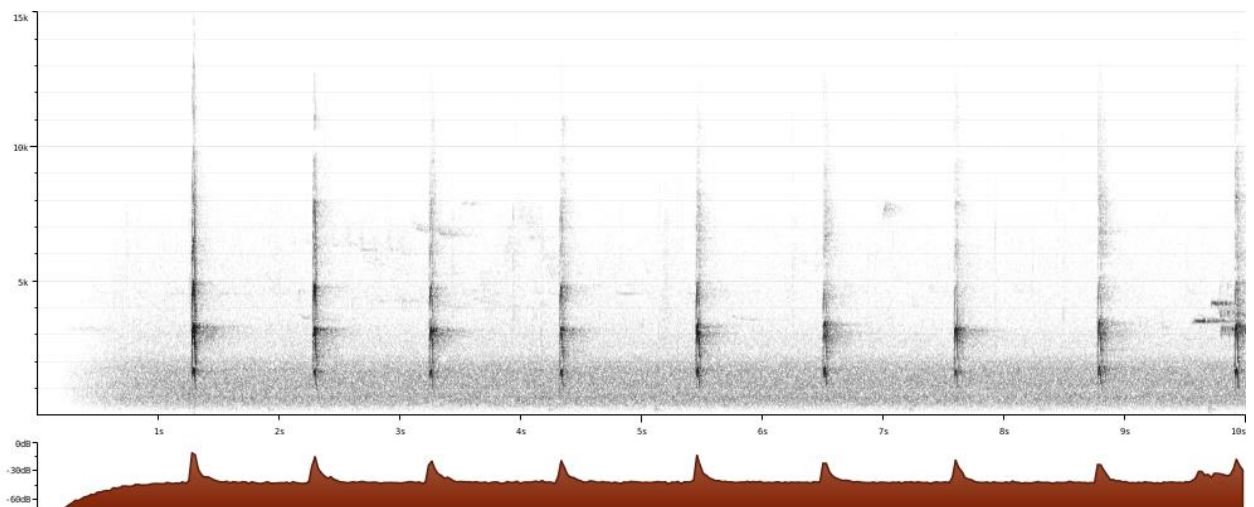
Cris de contact



Estonie *D. l. leucotos* XC 719799 U. PAAL

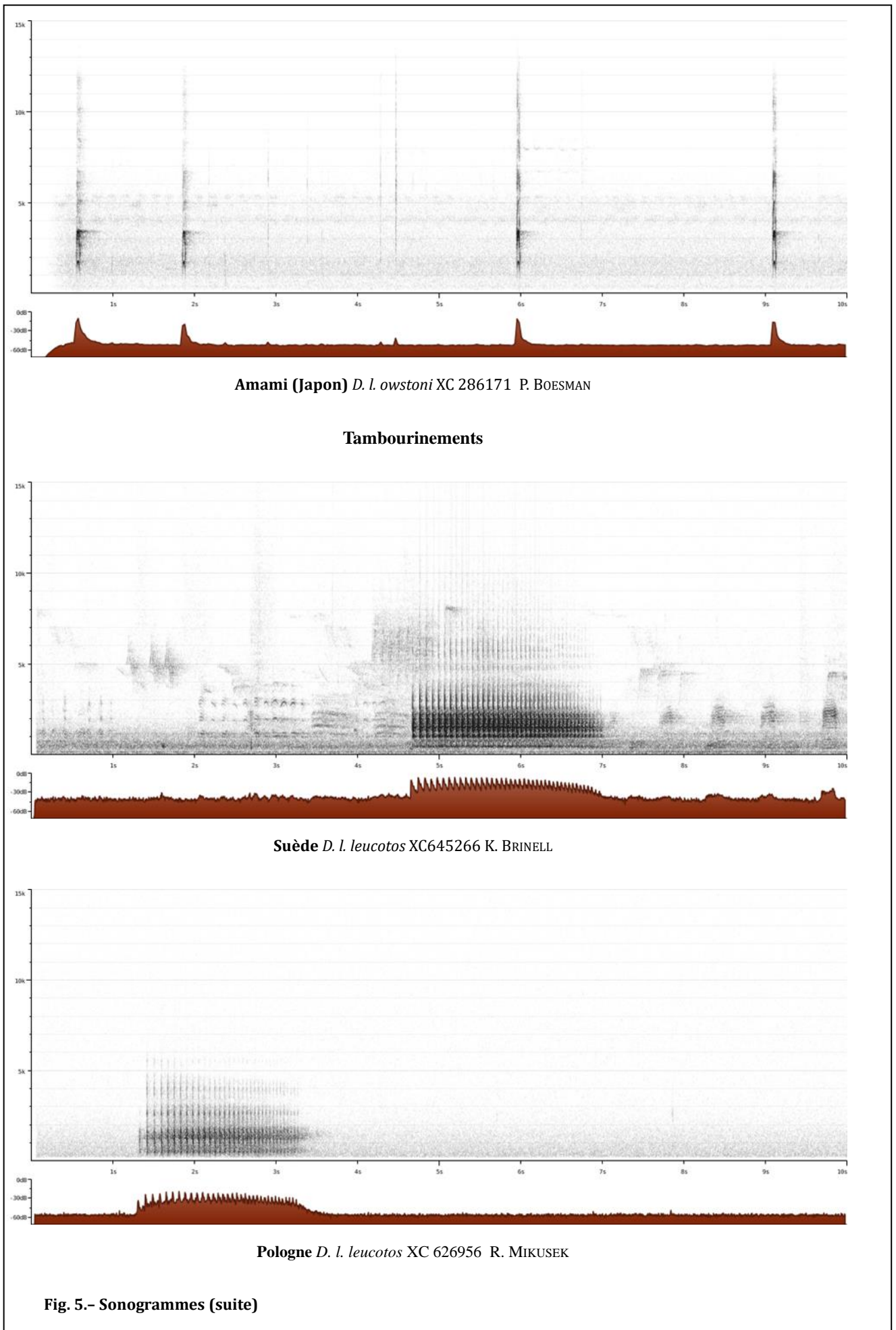


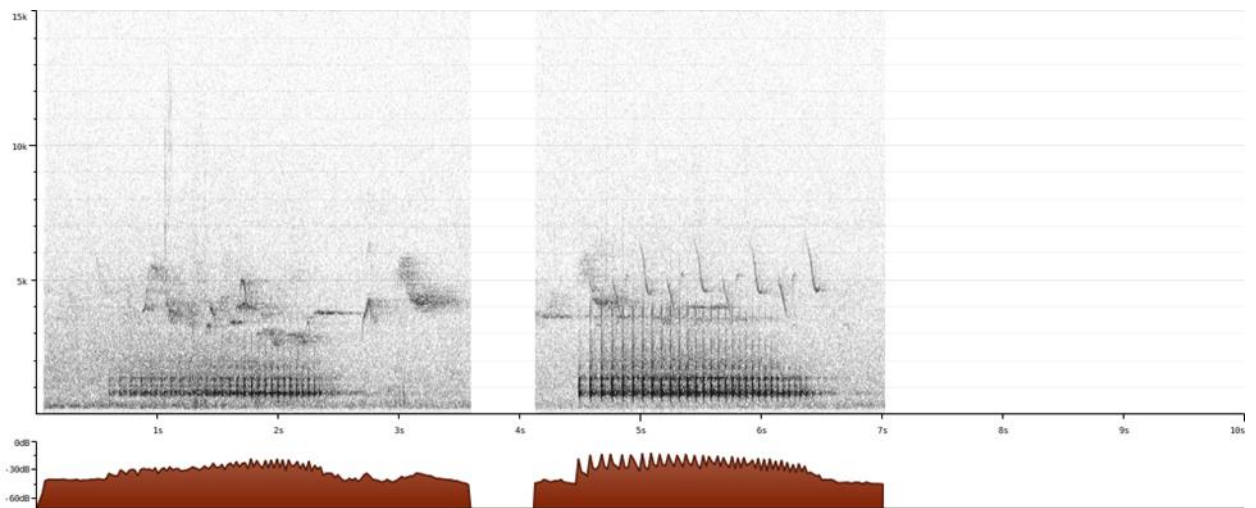
Lettonie *D. l. leucotos* XC 635686 A. SELMINS



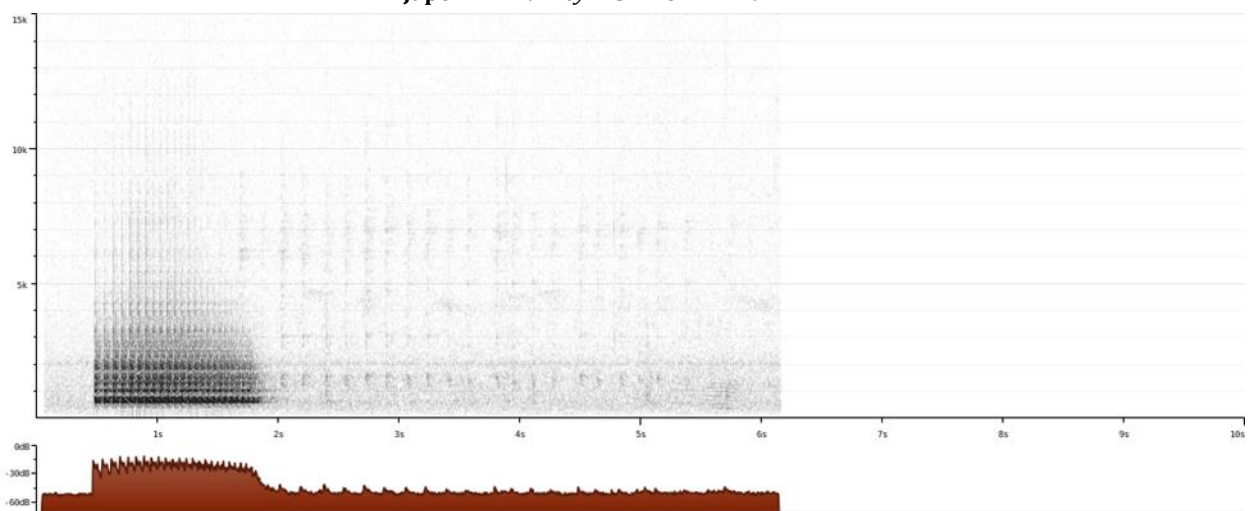
Japon/Hokkaido *D. l. subcirris* XC 286216 P. BOESMAN

Fig. 5.- Sonogrammes





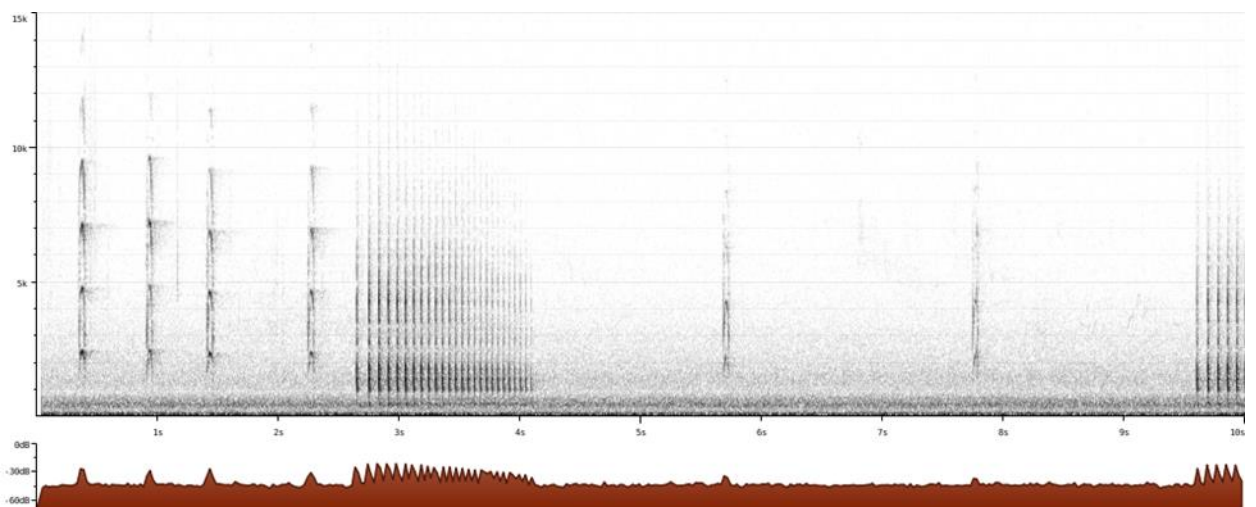
Japon *D. l. namiyai* XC247541 A. TORIMI



Amami (Japon) *D. l. owstoni* 64XC 575980 O. KEITA SIN

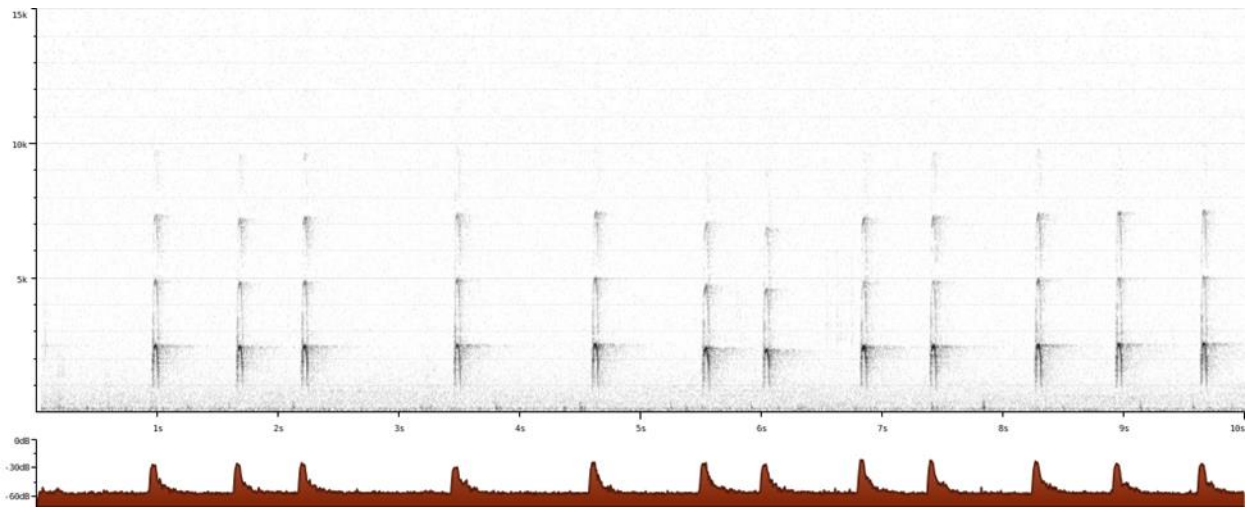
Pic de Lilford *Dendrocopos leucotos lilfordi*

Cris de contacts

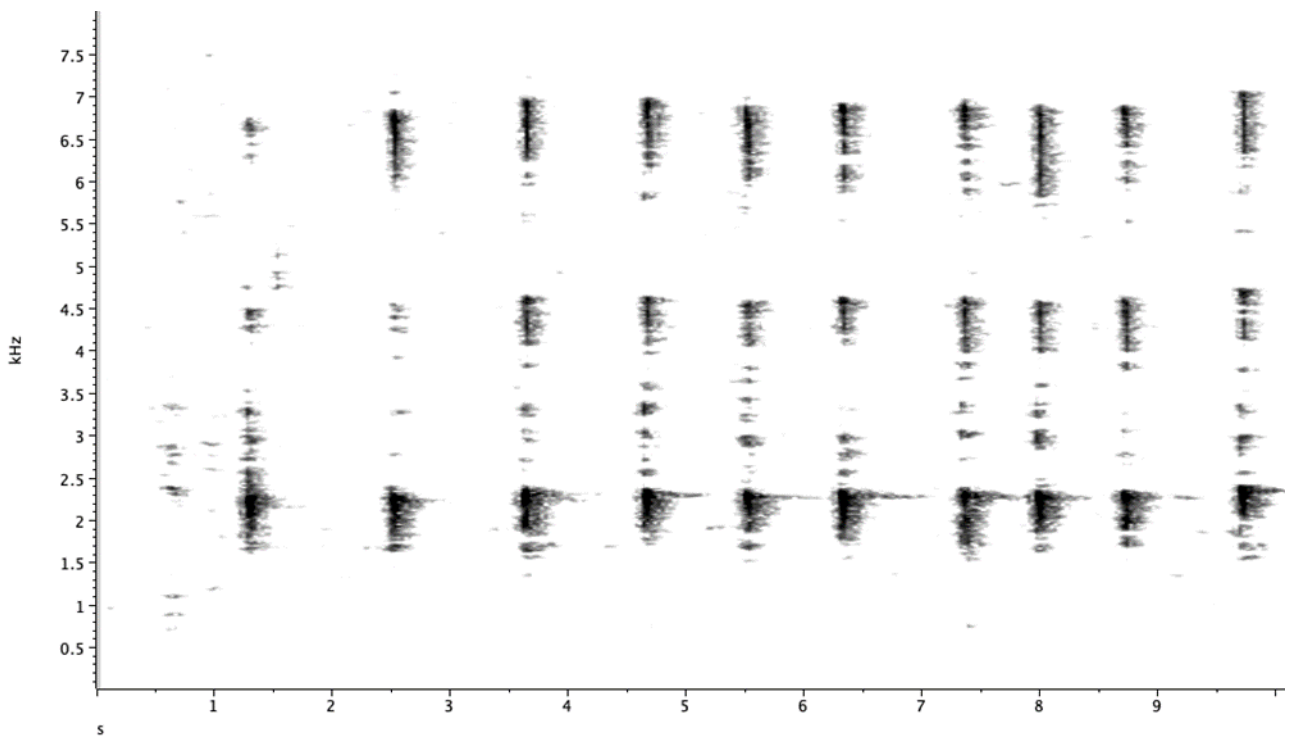


France/ Pyrénées-Atlantiques XC 55080 O. GROSSELET/ O. SWIFT (cris + tambourinement)

Fig. 5.- Sonogrammes (suite)

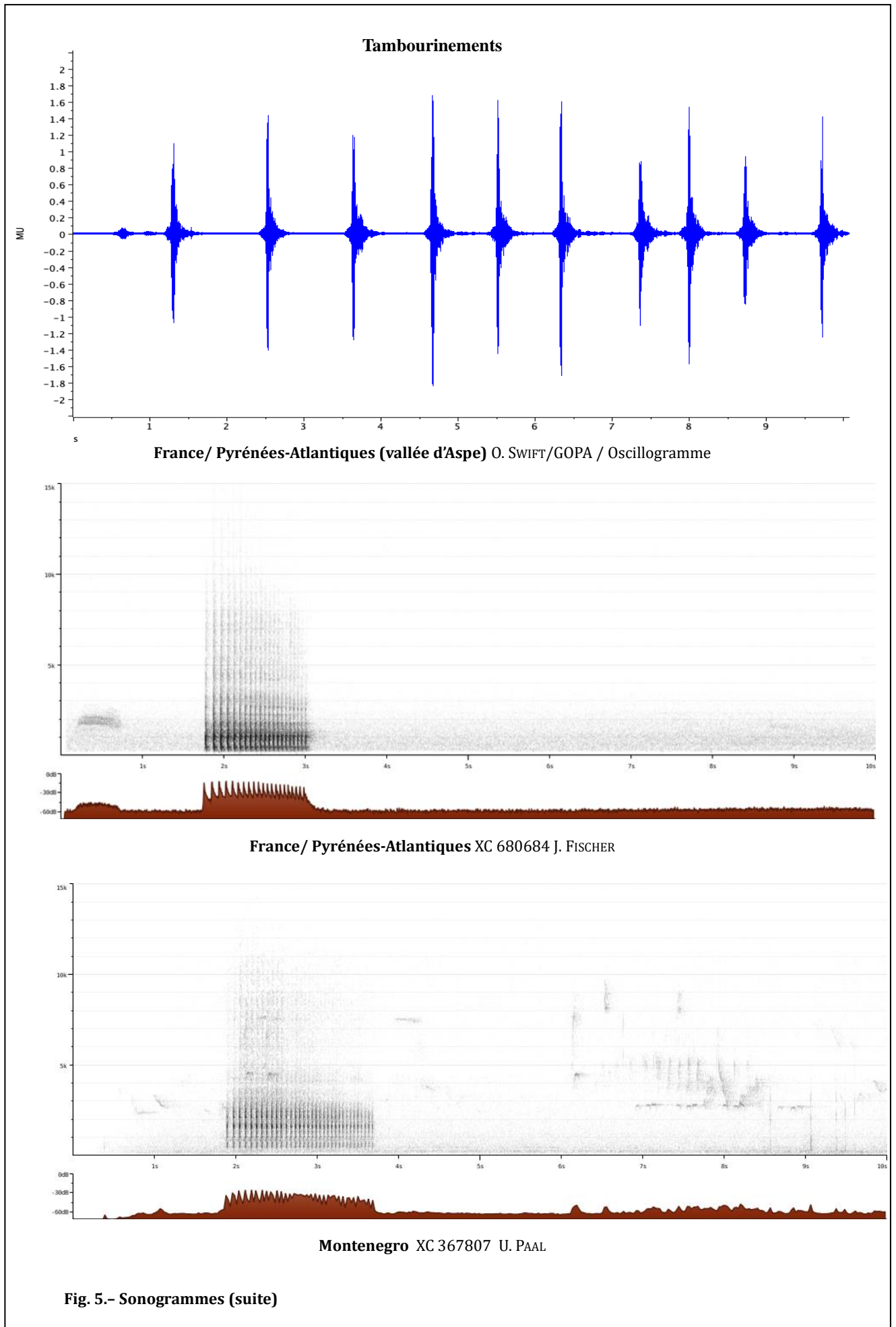


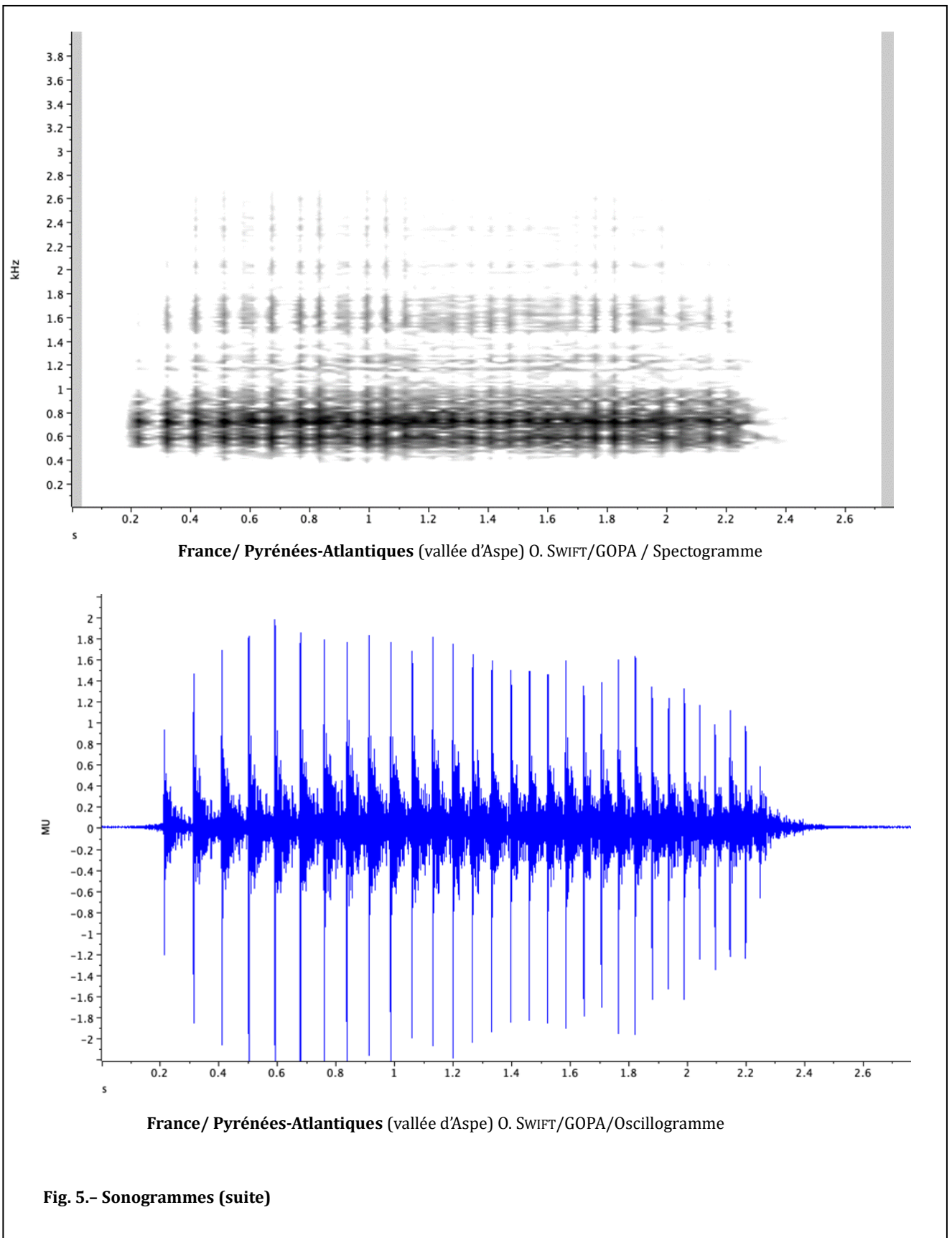
Italie/Abruzzes XC 521981 G. GORMAN



France/ Pyrénées-Atlantiques (vallée d'Aspe) O. SWIFT/GOPA/ Spectrogramme

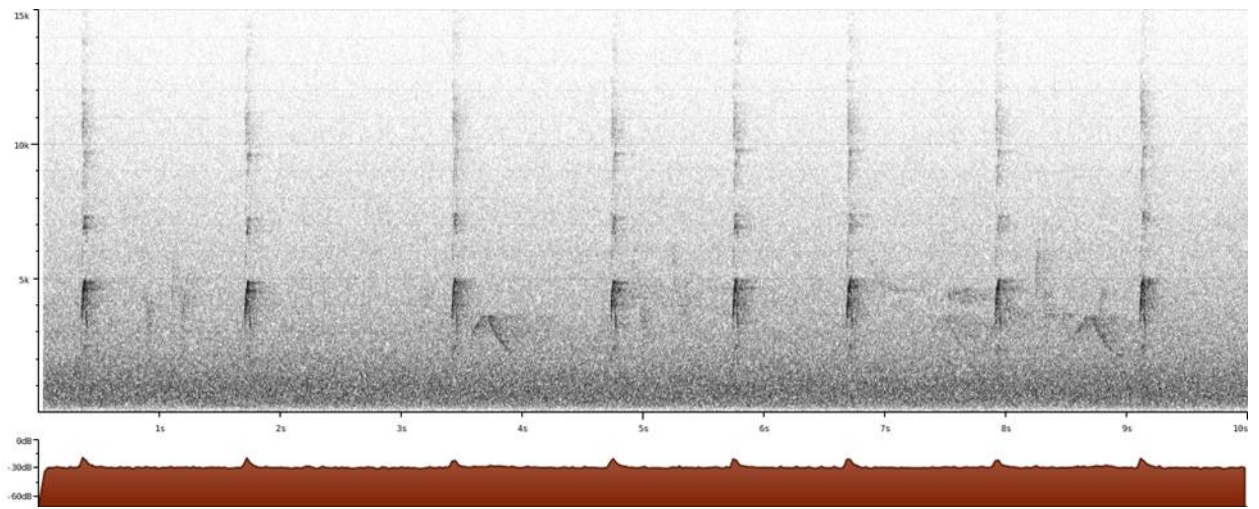
Fig. 5.- Sonogrammes (suite)





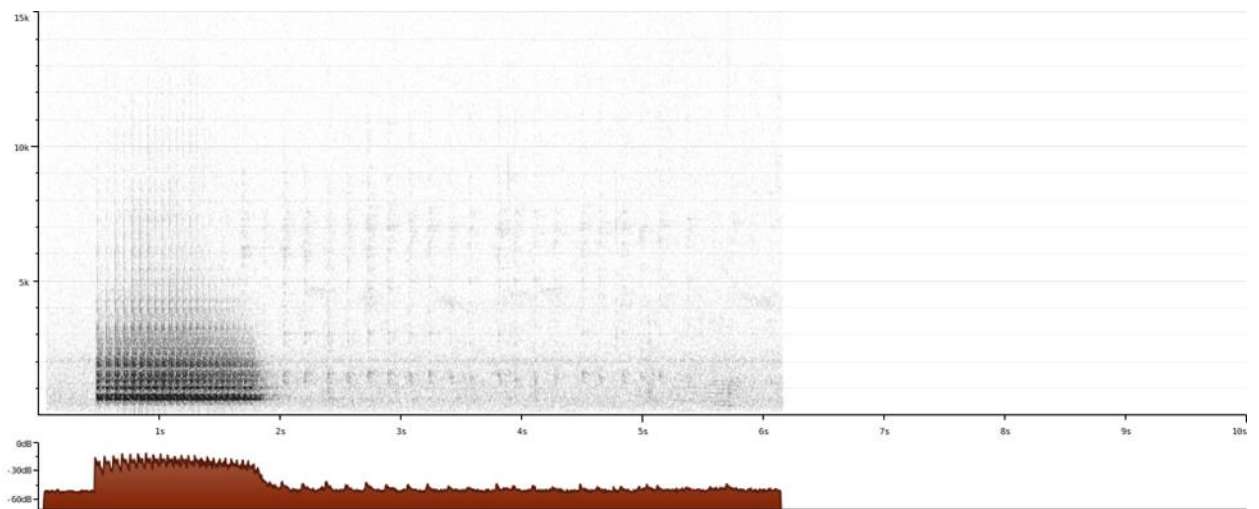
Pic de Swinhoe *Dendrocopos leucotos insularis*

Cris de contact



Taiwan XC 34274 F. LAMBERT

Tambourinements



Taiwan XC 181217 T.Y. Wu

Fig. 5.- Sonogrammes (fin)

Récemment, il a été proposé que le tambourinement serve aussi à une identification intraspécifique de son auteur, basée sur la cadence, permettant de reconnaître les individus voisins et le partenaire (ZABKA, 1980; BUDKA *et al.*, 2018)³⁶. Du point de vue physiologique, SCHUPPE *et al.* (2018, 2021) mettent en évidence le rôle particulier de deux gènes produisant des protéines qui permettent des mouvements rapides du muscle principal impliqué dans le tambourinement des Pics (*Longus colli ventralis*), caractère non retrouvé chez des espèces ne pratiquant pas le tambourinement (Sittelles *Sitta* sp.). Ce muscle du cou est hypertrophié chez les Pics (JENNI, 1981). Les niveaux de testostérone dans ce muscle sont jusqu'à 6 fois plus élevés en période de reproduction que dans les muscles voisins ne servant pas au tambourinement et des niveaux de cette hormone sont encore significatifs hors reproduction, alors que les gonades des mâles sont atrophiées (SCHUPPE *et al.*, 2022a).

De plus, il a été mis en évidence que les Pics possèdent une région du cerveau antérieur qui est anatomiquement semblable à la région du cerveau commandant l'apprentissage du chant chez les Passereaux (SCHUPPE *et al.*, 2022b ; SAKATA et WOOLLEY, 2022).

Une analyse comparative des divers cris entre taxons (**Tableau VI bis**) donne les résultats suivants :

Cri de contact: il est assez doux, 2 tons en dessous de celui du Pic épeiche (WINKLER & SHORT, 1978; CRAMP, 1985) et est souvent transcrit comme un « *tyuk* », « *kjück* », « *kiuk* », « *kik kik* ». Il peut se rapprocher d'un cri de Merle noir *Turdus merula* (obs. pers.). Ce cri peut être redoublé en « *kjujuk* ».

Cri de « désapprobation »: quand l'oiseau est dérangé, excité, il émet une série de cris ininterrompus « *kek* », « *kechkechkech* », plus durs que les cris de contact normaux.

Cri d'alarme : émis lorsque l'oiseau s'éloigne en vol lorsqu'un danger (ou une source d'inquiétude) est détecté « *kkkkk* », « *kikiki* ».

Cri de confrontation (*wicka call*) : émis lors de rencontres entre mâles en début d'établissement de territoires, rapides cris rauques « *witsche witsche* », « *weetcha weetcha* ».

D'autres types de cris sont émis dans des situations particulières : dérangement au nid (*kweek call*), copulation (*tcharr call*), capture (cris de détresse) par exemple.

Cris des jeunes : les jeunes de quelques jours, lors des nourrissages émettent une sorte de pépiement « *zerrrr zerrrr zerrrr* » audible uniquement à faible distance. Plus âgés et à l'envol, les jeunes émettent des cris très proches de ceux des adultes.

Tambourinement : les deux sexes utilisent ce mode de communication, fréquent en début de période de reproduction (mars-avril), plus rare dès que la cavité est achevée, hors disputes entre couples voisins (SARKANEN, 1978, GRANGÉ, obs. pers.)³⁷.

En automne bien moins fréquent que chez le Pic épeiche et avec un rythme plus lent (3,8 coups/mn en mars-avril contre 1,7/mn en juin, SARKANEN, 1978). Chaque couple possède, à l'intérieur de son territoire, des arbres dédiés à cette activité, souvent sur des branches situées en hauteur (tambours) (GRANGÉ, obs. pers., BERNONI, 1994). La durée moyenne est de 1,68 seconde pour les *lilfordi* pyrénéens (N= 269, SWIFT, 2020; HOMMEAU, 2018) avec une accélération du rythme vers la fin et est reconnaissable pour une oreille habituée aux tambourinements des autres espèces de Pucidés partageant son milieu (SARKANEN, 1978; CRAMP, 1985, GRANGÉ, inédit).

Les tambourinements des femelles semblent plus courts que ceux des mâles selon notre expérience. Il est mis en évidence plusieurs « profils » concernant les fréquences à 5 % et 95 % pour des individus espacés de quelques kilomètres (SWIFT, 2020).

Le Pic à dos blanc fait partie des quelques espèces où il y a une corrélation positive entre la cadence et la durée du tambourinement sur sa zone géographique de distribution avec, cependant une grande variation dans la durée du signal, allant de 14 à 45 coups/seconde (MOODY *et al.*, 2022). Selon ces auteurs, cette particularité peut faciliter une isolation reproductrice d'isolats apparus pour d'autres raisons.

Le tableau VI donne les principales caractéristiques des tambourinements chez *leucotos* (WINKLER & SHORT, 1978 ; CRAMP, 1985 ; FLORENTIN *et al.*, 2016) et *lilfordi* (BERNONI, 1994 ; HOMMEAU, 2018 ; SWIFT, 2020).

³⁶ Aux fins d'exhaustivité, il nous faut signaler une récente étude, réalisée dans le Jura, montrant que le tambourinement des Pics serait associé à des conditions météorologiques fraîches et humides (FOLLIOU *et al.*, 2022). Il est à noter que, dans ce travail, sous le terme de « *drumming* » (tambourinement au sens strict), y est inclus le « *pecking* » (martèlement des troncs pour la recherche de nourriture). Récemment, CARDENAS-POSADA et FUXJAGER (2022) montrent que la vitesse de tambourinement et le contraste de coloration de la tête des Pics ont évolué concomitamment.

³⁷ Chez le Pic à dos blanc, lors d'expériences de repasse en Russie, 24 % des individus se dirigent vers la source du tambourinement et 31,3 % répondent par un tambourinement sans se déplacer (FRIEDMAN, 1994).

TABLEAU VI. – Caractéristiques du tambourinement chez le Pic à dos blanc

Taxon	Durée	Nombre par minute	Intervalle	N coups par séquence	Durée séquence	Intervalle séquences début	Intervalle séquences fin	Auteur
<i>Lilfordi</i> (Pyrénées)	1,32 s	5,9	10 s (6,8 à 16,6)	25 (23 à 27)	1,5 s (1,4 à 1,6)	85 ms	31 ms	S. HOMMEAU, inédit
<i>Lilfordi</i> (Pyrénées)	M= 1,58 s (1,22-2,06) F= 1,3 s (1,17-1,65)	4-6	10-15 s					J.-L. GRANGÉ (inédit)
<i>Lilfordi</i> (Italie)	1,8 (1,32-2,29)			27,5 (20-34)		79-106 ms	41-49 ms	BERNONI (1994)
<i>Leucotos</i>	1,64 s-2,2 s	3-4		29,8-34		80-90 ms	40-50 ms	CRAMP (1985)
<i>Leucotos</i>	1,7 s	4-5,6		22-25		52-67 ms	40-45 ms	WINKLER & SHORT (1978)
<i>Leucotos</i>	1,6 s		18,6 s	30,1		71,3 ms		FLORENTIN <i>et al.</i> (2016)
<i>Leucotos</i>	1,64 s			34,3				ZABKA (1980)

TABLEAU Vibis – Caractéristiques principales des cris de contact chez le Pic à dos blanc.

Taxon	Pays	Fréquence max. moyenne	Durée de répétition	Durée moyenne inter-cris	Auteur
<i>Lilfordi</i> 1	France	7020 Hz	2 mn 41 s.	0,722 s.	GOPA, inédit
<i>Lilfordi</i> 2	France	7170 Hz (5750-7900)	14 s.	2,023 s.	GOPA, inédit
<i>Lilfordi</i> 3	France	6790 Hz	8,2 s.	1,232 s.	GOPA, inédit
<i>Lilfordi</i> 4	France	7530 Hz	17,1 s.	1,028 s.	GOPA, inédit
<i>Lilfordi</i> 5	France	7180 Hz	15,5 s.	1,227 s.	GOPA, inédit
<i>Leucotos</i> 1	Hongrie	7580 Hz	16,5 s.	1,471 s.	G. GORMAN (Xeno-canto)
<i>Leucotos</i> 2	Finlande	6500 Hz	4,1 s.	0,960 s.	T. LINJAMA (Xeno-canto)

dans les Pyrénées). Dans les Abruzzes, c'est le Loir gris *Glis glis* qui est soupçonné d'un cas de prédation de jeunes *lilfordi* au nid (P. HARRIS, com. pers.). En Russie, plusieurs cas d'expulsion de *leucotos* par des Étourneaux sansonnets *Sturnus vulgaris* sont rapportés (BUTEV *et al.*, 2005).

Concernant les adultes hors du nid, aucune observation directe de prédation n'existe dans la littérature consultée ; cependant, en forêt, l'Autour *Accipiter gentilis*, l'Épervier *Accipiter nisus* et la Buse *Buteo buteo* sont des ennemis potentiels : en Pologne (Białowieża), des restes de l'espèce ont été trouvés dans des aires d'Autour des palombes avec une fréquence de 0,1 % du total des proies aviennes, les Pucidés indéterminés représentant 10,6 % (JEDRZEJEWSKA & JEDRZEJEWSKI, 1998). Les Pucidés rentrent dans le régime alimentaire de nombreux prédateurs forestiers dans ce pays (sans identification précise de l'espèce) : Épervier d'Europe (5,3 % des proies aviennes), Buse variable (1,6 %), Chevêchette d'Europe *Glaucidium passerinum* (0,4 %), Aigle Pomarin *Aquila pomarina* (0,1 %), Chouette hulotte *Strix aluco* (0,1 %) et Martre (0,6 %) (JEDRZEJEWSKA & JEDRZEJEWSKI, 1998), tous étant capables de capturer l'espèce, en particulier des jeunes venant de quitter le nid.

Jusqu'à 73 % des échecs de reproduction du Pic à dos blanc sont dus à la prédation à Białowieża. En Lettonie, KRAMS (1998) a observé l'Autour des palombes capturer par deux fois des juvéniles volants qui traversaient des espaces ouverts de 300 m. En Suède, les jeunes élevés en captivité puis relâchés sont sujets à une forte prédation par l'Épervier d'Europe *Accipiter nisus*. Plus surprenant, LAINE (1999) rapporte, pour la Finlande, un cas de prédation par un rat *sp.* en été 1997, sans indication de l'âge du Pic ni des circonstances précises de cette prédation.

PRÉDATION - MORTALITÉ NATURELLE

La fréquence des actes de prédation observés à l'encontre des Pucidés est faible d'une manière générale, en particulier durant la reproduction, les cavités étant difficilement accessibles aux prédateurs.

Pour le Pic à dos blanc, PAČLIK *et al.* (2009) ont calculé un taux de prédation de 0,27 durant tout le cycle reproducteur. Le taux de survie des Pucidés adultes de taille moyenne, tel le Pic à dos blanc, varie entre 0,57 et 0,67 durant l'année entière (WIEBE, 2006). Chez le Pic à dos blanc, la Martre (*Martes martes*) est le principal prédateur des jeunes au nid mais il lui faut agrandir le trou d'envol ou forer le bois à l'arrière de la cavité comme cela a été observé chez le Pic épeiche (SENOSIAIN, 2016).

En Navarre espagnole, trois cas de prédation sur *lilfordi* ont été attribués à cette espèce ces dernières années, grâce à des plumées retrouvées au pied de l'arbre de nid (A. SENOSIAIN, com. pers.).

En Finlande, plusieurs cas existent également (LAINE, 1999). Un cas de prédation rapporté par BÜLHER (2008) comme étant l'œuvre d'un Pic noir nous semble plutôt être le fait de la Martre d'après la photo publiée. L'Écureuil roux *Sciurus vulgaris* peut lui aussi être un danger pour la ponte (ROMERO, 2016). Selon ZAHNER & BAUER (2014), la Martre ne peut grimper à plus de 15 m de haut, rendant inaccessible une grande proportion des nids de Pic de Lilford (moyenne de 14,4m

Le Pic à dos blanc est assez dépourvu de moyens de défense efficaces pour lutter contre une attaque, ses réactions, bien que présentes, étant assez passives devant les prédateurs (CRAMP, 1985 ; PACLIK *et al.*, 2009). Ci-après, quelques cas observés dans les Pyrénées occidentales pour *lilfordi* sont relatés :

Défense contre une Martre : lors d'un apport de proie au nid, une martre passe au pied de l'arbre supportant la cavité, sans aucune intention évidente d'intérêt vis-à-vis du nid ; l'oiseau adulte, tout en poussant des cris d'alarme, se met à survoler la martre, tout en restant à une distance de sécurité de 2-3 mètres. Alerté par ses cris, le second adulte apparaît et se joint à son houspillage. Ils suivent ainsi le mammifère sur une vingtaine de mètres et abandonnent ce manège dès qu'il s'est suffisamment éloigné de l'arbre de nid (GRANGÉ *et al.*, 2016). En 2019, une martre est observée monter jusqu'au nid pour en redescendre aussitôt, les adultes restant excités durant une dizaine de minutes. Elle revient et va jusqu'à insérer une de ses pattes dans la cavité puis re-descent, disparaissant dans la pente, les adultes étant absents à ce moment-là (P. MARSAGUET, *in litt.*).

Défense contre un Écureuil présent près de leur cavité de nidification où se trouvent des jeunes âgés de 14-16 jours : le mâle, à son arrivée, poursuit quelques instants l'écureuil qui s'éloigne ; le mâle rentre au nid et, durant 15 minutes, se positionne à l'entrée de la cavité, inspectant les alentours. La femelle, à son arrivée, attaque et poursuit l'écureuil agressivement, tentant de le frapper à coups de bec jusqu'à ce qu'il s'éloigne de l'arbre de nid. Quelques minutes plus tard, la femelle rentre au nid pour nourrir les jeunes (ROMERO & ROMERO, 2016).

En Navarre, lors de la phase de nourrissage au nid à mi-mai, A. SENOSIAIN a filmé une séquence où l'on voit un mâle qui vient d'arriver à la cavité avec une proie venant de s'apercevoir de la présence d'un écureuil juste au-dessus de l'entrée : il se met à battre des ailes violemment durant plusieurs secondes puis voler vers l'écureuil caché sur la face opposée du tronc : ce manège se répète plusieurs fois jusqu'à ce que le maraudeur s'éloigne.

Défense contre des rapaces en vol : lors d'un survol d'un Accipritidé au-dessus d'un pic vaquant à ses occupations, ce dernier essaie de se cacher de la vue du prédateur ailé en se plaçant du côté non visible du tronc ou de la branche sur lesquels il se trouve et se tapissant contre ce support. Dans tous les cas, il reste immobile et silencieux, tant que le danger ne s'est pas éloigné (CRAMP, 1985 ; GRANGÉ *et al.*, 2016 ; P. HARRIS, com. pers.).

Défense contre un rapace posé près du nid : une Buse variable *Buteo buteo* vient se poser dans la clairière proche du nid. En évidence, au sommet d'une chandelle, elle est rapidement repérée par le mâle qui commence par lancer ses cris d'alarme. Sans attendre la réaction du rapace, le pic s'élance vers la Buse tout en criant. À son approche le rapace décolle en vol battu et descend en louvoyant entre les arbres dans le sens de la pente. Poursuivie par le pic, elle disparaît vers l'aval. Les intentions du pic étaient claires, il s'agissait bien de déloger la Buse perchée à seulement une vingtaine de mètres du nid sur un promontoire dominant directement l'entrée de la cavité. Après quelques secondes de course-poursuite le pic a repris sa quête de nourriture en manifestant son irritation par des cris (GRANGÉ *et al.*, 2016).

Ce rapace a été vu inspecter des loges de Pic noir en Allemagne (ZAHNER & BAUER, 2014) et semble être reconnu par le Pic de Lilford comme un prédateur potentiel des jeunes. En Bavière, SCHERZINGER (1982) rapporte ce même comportement vis-à-vis d'une Chevêchette d'Europe *Glaucidium passerinum* contrainte à l'envol par l'attaque du pic.

Nous avons observé que le Pic de Lilford « comprend » la signification des cris de vol effarouchés du Pic noir en cessant ses activités et se réfugiant derrière une branche, côté opposé d'où vient l'alerte (GRANGÉ, inédit).

Chez le Pic de Lilford, comme pour d'autres taxons, on peut considérer le fait de placer sa cavité de reproduction à bonne hauteur sur des troncs à paroi lisse (hêtre en grande majorité) et à creuser systématiquement une nouvelle loge chaque année comme des mesures passives anti-prédation (PACLIK, 2009 ; GRANGÉ, 2016).

Plus anecdotiques sont ces deux cas de mortalité constatés en Navarre espagnole et dans les Pyrénées françaises de Pic de Lilford juvéniles, morts écrasés sur des routes secondaires, peu après l'envol (A. SENOSIAIN, com. pers. ; J. MAINGUENEAU, com. pers.). Au Japon, un cas de mortalité suite à une collision contre une baie vitrée est rapporté (www.muhlenberg.edu/main/aca_demics/biology/.../japan). Ce type de mortalité semble relativement fréquent en certains lieux : les 6 spécimens conservés au MHN de l'université d'Agder, en Norvège ont été victimes de ces collisions (R. SOLHEIM, *in litt.*).

Contrairement à d'autres espèces de Picedés, le Pic à dos blanc n'a jamais été capturé aux fins de consommation par l'être humain³⁸. Cependant, A. Senosiain m'a rapporté (*viva voce*) un cas en Navarre espagnole, datant des années 1960-70 où des bûcherons ont, inopinément, abattu un arbre contenant 3 jeunes Pics de Lilford qu'ils ont consommé le soir même !!

ESPÉRANCE DE VIE

Les seules données disponibles pour *leucotos* proviennent de Scandinavie : en Finlande, le taux de survie adulte s'établit à 0,80 et en Suède, il est de 0,77 (VIRKKALA *et al.*, 1993 ; AULEN & CARLSON, 1990). Concernant *lilfordi*, ce taux est égal à 0,75 pour 12 oiseaux, un an après leur capture en Navarre (CAMPION *et al.*, 2020).

La longévité maximale constatée en nature est de 15 ans 9 mois minimum pour une femelle baguée le 26 mars 1988 dans le sud de la Finlande et contrôlée vivante le 1^{er} janvier 2004 (VALKAMA *et al.*, 2014). Un mâle, du programme de réintroduction suédois a vécu près de 16 ans et son partenaire femelle, du même âge, est toujours en vie (WIKBERG *et al.*, 2016). D'autres individus ont été contactés à 12 ans 9 mois et 8 ans 9 mois (BAKKEN *et al.*). Les seules données concernant le Pic de Lilford proviennent des Pyrénées occidentales françaises où un mâle adulte (3 ans ou plus) capturé et bagué en avril 2014 est de nouveau contacté en mars 2019, soit un minimum de 9 ans (GOPA, inédit).

³⁸ En Amérique, les Pics glandivores *Melanerpes formicivorus* et flamboyants *Colaptes auratus* étaient régulièrement consommés durant le XIX^e siècle, aussi bien par les Amérindiens que par les Européens ce, malgré l'odeur fétide dégagée par la peau des Pics de façon générale (BACKHOUSE, 2005).

Le Pic à dos blanc fait partie des espèces à stratégie démographique K³⁹ : espérance de vie importante pour sa taille, faible taux de reproduction (3-4 œufs et 2-3 jeunes à l'envol), spécialisation alimentaire (larves d'insectes saproxylophyles), le taxon *lilfordi*, de par son habitat restreint à l'étage montagnard, étant le plus avancé dans cette stratégie (forte sédentarité dans un habitat stable).

CAVITÉS AUTOMNALES

Chez certaines espèces de Picidés, des cavités sont creusées à l'automne, utilisées postérieurement pour y passer la nuit durant l'hiver. Aux Etats-Unis, le Pic mineur *Picoides pubescens* est la seule espèce à se livrer régulièrement à cette activité. Les pics de grande taille tels le Grand Pic *Dryocopus pileatus* et le Pic ouentou *Dryocopus lineatus* préférant utiliser des cavités naturelles à cette fin (KILHAM, 1983 ; BACKHOUSE, 2005).

Les Pics européens n'en sont pas coutumiers, hors le Pic épeiche et le Pic épeichette (CRAMP, 1985 ; GORMAN, 2004 ; GRANGÉ *et al.*, 2020 ; J.-L. ROMERO *in litt.*). Pour le Pic à dos blanc, il semble que ce soit assez régulier chez *leucotos* jusqu'en début d'hiver (STENBERG, *in litt.* ; LINT, 1965 ; IVANCHEV, 1997 ; BUTEV *et al.*, 2005).

En Norvège, le pic utilise bien plus souvent des arbres dépérissants-morts comme gîte nocturne que pour se reproduire : il ne lui faut que 2 à 3 jours pour construire un tel abri contre 2 à 3 semaines pour des nids (HOGSTAD & STENBERG, 1994).

En Russie d'Europe, la construction a duré 8 jours mi-novembre et la profondeur est très inférieure à une cavité de nidification (15,8 cm vs 27,4 cm), le trou d'entrée légèrement plus grand (7 × 7 cm) (IVANCHEV, 1997).

Concernant *lilfordi*, la plupart des observations de creusement à l'automne proviennent de Navarre espagnole où A. SENOSIAIN et S. CARCAMO (com. pers.) ont observé ce comportement à plusieurs reprises et ces loges sont utilisées par la suite comme gîtes nocturnes. De plus, les arbres choisis sont d'un diamètre inférieur à ceux utilisés pour la reproduction et situés à plus basse altitude. Début janvier 2023, S. HOMMEAU (*in litt.*) a observé le creusement d'une telle cavité sur la commune d'Escot (vallée d'Aspe) par un mâle à 1000 m d'altitude. Il s'agit d'un comportement jamais rapporté jusqu'alors chez le Pic de Lilford. L'explication de ce comportement nous paraît encore obscure, sachant que nombre de cavités utilisables pour le repos nocturne sont disponibles sur le domaine vital de chaque couple.

Nous ignorons si les « excavateurs automnaux » sont des individus juvéniles dans leur premier hiver, ainsi que les modalités et périodes de dispersion des jeunes chez ce pic dans nos Pyrénées.

CRAMP (1985) attribue ce comportement à une reprise de l'activité territoriale pour le Pic épeiche, ce qui ne doit pas être le cas pour *lilfordi* et *leucotos* dont les membres du couple mènent, durant l'hiver, une vie solitaire (GRANGÉ *et al.*, 2020).

Pour *leucotos*, étant donné la forte proportion de cavités de reproduction creusées dans des arbres morts ou dépérissants à faible durée de vie, un besoin de nouvelles loges peut en être à l'origine.

Pour *lilfordi* dont les cavités de nidification sont majoritairement sur des arbres sains et peuvent durer jusqu'à plusieurs décennies, on peut invoquer le risque plus important de prédation dans des loges connues ou une charge parasitaire élevée présente dans les cavités déjà utilisées.

Un comportement inédit a été décrit sur les individus tenus en captivité dans le cadre du programme de réintroduction de l'espèce en Suède : à l'automne, certains oiseaux récoltent des bouts d'écorce et les amènent à leur loge où ils les arrangent et, seul, un des membres du couple réalise cette opération qui a été observée chez 8 individus différents, mâles et femelles. L'écorce étant un bon isolant, cette opération peut avoir pour but de se prémunir contre les basses températures hivernales (ANDGREN, 2012).

CAVICOLES SECONDAIRES

De nombreuses espèces utilisent les cavités naturelles ou celles creusées par les pics comme sites de reproduction et/ou d'abri, soit de façon obligatoire, soit facultativement. Le Pic à dos blanc creuse chaque année une nouvelle loge de reproduction de façon quasi-systématique, libérant ainsi une partie des loges anciennes à durée de vie importante (de 4 à 5 ans en Europe centrale à 10-15 ans dans les Pyrénées). Pourtant, aucune information traitant spécifiquement de l'utilisation par des cavicoles secondaires des nids de Pic à dos blanc n'existe alors que plusieurs études traitent de ces espèces liées aux cavités mais incapables de les créer (WESOŁOWSKI, 1989 ; BAI, 2005 parmi beaucoup d'autres), ne distinguant pas les loges des pics bigarrés dans leur travail, celles du Pic à dos blanc étant toujours très peu représentées ou absentes.

Dans les Pyrénées, l'utilisateur régulier des loges du Pic de Lilford est la Sittelle torchepot *Sitta europaea* qui emprunte également les loges du Pic noir, au risque d'en être délogée (avec un cas de reproduction simultanée du Pic de Lilford et de la Sittelle sur le même arbre de nid qui possédait 8 loges). La Mésange charbonnière *Parus major* a été observée visitant ces cavités. Dans les Abruzzes, la Sittelle torchepot et le Gobemouche à collier *Ficedula albicollis* utilisent régulièrement les cavités du Pic de Lilford (P. HARRIS, *in litt.*). Cette dernière espèce peut même occuper une cavité de l'année après l'envol des jeunes pics (P. HARRIS, *in litt.*). Le gobemouche semble même prendre le dessus sur le Pic comme me l'indique P. HARRIS : « *Once an adult female WBW took 30 minutes to enter her roosting-hole at dusk because every time she approached the hole she was attacked by a female Collared Flycatcher nesting nearby. Amazing to see such a large bird fleeing away from the tiny Flycatcher! When I thought the WBW had gone away to sleep somewhere else (I*

39 Bien que d'autres théories aient été proposées concernant les mécanismes sélectifs des histoires de vie, le continuum r-K permet de visualiser la place d'un organisme en se basant sur ses spécificités démographiques. Son défaut est de privilégier l'aspect démographique au détriment d'autres aspects (éthologiques, physiologiques, etc.) (BLONDEL, 1995).

hadn't seen it for 5 minutes), it suddenly *DIVED* down to the roosting hole vertically from the sky and very fast. Like this it was able to sneak into its roosting hole without being attacked by the Flycatcher ».

Le Gobemouche à demi-collier *Ficedula semitorquata* utilise également les loges de Pic de Lilford (GEORGIEV & IANKOV, 2009). Dans certaines parties de la Russie, les Étourneaux sansonnets *Sturnus vulgaris* (BUTEV *et al.*, 2005) et de Daourie *Agropsar sturninus* (JACKSON & JACKSON, 2016) s'approprient ces cavités, ce qui semble être aussi le cas en Pologne pour le sansonnet avec 56 % des cavités utilisées par cette espèce appartenant à des pics (WESOŁOWSKI, 1989). En Finlande, il existe de rares cas où l'Étourneau sansonnet a expulsé le Pic à dos blanc de sa cavité où il avait déjà pondu (LAINE, 2009). À Białowieża, le Martinet noir *Apus apus*, aux moeurs arboricoles en ce lieu, doit certainement utiliser les cavités de cette espèce (MAYER & WILSON, 2011).

Certains Chiroptères *sp.* et divers hyménoptères les utilisent également. Au Japon, le Rolle oriental *Eurystomus orientalis* se reproduit dans des poteaux électriques en bois, utilisant des cavités creusées par le Pic à dos blanc (*namieyi* surtout ; IIDA, 1992).

La hauteur importante des nids de Pic à dos blanc rend difficile leur utilisation par certaines espèces de Paridés, habituées à se reproduire à des hauteurs peu élevées et évitant la couronne des arbres (Mésanges bleue *Cyanistes caeruleus*, huppée *Lophophanes cristatus* et nonnette *Poecile palustris* par exemple), ce qui n'est pas le cas de la Sittelle torchepot, l'espèce choisissant les loges les plus élevées et, dans une moindre mesure du Gobemouche à collier (WESOŁOWSKI, 1989; BAI, 2005). En Mongolie, 86 % des sites de reproduction de la Sittelle torchepot sont d'anciennes loges forcées par les pics (BAI, 2005) avec une situation semblable dans les Pyrénées (GRANGÉ, inédit).

LES PICIDÉS SYMPATRIQUES (Tableau 7)

Le Pic à dos blanc *lato sensu* peut se trouver en présence de 20 autres espèces de Picidés selon les lieux de façon non simultanée ; la Chine est le pays où la guilda accompagnante est la plus nombreuse, en particulier pour ses taxons orientaux (*tangi*, *fohkiensis*) avec 6 à 8 espèces non retrouvées ailleurs dans l'aire de répartition du Pic à dos blanc. Pour les autres régions, le nombre d'espèces accompagnantes se limite à 4-5 dont certaines marginales dans l'habitat du Pic à dos blanc (Pics mar et épeichette en Europe, Pics vert et à ventre roux *D. hyperythrus* en Russie, Pics tridactyle et épeichette au Japon). Seuls les Pics noir, épeiche et épeichette (ce dernier bien souvent de façon marginale) se retrouvent sur toute l'aire de répartition de l'espèce.

La coexistence entre espèces de Picidés proches a fait l'objet de nombreux travaux (SHORT, 1970, 1978, 1990; MARTIN *et al.*, 2004; MIRANDA, 2006; LAMMERTINCK, 2007 parmi d'autres) et certains traitent de guildes hébergeant le Pic à dos blanc et les mécanismes permettant un partage d'habitat sans concurrence excessive (ALATALO, 1978; AULEN, 1988; WESOŁOWSKI & TOMIAŁOJĆ, 1986; HÅGVAR *et al.*, 1990; SCHERZINGER, 1990, 2003; STENBERG & HOGSTAD, 1992; ANGELSTAM & MIKUSINSKI, 1994; STENBERG, 1996; KOZINSKI & KEMPA, 2007; GRANGÉ & FOURCADE, 2019). De ces travaux, se dégage l'importance de paramètres éco-morphologiques pour expliquer la coexistence de plusieurs espèces dans une même zone, les espèces de taille comparables différant le plus en structure, mode d'alimentation et comportement.

En Europe, les principaux paramètres de la niche permettant une coexistence sont l'amplitude d'habitat (généralistes - Pics vert et épeiche vs spécialistes - Pics de Lilford, mar et épeichette), le régime alimentaire (lié aux caractéristiques physiques de l'espèce, taille, bec, etc.), les densités (espèces à grand domaine vital vs espèces nécessitant une faible superficie) et la phénologie de reproduction (précoces vs tardifs).

Dans les Pyrénées occidentales, à l'étage montagnard, les 5 espèces sympatriques (Pics noir, vert/de Sharpe, de Lilford, épeiche et mar ; ce dernier très marginalement) ont une densité n'excédant pas 1 couple/100 ha. Les rencontres suivies de disputes, poursuites sont rares et impliquent presque exclusivement les Pics de Lilford et épeiche au printemps.

Quelques relations interspécifiques ponctuelles ont été observées en période nuptiale sur des arbres de nid du Pic de Lilford (GRANGÉ, inédit) :

- Visite et réfection d'une cavité de Pic de Lilford vieille de deux ans par le Pic mar, sans suite.
- Visite d'une cavité de Pic de Lilford, venant d'être creusée mais abandonnée depuis quelques jours, par un couple de Pic épeiche, sans suite.
- Visite à la cavité de Pic de Lilford contenant des jeunes par un Pic noir et un Pic de Sharpe, certainement attirés par leurs cris de quémade.
- Abandon d'une cavité venant d'être achevée par le Pic de Lilford suite à des altercations avec le couple de Pic de Sharpe installé sur le même arbre depuis plusieurs années.

Les Pics de Lilford et noir ont souvent des nids proches, espacés de 100-150 m (minimum de 35 m) sans qu'il y ait d'interaction négative.

Cependant, des algarades sérieuses ont été observées par deux fois entre Pic de Lilford et Pic épeiche en début de reproduction (stade de fin de creusement-dépôt de ponte), l'une s'étant terminée par la prise d'une cavité de Pic de Lilford venant d'être achevée par le Pic épeiche qui l'a d'abord utilisée comme gîte nocturne. Un combat entre deux mâles de ces espèces a été observé avec l'agression du Pic de Lilford par le Pic épeiche alors que le premier tambourinait près d'un arbre de nid : poursuite dans les arbres, chute vers le sol des oiseaux emmêlés, se séparant au dernier moment avec plumes de duvet arrachées. En 2022, une cavité creusée et quasiment achevée fin mars par un couple de Pic de Lilford a été récupérée par un couple de Pic épeiche qui en a expulsé les propriétaires qui s'y sont reproduit (GRANGÉ, inédit).

Dans les Abruzzes, plusieurs attaques sur un Pic mar près de l'arbre de nid sont rapportées (P. HARRIS, *in litt.*). PURROY (1972) rapporte aussi un cas d'expulsion d'une femelle de Pic de Lilford par un Pic épeiche en octobre.

Le Pic à dos blanc a souvent le dessous lors de confrontations avec le Pic épeiche, hors de la proximité de son arbre de nid : en Finlande, un individu, entouré de 5 Pics épeiches, prit une posture érigée de défense durant 20 mn avant de réussir à s'échapper en grim pant au sommet de l'arbre où il se tenait et en s'envolant verticalement à grande hauteur, afin de quitter les lieux (VIRKUNNEN, in CRAMP, 1985).

Un remarquable cas de nourrissage interspécifique a été rapporté des Abruzzes avec un Pic mar nourrissant à plusieurs reprises durant 7 jours de jeunes Pics de Lilford au nid, eux-mêmes régulièrement approvisionnés par leurs parents (FORCONI & BULGARINI, 2019).

TABLEAU VII.– Le Pic à dos blanc peut se trouver en présence de 20 autres espèces selon les lieux.

Espèce	Europe du Sud	Europe centrale Scandinavie	Russie	Chine Corée	Japon
Picumne tacheté <i>Picumnus innominatus</i>				X	
Pic à oreillons rouges <i>Blythipicus pyrrhotis</i>				?	
Pic brun <i>Micropternus brachyurus</i>				?	
Pic awokera <i>Picus awokera</i>					X
Pic cendré <i>Picus canus</i>		X	X	X	X
Pic de Guérin <i>Picus guerini</i>				X	
Pic vert <i>Picus viridis</i>	X	X	X		
Pic de Sharpe <i>Picus sharpei</i>	X				
Pic à ventre blanc <i>Dryocopus javensis</i>				X	
Pic noir <i>Dryocopus martius</i>	X	X	X	X	X
Pic tridactyle <i>Picoides tridactylus</i>		X	X	X	X
Pic funèbre <i>Picoides funebris</i>				X	
Pic kizuki <i>Picoides kizuki</i>			X	?	X
Pic à coiffe grise <i>Picoides canicapillus</i>				X	
Pic mar <i>Leiopicus medius</i>	X	X	?		
Pic épeichette <i>Dryobates minor</i>	X	X	X	X	X
Pic de Perny <i>Dryobates pernyi</i>				?	
Pic à ventre roux <i>Dendrocopos hyperythrus</i>			X	X	
Pic de Darjiling <i>Dendrocopos darjellensis</i>				?	
Pic épeiche <i>Dendrocopos major</i>	X	X	X	X	X
TOTAL	6	7	8-9	11-16	7

CHAPITRE V

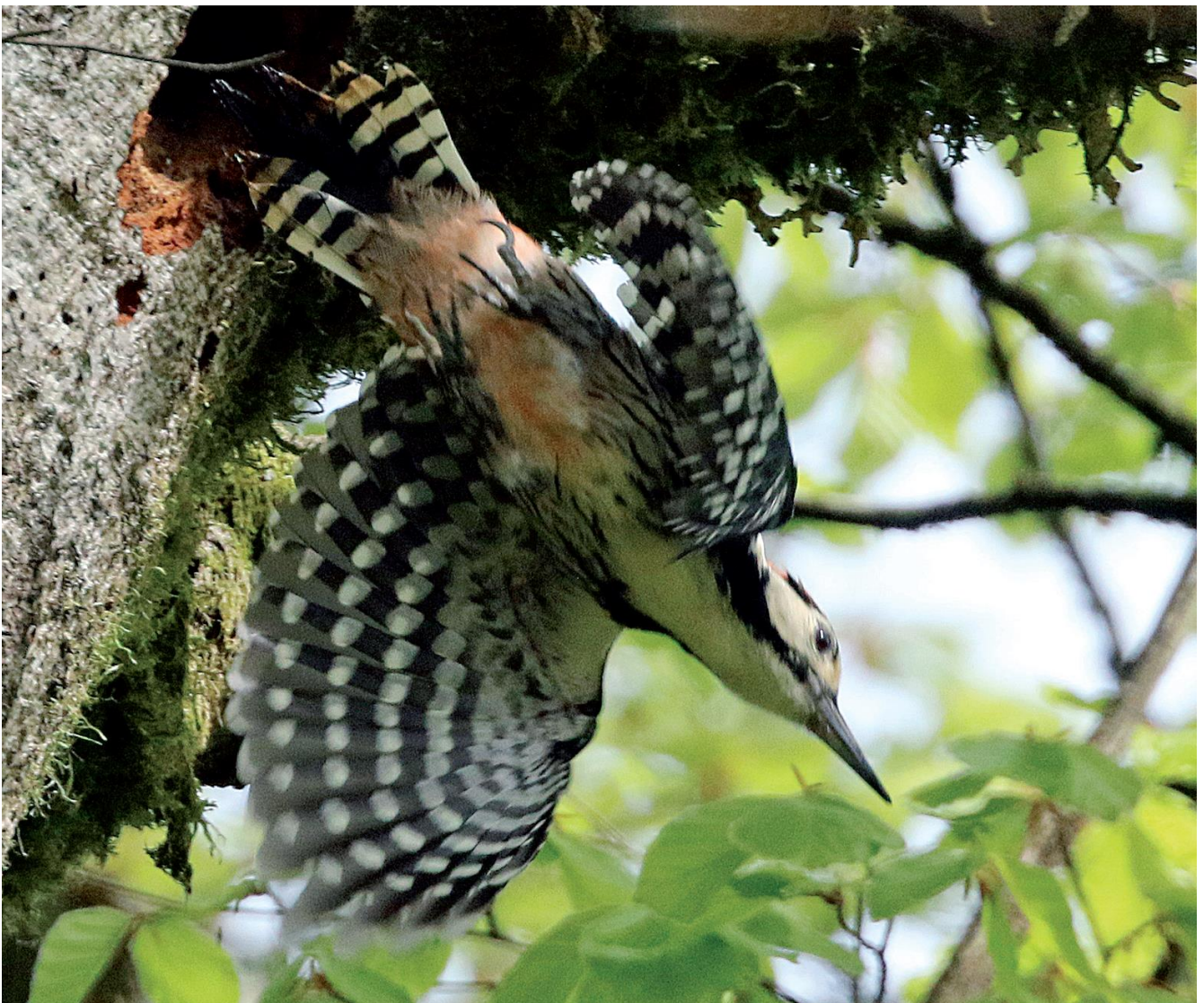
REPRODUCTION

« Suivant PALLAS, ce pic niche dans les trous des arbres comme ses congénères et pond 4 ou 5 oeufs et même 6 ou 7, d'un blanc lustré, sans taches...

Il fait une seule ponte pendant la dernière quinzaine d'avril ou dans les premiers jours de mai, suivant la saison... M. REICHENBACH cite une variété toute blanche avec la région anale rose. »

Alfred MALHERBE

Monographie des Pucidés, Tome I (1861)
(à propos du Pic à dos blanc)



Pic de Lilford adulte quittant son nid, Vallée de Barétous mai 2019 (photo P. MARSAGUET)

Une littérature fournie existe sur la biologie de reproduction du Pic à dos blanc concernant les taxons nordiques (surtout *leucotos* mais aussi *uralensis* et *subcirris*) et *lilfordi* du sud européen (Pyrénées, Abruzzes, Slovénie, Bosnie).

CARACTÉRISTIQUES DE L'ARBRE DE NID (Tableau VIII)

En règle générale, les pics recherchent des emplacements de nid répondant à 3 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 micro-climat des cavités (entraînant une protection contre les intempéries et une charge parasitaire moindre) (LORENZ *et al.*, 2015, GRANGÉ & FOURCADE, 2019).

Essence

L'arbre choisi pour le creusement de la cavité est un feuillu dans la très grande majorité des cas pour les divers taxons et quelle que soit la région. En Scandinavie, ce sont surtout des bouleaux *Betula sp.* et des trembles *Populus tremula* (SARKANEN, 1974; AULEN, 1988; STENBERG, 1990; HÄGVAR *et al.*, 1990) tout comme en Russie (BLAGOSKLONOV, 1968 ; BUTEV *et al.*, 2005). En Pologne, plusieurs essences feuillues sont choisies indifféremment : bouleaux, aulnes *Alder sp.*, chênes *Quercus sp.*, charmes *Carpinus betulus* (WESOŁOWSKI & TOMIAŁOJC, 1986; WESOŁOWSKI 1995), reflétant la grande diversité des essences arborées du site d'étude (Białowieża National Park).

En extrême Orient russe, ce sont l'aulne, le saule *Salix sp.*, le noyer, le bouleau et le chêne qui sont choisis (BUTEV *et al.*, 2005). En Russie, sur 22 essences différentes utilisées, ce sont très majoritairement des feuillus qui sont choisis, le tremble prédomine dans la partie européenne du pays (IVANCHEV, 1996), dans la taïga, c'est le bouleau et l'aulne qui sont préférés, le bouleau dans l'Altaï (FETISOV, 2017). Plus au sud, le hêtre *Fagus sp.* est utilisé quasi exclusivement (BÜLHER, 2008; PAVLIK, 1999; SCHERZINGER, 1990; FRANK, 2003; VYMAZAL, 2013).

Le taxon *lilfordi* est très lié au hêtre : 97 % dans les Abruzzes (BERNONI, 1994b; MELLETTI & PENTERANI, 2003), les Pyrénées (168 arbres de nid sur 175 et 100 % pour la Navarre -GRANGÉ, 2016; CAMPRODON & PLANA, 2007; CARCAMO *et al.*, 2019). Parmi les essences rarement utilisées, un couple *lilfordi* s'est reproduit dans un Chêne d'Amérique *Quercus rubra* en Navarre espagnole (ELOSEGI, 2019), en Lettonie, le Tilleul à petites feuilles *Tilia cordata* est également utilisé (KRAMS, 1998), le Merisier à grappes *Prunus avium* et le Noyer *Juglans sp.* en Russie (FETISOV, 2017).

La prédilection du taxon *subcirris* d'Hokkaido pour les feuillus comme arbre de nid (MATSUOKA, 1979) montre que le « complexe *leucotos* » est très dépendant des forêts décidues. Dans les îles Jeju (Quelpart), *quelpartensis* montre aussi une très forte préférence pour les feuillus (YANG, 2009 ; OH *et al.*, 2016).

Hauteur, diamètre et état sanitaire des arbres de nid

La hauteur moyenne des arbres de nid utilisés par le Pic à dos blanc *lato sensu* varie de 12 m en Scandinavie et en Corée du Sud (YANG, 2009; OH *et al.*, 2016) à 24 m dans les Balkans, les valeurs moyennes pour *lilfordi* sont très similaires dans les divers noyaux de population: 20 à 24 m. Concernant le diamètre à 1,3 m des arbres de nid, une grande différence existe entre la Scandinavie avec une moyenne de 33,7 cm (AULEN, 1988 ; HOGSTAD & STENBERG, 1994; KRAMS, 1998) et le Japon avec 56,5 cm à 64 cm (MATSUOKA, 1979; INOUE & NISHI, 2001). Les Balkans avec 51,2 cm (GAŠIĆ, 2007 ; DOMOKOS & CRISTEA, 2014), l'Europe Centrale AVEC 47,9 CM (WESOŁOWSKI, 1996; PAVLIK, 1999; BÜLHER, 2008 ; GORMAN, 2021), les Pyrénées avec 41-47 cm (GRANGÉ, 2013, 2016; CAMPRODON & PLANA, 2007 ; CARCAMO *et al.*, 2019) et les Abruzzes avec 49,8 cm (BERNONI, 1994) montrent des valeurs similaires.

L'état sanitaire des arbres de nid montre un gradient vers le choix d'arbres sains plus on s'éloigne des populations nordiques : majorité d'arbres morts ou dépérissants en Scandinavie avec une moyenne de 63 % (AULEN, 1988 ; HÄGVAR *et al.*, 1990), en Russie (BLAGOSKLONOV, 1968 ; BUTEV *et al.*, 2005) et dans les Alpes du nord (100 % en Suisse et Allemagne ; BÜLHER, 2008 ; SCHERZINGER, 1990). La tendance s'inverse en Pologne avec 52 % d'arbres sains (WESOŁOWSKI, 1995 ; WESOŁOWSKI & TOMIAŁOJC, 1986) et jusqu'à 68 % pour les Pyrénées (CARCAMO & SENOSIAIN, 2014 ; GRANGÉ, 2016) et les Abruzzes (BERNONI, 1994 ; MELLETTI & PENTERIANI, 2003). *Quelpartensis* des Îles Jeju n'utilise des arbres morts comme sites de nid que dans 23 % des cas (OH *et al.*, 2016).

À Hokkaido, 75-100 % des arbres de nid sont sains (MATSUOKA, 1979). Il est à remarquer que *lilfordi* est plus enclin à creuser sa loge de reproduction dans des arbres sains que ne l'est *leucotos*, confirmant l'hypothèse proposée par KILHAM (1979) qui considère que le Pic à dos blanc peut utiliser de tels arbres grâce à son bec robuste ; cela lui permet également d'avoir une période de séjour au nid pour ses jeunes de 4 semaines grâce à une loge plus solide, contrairement aux Pics épeiche, mar et épeichette qui ont un bec moins fort. Cependant, certaines populations de *leucotos* s'éloignent de ce schéma qui reste vrai pour *lilfordi* qui possède un bec de plus forte dimension (voir *supra*).

Hauteur, diamètre et situation des cavités (Tableau VIII bis)

La hauteur des cavités de reproduction suit un gradient croissant de la Corée du Sud (4 à 5 m) (YANG, 2009 ; OH *et al.*, 2016) à la Pologne (17,2 m) (WESOŁOWSKI, 1995 ; WESOŁOWSKI & TOMIAŁOJC, 1986) et au Japon (province de Honshu, 16,1m) (INOUE & NISHI, 2001), en passant par la Scandinavie avec une moyenne de 7,44 m (AULEN, 1988 ; HÄGVAR *et al.*, 1990 ; HOGSTAD & STENBERG, 1994 ; STENBERG, 1996) et l'Estonie (9,2 m; ELTS, 2000). Les Pyrénées occidentales, avec une moyenne de 14,4 m sont en position intermédiaire (GRANGÉ, 2016) et très proches des valeurs d'Hokkaido avec 13,3 m (MATSUOKA, 1979, taxon *subcirris*) et des Balkans (13,75 m) (PERUSEK, 1991 ; GAŠIĆ, 2007 ; DOMOKOS & CRISTEA, 2014). L'emplacement des loges est plus haut que celui rapporté pour les Abruzzes (10,01m) (BERNONI, 1994a et b ; MELLETTI & PENTERIANI, 2003) et pour les Pyrénées navarraises (CAMPRODON & PLANA, 2007 ; CARCAMO & SENOSIAIN, 2014 ; CARCAMO *et al.*, 2019).

TABLEAU VIII.- Caractéristiques des arbres de nid chez le Pic à dos blanc *Dendrocoptes leucotos sensu stricto*.

Pays	Essence support du nid	Hauteur de l'arbre (m)	D arbre de nid (à 1,3 m)	État sanitaire de l'arbre	Taxon	Auteurs
Corée du Sud	84,6 % feuillus	12,2	42,2	87 % sains	<i>leucotos sinicus</i>	Oh <i>et al.</i> (2016)
Russie Ryazan (NE Moscou)	29 % Auline; 21 % Saules; 10 % Chêne, Noyer			Près de 100 % dépeissant	<i>leucotos</i>	POLIVANOV (1981 <i>in</i> : BUTEV <i>et al.</i> , 2005)
Russie (pays entier)	43 % Tremble; 28 % Chêne; 17 % Bouleau, 84 % Bouleau, 7 % Tremble, 3 % Pin, Epicéa, 2 % Sapin, Auline					IVANCHEV (1996)
Russie (pays entier)	36,8 % Bouleau, 9 % Chêne, 5,5 % Saule, 29,8 % Auline, 9,8 % Tremble			Près de 100 % dépeissant	<i>leucotos (uralensis)</i>	FETISOV (2017)
Scandinavie	57 % Peuplier-tremble; 22 % Bouleau; 19 % Auline	12,05	33,7	M = 63,2 % mort (N = 262)	<i>leucotos</i>	SARKANEN (1974); AULEN (1988), STENBERG (1996); HAGWARD <i>et al.</i> (1980) HOGSTAD & STENBERG (1994), KRAMS (1998)
Lettonie	48 % Auline, 26 % Bouleau, 19 % Tremble, 3 % Saule, 3 % Tilleul	3 à 22 m; 16 % 3-10 m, 68 % 11-20 m, 16 % 21-22 m	16-47 (73 %; 21-35 cm)	50 % mort	<i>leucotos</i>	
Europe centrale	Suisse, Allemagne: Hêtre 100 %	15,7	47,9	Pologne: 48 % mort	<i>leucotos</i>	WESOLOWSKI (1995), WESOLOWSKI & TOMALOUK (1986), PAWLUK (1999), SCHERZINGER (1982, 1990); RUGE & WEBER (1974), BOLHER (2008)
Pologne, Allemagne, Suisse, Slovaquie,	Pologne: Auline-Charme 64 %, Tremble			Suisse, Allemagne: 100 % mort	<i>leucotos</i>	
Pologne (Białowieża)	Auline, Tremble 83 %		20-40 cm = 72 %	66,7 % mort	<i>leucotos</i>	KAUZER, 2011
République Tchèque	Hêtre = 68 %, Érable = 23 %, Frêne = 6 %, Orme = 3 %	23,1 (5-43)	36,4 (22-64)	55 % sains	<i>leucotos</i>	VYMAZAL (2013)
Tous taxons hors <i>leucotos</i>						
Balkans	Hêtre	24,5	51,2	Roumanie: 100 % sains	<i>ilfordi</i>	PERUSEK (1991), GABIC (2007)
Bosnie, Slovaquie, Roumanie						DOMOKOS & CRISTEA (2014), GREGORI (<i>in litt.</i>)
Italie (Abruzzes)	Hêtre (97 à 100 %)	20,4 (5-28 m)	49,8 (23-129 cm)	68 % sains (N = 40)	<i>ilfordi</i>	BERNONI (1994), MELLETTI & PENTERANI (2003)
Espagne (Pyrénées navarraises)	Hêtre 100 %	22	41	50 % sains	<i>ilfordi</i>	CAMPRODON (2007)
France (Pyrénées occidentales)	Hêtre 96 % (N = 177)	19,1	42,9	50 % sains	<i>ilfordi</i>	SENOJIAN (1977), CARCAMO <i>et al.</i> (2019)
Jeju-Quelpart Island (Corée du sud)	Chataignier, Cerisiers sp., Platanes, Charmes	11,9 (3-24,2)	47,37	68,4 % sains (N = 165)	<i>ilfordi</i>	GRANGE <i>et al.</i> (2002), GRANGE (2013, 2016, inédit)
Japon Hokkaido	Uniquement des feuillus	16,3	40,2 (19-76)	87 % sains	<i>quel/partensis</i>	YANG (2009)
Japon Honshu	Chêne (<i>Q. crispula</i>)	23,3 (17,5-27,5)	64 (43-85)	75 to 100 % sains	<i>subcirris</i>	Matsuoka (1979)
				100 % mortis-dépeissant	<i>namiei</i>	INOUE & NISHI, 2001

TABLEAU VIIIbis.– Caractéristiques des cavités de reproduction du Pic à dos blanc *lato sensu*.

Pays	Hauteur de la cavité (m)	D. à la cavité (cm)	Orientation cavité	Taxon
Jeju-Quelpart Isl. (Corée du sud)	5 (1,2-8,5)	27,6 (16,5-44)	Pas de préférence	<i>quelpartensis</i>
Japon (Hokkaido)	13,3	23,3 <i>subcirris</i>		
Japon (Honshu)	16,1 (6-25)	23,6 (18-25)		<i>namieyi</i>
Corée du Sud	4	31,8	Pas de préférence	<i>leucotos</i>
Russie (pays entier)	1,8M-19M (Moy= 8,7 M)	18-33,7 cm (Moy= 24,25)		<i>leucotos</i> <i>uralensis</i>
Scandinavie, Lettonie	7,44	24,62	Pas de préférence	<i>leucotos</i>
Lettonie	3-10 M : 90 %, 11-15 M : 10 %	16-40 (16-20 : 17 % ; 21-35 : 79%)		<i>leucotos</i>
Europe centrale Pologne, Allemagne, Suisse, Slovaquie	12,2	24,2	N : 36,2%, S : 36,2 % E : 27,5%, W : 25,8% (Pologne)	<i>leucotos</i>
Pologne (Białowieża)	13,6 (7-22 m)		SE : 33 %, SO 28 % E : 22 %	<i>leucotos</i>
République Tchèque	16,7 (5-31)	14 cm minimum		<i>leucotos</i>
Balkans	13,75-15			<i>lilfordi</i>
Bosnie, Slovénie, Roumanie				
Italie (Abruzzes)	10,1 (2,3-12 m)	27,6	NW: 37,5%, SW : 25 % W : 25 %, SE : 21,8 %	<i>lilfordi</i>
Espagne (Pyrénées navarraises)	11 (3,4-21)		S : 40 %; E : 26,6 %	<i>lilfordi</i>
France (Pyrénées occidentales)	14,64 (5 M- 27 M)	28,34	N : 39,5 %, S : 29,3 % ; W : 14,3 %, E : 16,7 %	<i>lilfordi</i>

Tant en Suisse (BÜLHER, 2008) que dans les Pyrénées occidentales, plus le diamètre de l'arbre de nid (à 1,3 m) est important, plus l'emplacement de la cavité est élevé. THIBAUT DE MAISIÈRES (1940) signale un nid à une hauteur de 3,19 m en Hongrie dans une chandelle de 3,5 m de haut, soit là l'un des plus bas connus. KHOKLOVA *et al.* (2020) signalent un nid à 3 m de haut dans un épicéa et plusieurs autres à 3-4 m de haut pour la Carélie (Russie).

Ces fortes divergences sont expliquées en grande partie par des dynamiques forestières différentes : forêt primaire à Białowieża comme à Hokkaido, faible hauteur de végétation en Scandinavie due aux contraintes physiques extrêmes et forêts encore peu exploitées dans les Balkans et les Pyrénées occidentales.

Le diamètre de l'arbre, mesuré à hauteur de la cavité, est assez peu variable d'une région à l'autre (23,3 cm à 27,6 cm en moyenne) avec un minimum de 14 cm constaté en République Tchèque (VYMAZAL, 2013). L'emplacement de la cavité dans la couronne de l'arbre est prédominant à Hokkaido (avec 64 % des nids au-dessus de la première branche, MATSUOKA, 1979) fréquent dans les Pyrénées (42,8 %, ratio H. cavité/ H. arbre de 0,73 ; GRANGÉ, 2016) et en République Tchèque (48 % pour un ratio de 0,6 ; VYMAZAL, 2013) contrairement aux Abruzzes où 75-80 % des loges sont en dessous de la couronne (BERNONI, 1994b ; MELLETTI & PENTERIANI, 2003).

Les taxons *lilfordi*, *leucotos* d'Europe centrale et *subcirris* placent leurs cavités plus en hauteur que les autres Picedés sympatriques, aussi bien en Pologne (WESOŁOWSKI & TOMIALOJ, 1986) qu'au Japon (MATSUOKA, 1979) et dans les Pyrénées occidentales (GRANGÉ, 2016). En Norvège, *D. leucotos* les creuse moins haut que les Pics noir et vert (HÅGVAR *et al.*, 1990).

Dans les Pyrénées occidentales, il existe une différence significative de hauteur de cavité entre *lilfordi* (14,4 m) et les espèces accompagnantes : Pic épeichette (11,6m), Pics noir et vert (10,5m), Pic mar (9 m) et Pic épeiche (8,8 m) (GRANGÉ & FOURCADE, 2019).

L'examen de l'orientation des cavités ne montre pas de clair préférendum: les conditions locales doivent probablement jouer un rôle plus important que les affinités phylogénétiques comme indiqué par LANDLER *et al.* (2014) : secteur nord prédominant dans les Pyrénées françaises, en Italie et en Pologne, secteur sud en Navarre espagnole (CARCAMO *et al.*, 2019), pas de préférence au Japon, en Corée et en Scandinavie (TAB. VII)⁴⁰.

40 Ceci est confirmé par une étude récente portant sur une espèce néo-tropicale qui a montré que la protection de la cavité par de la végétation ou des branches surplombantes influe également sur l'orientation de cette cavité (Schaaf, 2020), élément non pris en compte dans les autres études.

Les dimensions du trou d'envol (moyenne = 5,47 cm × 6,29 cm) et de l'intérieur des cavités sont très proches d'une région à l'autre, celles de la profondeur des cavités varient de 16,5 cm à 48 cm (THIBAUT DE MAISIÈRES, 1940 ; CRAMP, 1985 ; AULEN, 1988 ; BERNONI, 1994b; IVANCHEV, 1996 ; WESOŁOWSKI, 1985; BUTEV, 2005 ; BÜLHER, 2008; YANG, 2009; GRANGÉ, 2016; OH *et al.*, 2016; CARCAMO *et al.*, 2019 ; GOPA inédit) (Encart 12). Ce paramètre de profondeur est important du fait que la densité des ectoparasites se réduit avec l'augmentation de la distance entrée cavité-nid proprement dit chez les cavicoles (TOMAS *et al.*, 2020) (Encart 13).

Encart 13.- Dimensions des cavités de Pic à dos blanc.

THIBAUT DE MAISIÈRES, 1940; CRAMP, 1985; AULEN, 1988; BERNONI, 1994b; WESOŁOWSKI, 1985; IVANCHEV, 1996; INOUE & NISHI, 2001; BUTEV, 2005; BÜLHER, 2008; YANG, 2009; GRANGÉ, 2016; OH *et al.*, 2016; CARCAMO *et al.*, 2019; GOPA inédit

Dimensions trou d'envol	Moyenne = 6,1 cm × 5,08 cm (8,7-5,1 cm × 6,8-4,7 cm)
Longueur couloir d'accès	Moyenne = 6,33 cm (5,66 cm - 7 cm)
Diamètre intérieur cavité	Moyenne = 13,94 cm (10,66 cm - 18 cm)
Profondeur cavité	Moyenne = 35,78 cm (16,5 cm - 48 cm)

La mise en regard du diamètre interne des loges de reproduction (10,66 à 18 cm selon les régions) et du diamètre moyen de l'arbre de nid à hauteur des cavités (23,3 à 27,6 cm) montre que les parois encadrant le nid mesurent, en moyenne, 5 à 6 cm d'épaisseur, suffisant pour héberger une nichée dans des arbres sains (moyenne de 6 cm dans les Pyrénées pour 5 cavités mesurées). SCHERZINGER (1982) donne même des épaisseurs limites de 1- 1,5 cm en Allemagne et IVANCHEV (1996) de 2 à 7 cm pour la Russie.

Le Pic à dos blanc creuse chaque année une nouvelle cavité, fait constaté sur toute l'aire de répartition de l'espèce (aucun cas de réutilisation sur 164 loges dans les Pyrénées occidentales, comme en Pologne -WESOŁOWSKI, 1995 - 2 cas dans les Abruzzes - P. HARRIS *in litt.* - 1 % sur plus de 160 loges en Suède - AULEN, 1988 -, 3 % en Norvège - HOGSTAD & STENBERG, 1997). Cependant, à Białowieża (partie hors réserve intégrale), PUGACEWICZ (2011) signale jusqu'à 14,8 % d'anciennes cavités, concernant peut-être des individus dans leur seconde année ou en mauvaise condition physique⁴¹ (*contra* WESOŁOWSKI, 1995 et autres auteurs). Le pourcentage 23 à 36 % pour l'occupation d'anciennes cavités par l'espèce en Suisse (BÜHLER, 2008) est ré-évalué par l'auteur lui-même (*in litt.* de février 2023) du fait que les cavités actives découvertes l'ont été à mi-chemin de l'envol et non en début de reproduction ou lors du creusement.

Ce « besoin » de nouvelle cavité peut être expliqué par la nécessité de disposer d'un site dépourvu de parasites dans la mesure où les jeunes vont stationner durant 4 semaines au nid. Cette hypothèse, proposée par SHORT (1979), est complétée par l'avantage de creuser un trou d'envol d'un diamètre très proche de la taille de l'espèce voire légèrement inférieur pour éviter toute intrusion de prédateur ou en minimiser le risque (WIEBE *et al.*, 2007). Le Pic à dos blanc confirme parfaitement cela (largeur maximum de l'espèce de 7 cm au niveau des épaules pour des diamètres de cavité de 5,5 à 7 cm). De plus, creuser une nouvelle loge systématiquement empêche les prédateurs potentiels (Martre des pins en particulier) de mémoriser, d'une année à l'autre, les localisations de nids.

L'habitude fréquente de débiter le creusement d'une loge puis de l'abandonner pour un nouveau site dans la même saison peut être expliquée par des difficultés rencontrées lors du creusement de la première (nœud dans le bois, consistance inadéquate, peu de protection contre les intempéries). FÉTISOV (2017b) propose une explication intéressante à ces arrêts de creusement : le Pic évaluerait l'épaisseur du bois sain et, au cas de trop faible épaisseur, changerait de site. Il cite un cas, dans la région de Léningrad, où un individu débuta un creusement sur 15 troncs différents avant de choisir le site définitif. Dans les Pyrénées, durant 3 jours, un mâle creusait deux cavités sur deux hêtres distants d'une centaine de mètres avant de se rabattre sur l'un d'eux.

Cependant, même si la première loge n'est pas terminée, elle reste disponible pour le repos nocturne tout au long de l'année près d'un site très favorable pour d'autres raisons (trophiques en particulier). En revanche, dans les Pyrénées occidentales, aucune de ces « ébauches » n'a été utilisée les années suivantes comme loge de reproduction (GRANGÉ, inédit).

Une autre hypothèse peut être avancée : c'est le mâle qui semble proposer l'emplacement futur du nid mais il doit obtenir le « consentement » de la femelle pour le choix définitif, ce que nous avons constaté dans les Pyrénées (GRANGÉ, inédit ; BUTEV *et al.*, 2005) et ces changements de site s'expliqueraient par un refus du premier emplacement par la femelle, plus exigeante.

⁴¹ IVANCHEV (1997) a montré chez le Pic épeiche que les oiseaux âgés construisent une nouvelle cavité bien plus souvent que les plus jeunes et WIEBE *et al.* (2007) que, chez le Pic flamboyant *Colaptes auratus*, ce sont les individus en meilleure condition qui construisent de nouvelles cavités. Chez le Pic glandivore *Melanerpes formicivorus*, le taux de ré-utilisation de cavités est de 57,2 % mais est expliqué par les coûts énergétiques et de temps impliqués par de nouvelles constructions. Cependant, Il n'apporte aucun gain en productivité pour les couples utilisant ces anciennes cavités (KOENIG *et al.*, 2021).



PLANCHE 25.– Arbres support des cavités.

- 25a** : Arbre de nid de Pic de Lilford avec 8 cavités dont une venant d'être achevée (photo P. NAVARRE)
25b : Nid de Pic de Lilford dans hêtre étêté, Béarn (Photo S. DUCHATEAU).
25c : Nid de Pic de Lilford dans hêtre sain, bien dissimulé dans le houppier, Pays-Basque (Photo S. HOMMEAU).
25d : Nid de Pic de Lilford dans orme écorcé et mort, Béarn (Photo P. NAVARRE).
25e : Nid de Pic de Lilford dans hêtre dépérissant, Pays-Basque (Photo S. HOMMEAU).
25f : Nid de Pic de Lilford dans hêtre étêté, Slovénie (Photo D. STANIĆ).

La distance moyenne entre nids d'un même couple d'une année à l'autre est de 63,1 m (0 à 350 m) pour 8 couples des Pyrénées occidentales totalisant 64 nids (GRANGÉ, inédit). Ailleurs, toujours pour *lilfordi*, BERNONI (1994b) donne 25 m pour un couple et P. HARRIS (*in litt.*) constate des distances maximales de 200 m pour un territoire suivi durant 30 années avec 10 reproductions, non successives, sur un même hêtre (nouvelles cavités chaque année) ; pour deux autres couples, les distances sont de 50 à 100m avec réutilisation régulière du même arbre. En Navarre, pour 12 cas, la distance inter-annuelle est de 115 m (0-370 m) (CARCAMO *et al.*, 2019). En Slovénie, PERUSEK (1991) cite des nids d'un même couple espacés de 100 m d'une année à l'autre.

En revanche, concernant *leucotos*, AULEN (1988) donne une moyenne de 497 m pour la Suède (17 couples), HOGSTAD & STENBERG (1997) 1000 m pour la Norvège et VIRKKALA *et al.* (1993) une distance moyenne de 15 km dans les années 1980-90 pour une population finlandaise en déclin. Au nord de la Russie (SE du lac Ladoga), la distance moyenne entre couples est de 10,4 km (KOVALEV, 1998).

Ceci illustre parfaitement la différence dans l'habitat de ces deux taxons : *lilfordi* réside dans des massifs montagneux continus, avec une sédentarité forte tandis que *leucotos* (surtout ses populations nordiques) utilise des boisements fragmentés et peu riches du point de vue trophique, l'amenant à changer annuellement le cœur de son domaine vital.

PHÉNOLOGIE DE LA REPRODUCTION (Tableau 9)

Généralités

Le Pic à dos blanc est capable de se reproduire dès sa seconde année et n'effectue qu'une ponte normale annuelle (BUTEV, 2005; STENBERG, 1998; LAINE, 2006; GOPA, inédit). Le fait de n'avoir qu'une seule ponte annuelle pour cette espèce sédentaire et se reproduisant tôt en saison peut paraître étrange : la date moyenne d'envol étant fin mai avec une période de dépendance des jeunes de 15-20 jours, les adultes pourraient déposer une seconde ponte normale fin juin avec un envol début août. Il semble que plusieurs facteurs entrent en jeu pour expliquer ce choix : une telle ponte produirait des jeunes à l'envol à une période où les ressources trophiques diminuent et qui n'auraient pas le temps de bien se préparer à affronter la période hivernale (acquisition des modes de recherche des proies, mue et dispersion juvénile), les adultes, de leur côté, devant aussi muer et récupérer de leurs efforts reproducteurs avant l'arrivée de la mauvaise saison. Ajouté à cela, l'activité des gonades tend à diminuer dès fin juin, date où les adultes entament leur mue annuelle.

La phénologie de la reproduction du Pic à dos blanc *lato sensu* est caractérisée par un début précoce, comparé à celles des autres Picedés partageant son habitat. Ce fait est connu depuis longtemps au vu de ce que rapporte W. TACZANOWSKI (in DRESSER, 1871-81) : « *Durant la période de reproduction, il précède généralement le Pic noir (Dryocopus martius) de quelques jours, pendant aussi précocement que le début d'avril et les jeunes quittent le nid à mi-mai.* »

La date moyenne de ponte va de début avril en Pologne (WESOŁOWSKI, 1995 ; WESOŁOWSKI *et al.*, 2021) à fin avril au Japon (MATSUOKA, 1979), dans les Abruzzes (BERNONI, 1994a et b), en Bavière (SCHERZINGER, 1982) et en Norvège (BRINGELAND et FJAERE, 1981 ; HOGSTAD & STENBERG, 1997). Seules, les populations sibériennes sont plus tardives avec des pontes mi-mai (BUTEV *et al.*, 2005). Ces dernières années, dans un contexte d'une élévation des températures printanières, ces dates sont plus précoces d'une manière générale (KHOKHLOVA *et al.*, 2020).

Avec une date moyenne de ponte au 20 avril, la population des Pyrénées occupe une position intermédiaire (GRANGÉ *et al.*, 2002 ; GRANGÉ, 2016).

Les dates d'envol suivent fort logiquement le même pattern : 70 % des envols réalisés à fin mai en Pologne (WESOŁOWSKI & TOMIAŁOJC, 1985 ; WESOŁOWSKI, 1995) et le 26 mai en moyenne dans les Pyrénées (GRANGÉ, 2016 ; CARCAMO *et al.*, 2019) et en Slovaquie (PAVLIK, 1999), début juin ailleurs. En Carélie (Russie), les dates d'envol sont passées de la seconde moitié de juin durant la période 1950-60 à début juin actuellement (KHOKHLOVA *et al.*, 2020).

Dans les Pyrénées, il existe un léger décalage des dates d'envol selon l'altitude : 22 mai en moyenne jusqu'à 1 000 m, 28 mai de 1 000 à 1350 m et 3 juin au-dessus de cette altitude pour 70 reproductions (GRANGÉ, inédit).

L'influence des conditions météorologiques du début de printemps joue également un rôle (voir *infra*) mais n'a pu être évaluée pour notre région.

Les quelques données obtenues dans les Pyrénées sur des nids de Pic épeiche, proches de ceux de *lilfordi*, montrent une différence allant jusqu'à 10 jours entre les dates d'envol des jeunes de ces deux espèces (GRANGÉ, inédit).

Cette différence atteint 15-20 jours à Hokkaido (MATSUOKA, 1979) et en Suède où 70 % des nichées de Pic à dos blanc ont quitté le nid au 10 juin alors que celles du Pic épeiche débutent leur envol (AULEN, 1988). Comme relevé par MATSUOKA (1979), la reproduction précoce du Pic à dos blanc est liée à son régime alimentaire spécialisé sur les larves d'insectes xylophages, ce qui lui permet de nourrir ses jeunes alors que les hêtres n'ont pas encore débourré (début mai dans les Pyrénées) et donc, ne peuvent pas héberger encore de chenilles et autres insectes de surface. De plus, en mai-juin, à l'émergence des adultes, le nombre de larves de coléoptères diminue (AULEN, 1988).

La durée du séjour au nid de près de 4 semaines des jeunes du Pic à dos blanc (26-28 jours)⁴², comparée aux 3 semaines (18-22 jours) des autres Picedés de taille similaire (*D. major*, *D. syriacus*, *L. medius*), peut aussi être expliquée par cette spécialisation alimentaire (croissance ralentie due à une moindre valeur énergétique de ce type de proie) ; de plus, on observe un rythme de nourrissage plus faible chez cette espèce (voir *infra*).

Formation du couple, accouplements

Début mars, les deux membres du couple ré-apprennent à se côtoyer quotidiennement avec échanges de cris de contact et fréquentation assidue du cœur de leur domaine vital qui abritera la cavité de nidification. C'est une période où la défense de ce territoire est affirmée par des tambourinements de chaque sexe, activité qui atteint son maximum d'intensité de mi-mars à mi-avril (début creusement cavité à dépôt de la ponte) (CRAMP, 1985 ; BERNONI, 1994 ; GRANGÉ, inédit). Des poursuites, accompagnées de cris spécifiques (cris de pariade), se produisent régulièrement.

Les conflits entre femelles sont 2 à 3 fois plus fréquents que ceux entre mâles selon les auteurs russes (BUTEV *et al.*, 2005), certainement le résultat d'un sex-ratio déséquilibré en leur faveur.

Peu d'observations directes d'accouplements ont été réalisées à ce jour. En règle générale, ils se produisent de début mars à mi-avril, mais ils peuvent avoir lieu, lors de pontes de remplacement, jusqu'à début mai voire plus tard (9 mai 2001 dans les Pyrénées occidentales lors d'une tentative de ponte de remplacement, P. NAVARRE *in litt.*) avec un maximum lors du dépôt de la ponte (mi-avril). En début de période, 1-2 copulations par jour pouvant atteindre 4-6 par heure au pic des pariades (FRIEDMAN, 1994). En Suisse, lors d'un hiver doux, un accouplement s'est produit mi-janvier, à 50m de la loge utilisée cette même année (BÜLHER, 2021).

⁴² Il s'agit de la durée moyenne pour laquelle s'accordent tous les auteurs, cependant, BRINGELAND et FJAERE (1981) donnent une durée de séjour au nid de 24,5 jours pour 9 nids suivis.

TABLEAU IX – Paramètres de reproduction (phénologie, succès reproducteur) chez le Pic à dos blanc *sensu lato*.

Pays	Date de ponte	Date d'envol	Nombre de jeunes	Rythme nourrissage (nombre par heure)	Succès reproducteur (%)	Auteurs
Japon (Hokkaido) <i>D. l. subcirris</i>	Fin avril	3 juin				MATSUOKA (1979)
Russie	Mi-mai	10-15 juin	2,56 (N = 18)	2,85/H (stade I), 4,6 (stade II), Moy = 4 à 8/H	80,80 %	IVANCHEV (1996)
<i>D. l. leucotos</i> , <i>D. l. uralensis</i>						
Scandinavie, Lettonie	28 avril- 12 mai	20 mai- 22 juin date moyenne : 14 juin	2,4- 3,1 Moyenne : 2,7 (N = 129)	5,1/H. (3,8 à 10,5)	Norvège : 52 % à 79 % Moyenne : 63 % Finlande : 72 % (N = 62 pontes)	AULEN (1988), HOGSTAD & STENBERG (1997) STENBERG (1990, 1998) ; KRAMS (1998) ; LANE (1999) SARKANEN, (1974), VIRKALA (1993), BRINGELAND & FJAEER (1981)
<i>D. leucotos</i>						
Europe centrale	Première décade d'avril (20 mars au 10 mai)	dernière décade de mai (5 mai au 23 juin)	Pologne : 3,4 (N = 7) Suisse : 1,5 (N = 6)	Slovaquie : 8,7/H. (Chénate) Suisse : 5,2/H. (1 à 13,5)	36 % à 63 % (N = 26 pontes) Slovaquie : 100 % (N = 7 pontes) Suisse : 83 % (N = 24 pontes)	WESOLOWSKI (1995), WESOLOWSKI & TOMALOUĆ (1986) PAULIK (1999), BÜLHER (2008)
Balkans	15-20 avril	Fin mai	3 (N = 2)			GAŠIĆ (2007), GREGORI (<i>in litt.</i>)
Bosnie, Slovaquie						
<i>D. l. lilfordi</i>						
Italie (Abruzzes)	30/avr	6 juin (25 mai-26 juin)	2 (N = 11)	9,2/H.	100 % (N = 11 pontes)	BERNINI (1994), BRICHETTI & FRACASSO (2007)
<i>D. l. lilfordi</i>						
Espagne (Pyrénées navarraises)	20-22 avril	28 mai (3 mai-13 juin)	1,4 (N = 40)	2,9/H. (stade I) à 6,1/H. (stade III)	90 % (N = 40 pontes)	J.-L. ROMERO (<i>in litt.</i>), A. SENSOSIAN (<i>in litt.</i>), CARCAMO <i>et al.</i> (2019) CAMPION <i>et al.</i> (2020)
<i>D. l. lilfordi</i>						
France (Pyrénées occidentales)	20 avril (1 ^{er} avril- 11 mai) N = 60	28 mai (6 mai- 21 juin) N = 64	1,7 (N = 24) 1,92 (N = 39)	4,66/H. (2,72 à 6,05/H.) (N = 417 heures)	84 % (N = 50 pontes)	GRANGÉ (2002, 2016, inédit)

La durée des 3 accouplements observés est de 5 secondes environ. Le mâle rejoint la femelle posée sur une branche, s'accouple puis s'envole ; la femelle, allongée dans le sens de la branche, prend son envol après s'être ébrouée, au bout de quelques secondes. Les accouplements peuvent être précédés de poursuites entre les deux oiseaux, avec des cris caractéristiques entendus seulement à cette occasion (FRIEDMAN, 1994 ; GRANGÉ *et al.*, 2002).

Des dates précoces d'accouplements (mars) éloignées de la ponte (date moyenne = 20 avril pour les Pyrénées) et donc de fertilisation, comme constatées en Suisse (BÜLHER, 2008) et dans les Pyrénées (GRANGÉ, inédit) peuvent sembler étranges ; pourtant, elles ont un effet de resserrement des liens au sein du couple en sus de l'existence d'une possibilité de conservation du sperme dans les voies génitales de la femelle jusqu'au moment de la formation de l'œuf. La viabilité du sperme pouvant aller jusqu'à 24 jours chez certains calaos, proches phylogénétiquement des Picidés (BIRKHEAD & MØLLER, 1992 ; BIRKHEAD, 2016).

Ces accouplements ont lieu généralement près de l'arbre de nid choisi ; toutefois, en Suisse, des distances de 100 m à 350 m ont été constatées (BÜLHER, 2008). En Hongrie, à fin mars, un cas de monte inversée (*reverse mounting*) qui a duré plusieurs secondes a été observé avant une copulation véritable (GORMAN, 2020) : il semble s'agir d'une incitation forte de la femelle vers son mâle, celle-ci étant plus avancée physiologiquement dans le processus de reproduction.

Creusement de la cavité

Les deux sexes participent à la construction du nid, bien que la majorité du travail soit effectuée par le mâle (IVANCHEV, 1996 ; GRANGÉ, inédit). Cependant, dans les 4 seuls cas où nous avons observé les premiers coups de bec, c'est la femelle qui s'en est chargée, vite relayée par le mâle (GOPA, inédit), incitant à penser que c'est bien la femelle qui choisit l'emplacement du nid. Ce travail de creusement se poursuit durant 10 à 13 jours avec une date moyenne d'achèvement au 13 avril pour les Pyrénées occidentales. Cette même durée de creusement est rapportée de Norvège (BRINGELAND & FJAEER, 1981).

Les couples les plus précoces débutent le creusement début mars. Régulièrement, deux cavités successives sont creusées, la première souvent non achevée pour des raisons peu claires (problème de l'arbre choisi, refus de la femelle sur l'emplacement premier ?). C'est toujours cette seconde loge qui est retenue pour la reproduction. Ce sont les couples commençant ce travail le plus tôt en saison qui sont les plus réguliers à forer une seconde, voire une troisième cavité (J.-L. GRANGÉ, obs. pers.). MATSUOKA (2008, 2010) a démontré, chez le Pic épeiche, qu'il doit débiter des ébauches de cavités pour pouvoir se rendre compte que l'emplacement choisi est apte à être creusé suite à des variations de la dureté du bois, non repérable par l'espèce extérieurement. Le Pic noir effectue également régulièrement des ébauches pouvant devenir des cavités de reproduction les années suivantes (CUISIN, 1967). SCHEPPS *et al.* (1999) suggèrent que les pics doivent être sensibles à certaines caractéristiques subtiles indiquant la consistance du bois, non apparentes extérieurement.

Le rôle prépondérant du mâle peut être expliqué par le fait que son bec est plus fort que celui de la femelle (épaisseurs de 9,6 et 11,16 mm contre 8,6 et 9,53 mm, respectivement en moyenne chez *lilfordi* ; GOPA, inédit), ajouté à une préparation physiologique de la femelle à la ponte (besoins nutritifs importants).

Dans les Abruzzes, un couple a utilisé une cavité naturelle (cicatrice de branche cassée) pour se reproduire (HARRIS & HARRIS, 2016) ainsi que sur Bolshoy Pelis Island (Russie, en Mer du Japon), (document photographique in Y. GULUSCHENKO, <http://fareastru.birds.watch>), uniques cas connus pour l'espèce. Dans l'extrême est du Kazakhstan, un couple *uralensis* s'est reproduit sur un poteau de ligne électrique avec succès (SHCHERBAKOV, 2012), phénomène se produisant également au Japon pour *namieyi* (IDA, 1992 ; KURODA, 1995 ; MIKAMI, 2019), en Norvège (BEVANGER, 1997) et en Allemagne (BLUME & TIEFENBACH, 1997) pour *leucotos*.

Ponte - Incubation

Le début de la ponte intervient 3 à 7 jours après la fin de creusement de la cavité en Norvège (BRINGELAND et FJAERE, 1981) et après 10 jours en Italie (BERNONI, 1994). Une observation ponctuelle montre que le séjour au nid de la femelle durant la ponte d'un œuf est d'au moins 90 mn, tôt en matinée (GOPA, inédit).

Dans les Pyrénées occidentales, 52 % des pontes sont déposées avant le 21 avril et 86 % avant début mai (GRANGÉ, 2016). En Norvège, 48 % des couples déposent leur ponte entre le 25 et le 30 avril (HOGSTAD & STENBERG, 1997). Les pontes de remplacement peuvent se produire lors de la perte précoce au stade de l'incubation ou avec perte de jeunes au nid dans les premiers jours de leur naissance (3 cas pour les Pyrénées occidentales, GRANGÉ, inédit ; WESOŁOWSKI, 1995).

Ainsi, près de Saint-Pétersbourg, un couple ayant perdu ses jeunes précocement, suite à la chute de l'arbre de nid après une tempête début mai, a creusé une nouvelle cavité à proximité où il a mené à bien une seconde nichée avec envol fin juin (FÉDOROV, 2011). Plusieurs auteurs soulignent l'influence des températures de janvier à mars sur les dates de ponte (WESOŁOWSKI, 1995 ; HOGSTAD & STENBERG, 1997 ; STENBERG, 1998).

À Białowieża (Pologne) la phénologie des pontes durant la période 1975-2019 a été avancée de 9 jours (0,2 jour/an) en moyenne (WESOŁOWSKI *et al.*, 2021), le Pic à dos blanc étant l'espèce de pic dont les dates de ponte ont été les plus stables. Dans les Pyrénées occidentales, l'avance des dates d'envol est de 3,9 jours (0,09 jour/an) sur la période 1988-2020 (hors pontes de remplacement, GRANGÉ, inédit).

La taille de la ponte varie de 3 à 5 œufs (exceptionnellement jusqu'à 7 œufs) déposés chaque jour, plutôt en matinée avec une moyenne de 4 œufs en Norvège et de 3,6 en Russie (MAKATSCH, 1976; BRINGELAND et FJAERE, 1981 ; CRAMP, 1985; HOGSTAD & STENBERG, 1997; WESOŁOWSKI, 1995 ; BUTEV *et al.*, 2005). En Suède, pour une population en fort déclin, la taille moyenne de ponte est réduite par rapport à ce qu'elle était au XIX^e- début XX^e siècle, expliquée par la détérioration de l'habitat qui ne permet plus aux adultes de pourvoir à leurs besoins physiologiques pré-oviposition (AULEN & CARLSON, 1990). L'intervalle de temps entre le dépôt de chaque œuf est de 24-26 heures selon BRINGELAND et FJAERE (1981).

Les œufs sont elliptiques, de couleur blanche, lisse et lustrée (Planche 26)⁴³ et pèsent en moyenne 6 à 7,7 g pour un volume de 12,3 cm³ (HOEHER, 1973 ; MAKATSCH, 1976 ; STENBERG, 1998 ; HOGSTAD, 2006 b) ; HOGSTAD (2006 b) donne 24 g pour une taille de ponte de 4 œufs pour *leucotos*. HARTERT (1912-20), pour une ponte de 4 œufs de *lilfordi* de provenance inconnue, trouve un poids moyen de 4,4 g, ce qui semble très faible et en contradiction avec les données présentées par MAKATSCH (1976) de 7,08 g. Leurs dimensions varient relativement peu sur l'aire de répartition de l'espèce, *uralensis* présentant les plus fortes dimensions (Encart 14).

La ponte représente en moyenne 24 % du poids de la femelle, l'un des plus faibles pourcentages des Pics européens avec le Pic noir (21%) et bien différent de celui du Pic épeiche (35%) (HOGSTAD, 2006a et b).

En sus du faible nombre d'œufs déposés, le Pic à dos blanc est l'une des espèces dont l'épaisseur de la coquille est la plus fine avec 0,12 mm pour un poids de 0,34 à 0,56 g (MAKATSCH, 1976; HOGSTAD, 2008). MAKATSCH & PERRINS (1996) attribuent ce fait à ce que 95 % du poids sec des coquilles est constitué de carbonate de calcium qui est nécessaire en grande quantité au moment de la ponte. Ils soulignent, avec KOENIG (1987), une corrélation négative entre la taille de ponte et la proportion de coléoptères dans le régime alimentaire de l'espèce de Picide étudiée, celles se nourrissant d'une majorité de telles proies ayant des œufs plus petits et en moins grand nombre. WIEBE *et al.* (2006) attribuent cette situation à la présence toute l'année d'un type de proie stable. Concernant le Pic à dos blanc, il se produit un compromis entre une reproduction précoce et la condition physique des femelles qui se détériore de janvier à avril (HOGSTAD, 2008; HOGSTAD & STENBERG 1997).

En Norvège, aucune corrélation n'existe entre la taille des œufs et le poids de la femelle ni avec celui des jeunes (STENBERG, 1998) ; par contre plus la ponte est déposée tard en saison, plus la taille de la ponte est réduite mais le nombre de jeunes ne varie pas (STENBERG, 1998).

L'incubation se poursuit durant 10 à 12 jours et est partagée à égalité entre les sexes durant la journée avec des relèves toutes les 2-3 heures. La nuit, c'est le mâle qui se tient sur les œufs (CRAMP, 1985 ; AULEN, 1988 ; BÜLHER, 2008 ; GRANGÉ, 2016)⁴⁴, la femelle pouvant passer la nuit dans une cavité éloignée (90-360 m en Suisse, BÜLHER, 2008 ; 400-600 m en Finlande, SARKANEN, 1978 ; VIRKKALA *et al.*, 1992). La première relève au nid se produit 5-10 minutes avant l'heure légale de lever du soleil (BÜLHER, 2008). En Russie, BUTEV (2005) donne une durée journalière d'incubation de 21h30. Généralement, les relèves se font sans échange de cris, le seul bruit de l'atterrissage du pic sur le tronc avertissant le couvreur de l'arrivée de son partenaire (GRANGÉ, inédit). Les 2-3 dernières nuits précédant l'envol, les jeunes sont laissés seuls au nid (BRINGELAND et FJAERE, 1981).

43 Plusieurs explications ont été avancées pour expliquer la couleur blanche des œufs des espèces nichant en cavité :

- il s'agit de la couleur des œufs de leurs « ancêtres reptiliens » qu'ils auraient conservée car non gênante, leur ponte étant cachée aux yeux d'éventuels prédateurs (WALLACE, *in* BIRKHEAD, 2016).
- les pigments colorés protégeraient les œufs des radiations solaires et ceux déposés dans des cavités en étant abrités, n'ont donc pas besoin de cette protection d'où leur blancheur (Mc ALDOWIE *in* BIRKHEAD, 2016).
- le développement des embryons nécessite un minimum de transmission lumineuse et la couleur blanche des œufs pondus en cavité permet cela mieux que s'ils étaient colorés (MAURER *et al.*, 2015).

44 Les Picides sont la seule famille, avec les coucous non parasites, où c'est le mâle qui couve durant la nuit : ce fait a une grande importance dans le type de lien unissant le couple avec une quasi-absence de polygamie, une femelle seule, dans le cas de polygynie multi-nid, ne pouvant assumer seule la survie des œufs. Ainsi, les Picides sont de façon très majoritaire, socialement monogames, ce qui n'exclut pas des copulations extra-couple pouvant donner des jeunes à l'envol (LIGON, 2004 ;). Chez les Picumnes, c'est le couple qui passe la nuit dans la cavité abritant la ponte ou les jeunes durant les premiers jours de leur vie (BODRATI *et al.*, 2015).

Durant l'incubation, les deux adultes continuent de façon irrégulière à rajouter des copeaux au fond du nid, prélevés sur les murs de la cavité (FÉTISOV, 2017b).

Les jeunes mettent de 3 à heures pour s'extraire complètement de la coquille, la période d'éclosion de l'entièreté de la ponte allant de 14 à 17 heures. C'est la femelle qui passe la nuit au nid durant la période de ponte (BRINGELAND et FJAERE, 1981). Dans les Pyrénées, le Pic de Lilford mâle a été observé évacuant des coquilles (GOPA, inédit).

Encart 14.- Dimensions et poids des œufs de Pic à dos blanc.

(TACZANOWSKI, 1893; HARTERT, 1912-20; THIBAUT DE MAISIÈRES, 1940; HÜE & ETCHECOPAR, 1970; MAKATSCH, 1976; ETCHECOPAR & HÜE, 1978; CRAMP, 1985; BUTEV *et al.*, 2005, STENBERG, 1998 ; GRANGÉ, 2016 ; MNHN Toulouse, 2017; D. VINCENT, *in litt.* ; A. SENOSIAIN, *in litt.*)

lilfordi

L. max = 29,6 mm - l. max = 22 mm
L. mini = 27,6 mm - l. mini = 20,1 mm
Moy. = 28,3 mm × 21,1 mm
Poids = 7,08 g

leucotos

L. max = 31,2 mm - l. max = 23 mm
L. mini = 24,5 mm - l. mini = 19 mm
Moy. = 28,09 mm × 20,55 mm
Poids = 6 g

Séjour des jeunes au nid, Rythme de nourrissage

La période de séjour au nid des jeunes dure 4 semaines (26 à 29 jours) et est divisée en 3 stades correspondant à la fois au développement des jeunes et au comportement des adultes lors des apports de proie :

– Stade I : un des adultes reste au nid de façon permanente pour réchauffer les jeunes qui n'ont pas encore développé de thermo-régulation (6 à 8 jours).

– Stade II : les deux adultes nourrissent et entrent entièrement dans la cavité à chaque apport (8^e au 12^e jour).

– Stade III : les adultes restent à l'entrée de la loge pour nourrir, d'abord y pénétrant à moitié (phase 1 : 4 à 5 jours) puis ce sont les jeunes qui viennent se saisir de la nourriture à l'entrée de la loge (phase 2 : 3 à 5 jours).

Le rythme de nourrissage varie donc selon l'âge des jeunes avec une moyenne de 3 à 4 apports/heure au stade I et de 6 à 10 au stade III (TAB. VIII) pour une moyenne générale s'établissant à 4-6 apports/heure. Dans les Alpes bavaroises, sur une journée de 15 heures d'activité, le rythme de nourrissage a été de 6,6 apports/heure pour des jeunes près de l'envol (FRANZ, *in* CRAMP, 1985). En Norvège, il a été de 5,7 apports/heure à 4 jours de l'envol et, sur 17 heures de jour, il y a eu 102 apports, soit 1/6 mn à 3 jours de l'envol (BRINGELAND et FJAERE, 1981)

En Russie d'Europe, pour des jeunes de 6 jours, il y a eu 40 apports durant les 14 heures de jour et 70 apports lorsqu'ils avaient 11 jours (IVANCHEV, 1996).

Pour les Pyrénées, les chiffres correspondants sont de 51 apports au stade I, 119 au stade II et 106 au stade III sur 12-13 heures d'observation (GOPA, inédit). Le rôle des sexes est quasiment égal dans les Pyrénées occidentales (52 % des apports pour la femelle et 48 % pour le mâle) contrairement aux Abruzzes (BERNONI, 1994b) et à la Scandinavie (AULEN, 1988; HOGSTAD & STENBERG, 1997).

Les adultes ont un rythme de nourrissage qui s'adapte au nombre de jeunes à nourrir (HOGSTAD & STENBERG, 1997). Cependant, les adultes vaquent chacun de leur côté à la recherche de proies sans tenir compte de leur partenaire avec très peu de rencontres à la cavité dès le stade II. Il semble qu'à chaque apport, ils soient capables de « juger » l'état des jeunes et, en tirer les conséquences pour adapter leur rythme de nourrissage, sans connaître le rythme propre de leur partenaire. De plus, de temps en temps, l'individu venant de nourrir tambourine quelque peu (tambourinement plus court que celui utilisé lors des parades) sur l'arbre de nid ou un arbre proche, envoyant ainsi un signal à son partenaire de sa visite au nid (ce comportement n'est pas dû à un dérangement de notre part).

La désertion d'un des membres du couple dans les derniers jours du séjour au nid des jeunes est un comportement déjà observé dans les Pyrénées (GRANGÉ *et al.*, 2016), en Allemagne (CRAMP, 1985; BLUME & TIEFENBACH, 1997), en Russie (BUTEV *et al.*, 2005), en Finlande (LAINE, 1999) et ailleurs en Scandinavie (CRAMP, 1985).

Cet abandon est plus souvent le fait de la femelle appariée à un mâle dans sa seconde année (BUTEV *et al.*, 2005). Au vu de la relative fréquence de ce comportement, il ne semble pas que la prédation en soit la raison, d'autant plus qu'en près de 30 ans de suivi dans les Pyrénées occidentales, aucun échec de reproduction n'a été dû à la disparition d'un des membres du couple, hors le stade de fin de nourrissage au nid⁴⁵.

La contribution du mâle tend à diminuer en moyenne, importante en début de nourrissage (stade I) et ne représentant plus que 46% au dernier stade dans les Pyrénées (GRANGÉ, 2016 ; GRANGÉ, inédit), fait également constaté dans les Abruzzes (BERNONI, 1994b) et en Suède (AULEN, 1988) et contrairement à la Norvège où il est supérieur à celui de la

⁴⁵ Il a été démontré, chez le Pic flamboyant *Colaptes auratus*, que l'inversion des rôles durant la reproduction au détriment du mâle (qui en assume la plus grande part), favorise la désertion de la femelle plutôt que celle de son conjoint (WIEBE, 2005).

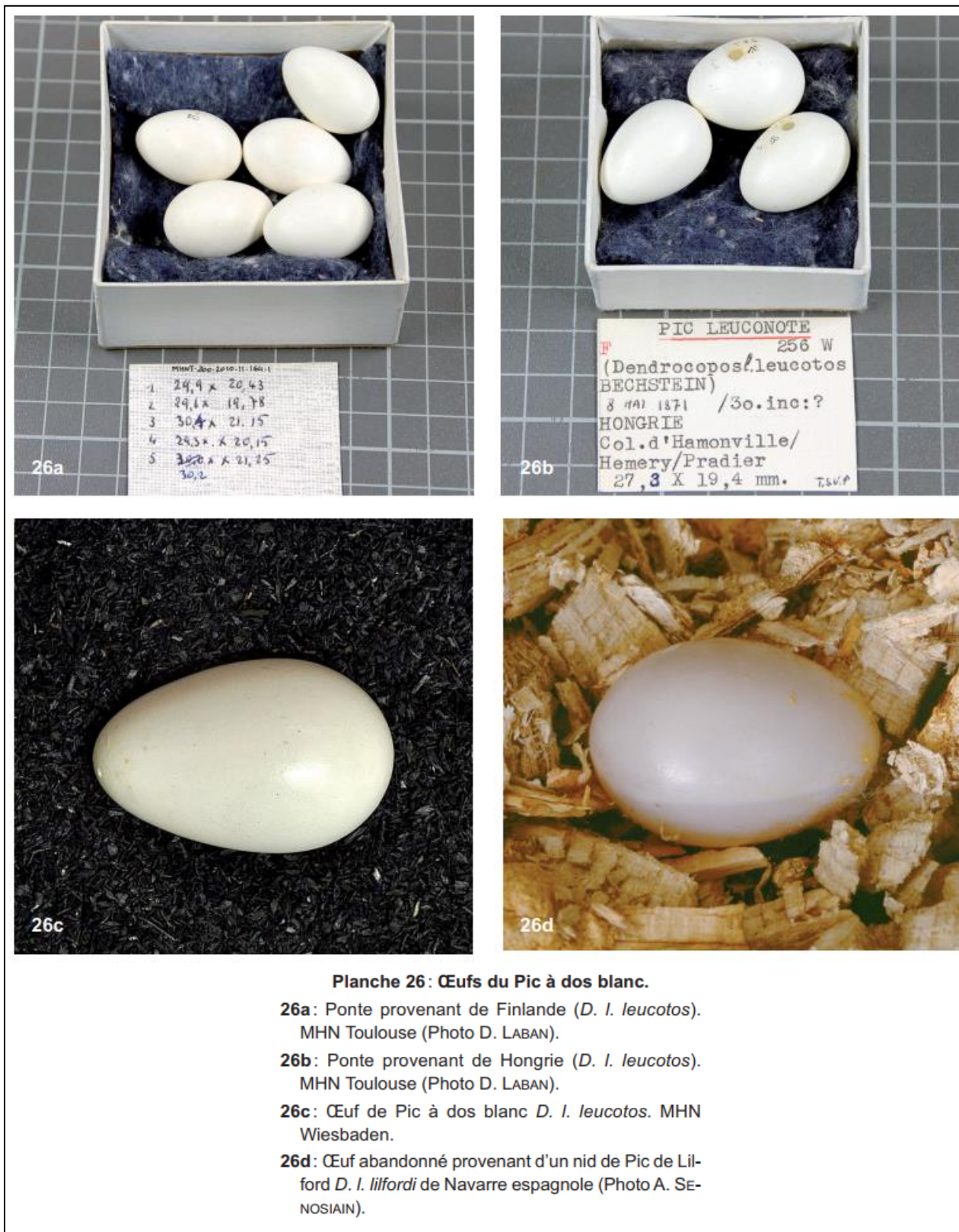
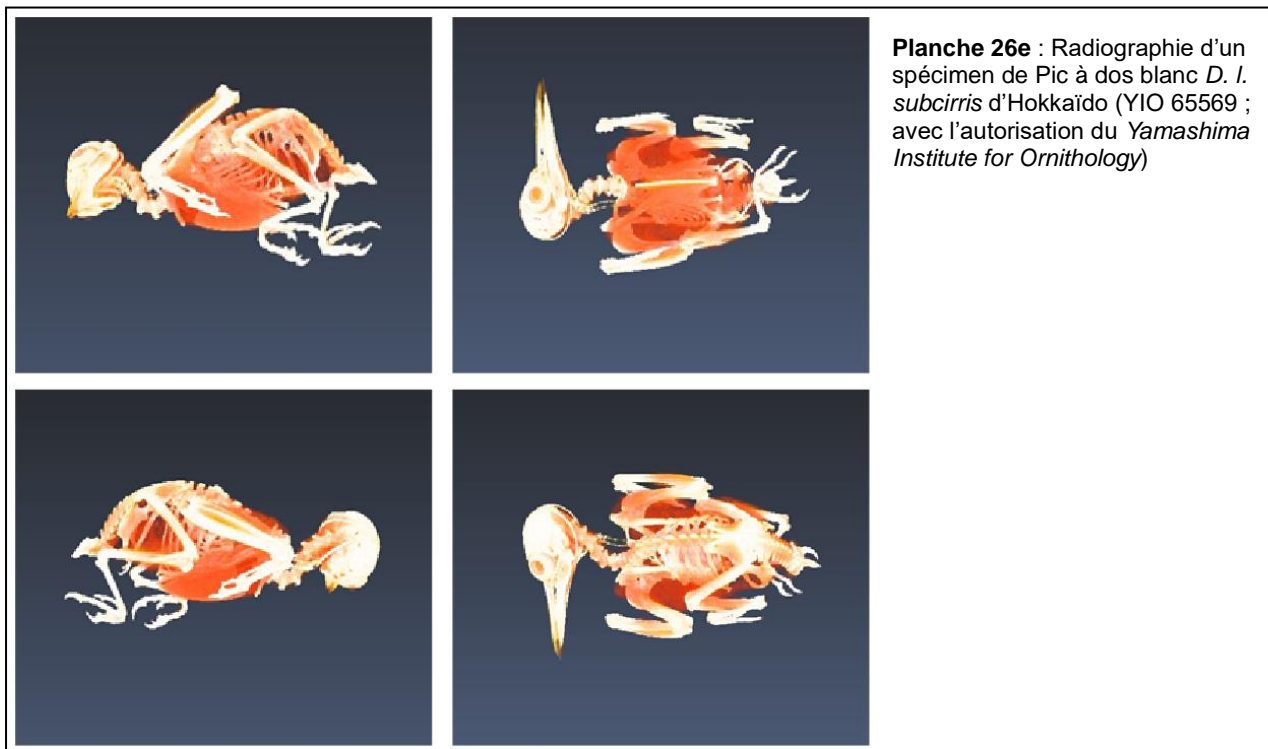


Planche 26: Œufs du Pic à dos blanc.

- 26a:** Ponte provenant de Finlande (*D. I. leucotos*).
 MHN Toulouse (Photo D. LABAN).
- 26b:** Ponte provenant de Hongrie (*D. I. leucotos*).
 MHN Toulouse (Photo D. LABAN).
- 26c:** Œuf de Pic à dos blanc *D. I. leucotos*. MHN
 Wiesbaden.
- 26d:** Œuf abandonné provenant d'un nid de Pic de Lil-
 ford *D. I. lilfordi* de Navarre espagnole (Photo A. SE-
 NOSIAIN).



femelle au dernier stade (HOGSTAD & STENBERG, 1997)⁴⁶. Un comportement, observé en Béarn et encore non décrit dans la littérature, mérite d'être rapporté : lors d'un suivi de nid en 2023, au stade I, la femelle est venue nourrir les jeunes à 4 reprises alors que le mâle se trouvait au nid qu'il n'a quitté qu'à la cinquième visite de la femelle (H. LAFFITTE, com. pers.). Le fait que la loge utilisée soit proche de deux anciennes cavités fait penser à un espace intérieur permettant des manœuvres aisées à deux adultes en son intérieur.

Le rythme de nourrissage varie durant la journée, étant plus rapide à l'aube (les jeunes n'ayant pas été nourris durant la nuit), diminuant vers la mi-journée et augmentant en fin d'après-midi (GRANGÉ, inédit ; BRINGELAND et FJAERE, 1981 ; STENBERG, 1990 ; BLUME & TIEFENBACH, 1997). Les intempéries ont également une influence sur le rythme d'apports, par exemple un nourrissage toutes les 46 minutes avec temps froid et pluie au stade II alors que le rythme moyen à ce moment est de 1/11 minutes. De même, aucun nourrissage au nid n'a eu lieu pendant les 2 heures d'un fort épisode pluvieux au Stade III (GRANGÉ, 2016, inédit).

Le poids moyen d'un apport est de 665 mg pour la Russie (BUTEV *et al.*, 2005). L'activité de nourrissage débute dès l'aube (4h30 solaire dans les Abruzzes, 5 heures en Russie, 6 h 30 en Norvège) pour se terminer à la nuit (20h30 solaire dans les Abruzzes, 21 heures en Russie, 19 h 55 en Norvège) (BRINGELAND et FJAERE, 1981 ; CRAMP, 1985 ; BERNONI, 1994b ; BUTEV *et al.*, 2005).

L'une des particularités de l'espèce est le laps de temps pouvant séparer deux apports par le même individu: maximum de 134 minutes pour une moyenne de 55 minutes dans les Pyrénées (GRANGÉ *et al.*, 2002 ; GRANGÉ, 2016), 71 minutes dans les Abruzzes (BERNONI, 1994b), 102 minutes en Suisse (BÜLHER, 2008), 113 minutes en Russie (IVANCHEV, 1996) et 46 mn en Norvège (BRINGELAND et FJAERE, 1981). Ces absences ne sont pas dues à des conditions météorologiques particulières et n'affectent pas le devenir des jeunes.

Lors des derniers jours du séjour au nid des jeunes (Stade III, phase 2), il est généralement rapporté que le rythme de nourrissage diminue pour inciter les jeunes à quitter leur loge du fait du risque de prédation augmenté par les cris de quémande des jeunes de plus en plus bruyants (MATSUOKA, 1979 ; AULEN, 1988). Cela n'est pas constaté dans les Pyrénées occidentales 2-3 jours avant l'envol avec des rythmes de 5 apports/h (moyenne de 6 apports/h pour le stade III) (GRANGÉ, 2016) et de 7,5 apports/h en Navarre (CARCAMO & SENOSIAIN, 2014). Par exemple, pour un couple bien suivi en 2019, le jour de l'envol d'un jeune, nous avons constaté un rythme de 9,5 apports/heure durant les deux premières heures avant l'envol de l'un des 3 juvéniles du couple, rythme descendant à 4 apports/heure les 4 heures suivantes, dû surtout à l'absence du mâle qui s'occupait de ravitailler le jeune venant de quitter le nid (GOPA, inédit). Il en est de même en Norvège où le rythme de nourrissage augmente dans les 3 derniers jours précédant l'envol (STENBERG, 1990). Nous avons constaté un rythme de nourrissage élevé chez deux autres espèces à plusieurs reprises, ceci à 1-2 jours de l'envol, sans ralentissement aucun : Pic épeiche (14 apports/heure sur une séance de 2h30) et Pic mar (20 apports/heure sur une séance de 2h30).

46 I. STENBERG (*in litt.*) me précise que cette moindre fréquence de nourrissage de la femelle en fin de séjour au nid des jeunes peut être due au fait qu'il capturait uniquement les femelles au nid en journée, les mâles étant capturés la nuit. Le stress ainsi encouru a pu diminuer leur rythme de nourrissage, expliquant les divergences avec les autres études.

En fait, deux stratégies d'incitation à quitter le nid existent de la part des adultes : réduire drastiquement le rythme de nourrissage pour les « affamer » ou continuer à les nourrir à un rythme normal mais en leur présentant les proies hors d'atteinte afin de les forcer à se projeter bien en dehors de la cavité, les déséquilibrant jusqu'à provoquer l'envol (KILHAM, 1983 ; obs. pers.)

Un autre aspect du comportement des adultes est l'utilisation spécifique de secteurs différents de recherche de nourriture des membres du couple de façon très régulière, fait constaté aussi bien en Suède (AULEN, 1988), en Norvège (BRINGELAND et FJAERE, 1981 ; STENBERG, 1990) qu'aux Abruzzes (BERNONI, 1994b) et dans les Pyrénées (GRANGÉ, 1993 ; GRANGÉ, 2016). En Hongrie, la recherche de nourriture se circonscrit à une surface d'un rayon de 300 m autour du nid (BANKOVICS, 1975) et en Slovaquie à une distance maximum de 300 à 350 m du nid (PAVLIK, 1999). Pour un couple des Pyrénées occidentales, la distance maximale observée se situait entre 320 et 400m avec survol d'une queue de lac de barrage (GRANGÉ, inédit). Pour les Abruzzes, BERNONI (1994) donne 300-350 m. En Navarre espagnole, CAMPION *et al.* (2020) trouvent des distances plus importantes, jusqu'à 1 km. La prise en compte de la densité de l'espèce et de la qualité de l'habitat est indispensable pour une analyse réfléchie de ces disparités (voir *supra* Domaine vital).

Tous les auteurs s'accordent à relever que les jeunes Pics à dos blanc sont les plus silencieux lors de leur séjour au nid, au regard de ceux des Pics épeiche et mar, bien plus bruyants. Lors de leurs nourrissages, les adultes sont aussi très discrets, hors des derniers jours où les jeunes viennent chercher avidement leur nourriture à l'entrée de la loge.

Évacuation des sacs fécaux

Le Pic à dos blanc évacue les sacs fécaux (déjections entourées d'une enveloppe) des jeunes au nid comme de nombreuses espèces nidicoles. Nos observations montrent que c'est le mâle qui participe le plus à cette activité qui a lieu après certains nourrissages : 58-60 % des évacuations sont de son fait (GOPA, inédit), ce qui rejoint ce qui a été trouvé pour d'autres espèces de Pics (GOW *et al.*, 2015).

Lorsque les jeunes sont âgés de quelques jours, les adultes ont tendance à avaler les sacs fécaux ; puis, en fin du Stade I, ils les évacuent du nid, les relâchant à quelques dizaines de mètres ou, plus rarement, s'en débarrassent en frottant leur bec contre une branche, une fois posés.

En fin de séjour au nid des jeunes, les évacuations sont plus rares, les jeunes venant quémander leur nourriture à l'entrée de la cavité. Alors, les sacs fécaux sont entourés de débris de copeaux tapissant le plancher de la cavité : ils sont ainsi plus facilement transportables (GOPA, inédit).

Une des hypothèses proposées pour expliquer le plus grand investissement du mâle dans cette tâche résiderait dans le fait que c'est lui qui passe la nuit avec les jeunes dans le nid et qu'il est très intéressé à maintenir le nid propre afin de ne pas risquer d'infection par des parasites colonisant les déjections laissées au fond du nid (WALTER *et al.*, 2022).

Nombre de jeunes à l'envol - succès de reproduction

Le nombre de jeunes prenant leur envol varie de 1,4-1,7 en Navarre espagnole (CARCAMO *et al.*, 2019 ; CAMPION *et al.*, 2020), 1,5 en Suisse (BÜLHER, 2008) à 3,4 en Pologne (WESOŁOWSKI, 1995), la moyenne se situant à 2,5 en Suède (AULEN, 1988), 2,7-2,9 en Finlande (VIRKKALA *et al.*, 1993 ; LAINE, 1999, 2009), de 2,8 à 3,1 en Norvège (STENBERG, 1990 ; BRINGELAND & FJAERE, 1981), 2 dans les Abruzzes (BERNONI, 1994b) et 1,92 dans les Pyrénées françaises (GRANGÉ, 2016 ; GOPA, inédit).

Hors Alpes suisses où la population est d'installation récente, *lilfordi* est le taxon ayant la productivité la plus faible mais ce résultat est à relativiser car les données obtenues en Scandinavie (visite des nids), contrairement aux Pyrénées et aux Abruzzes (observation seule) sont plus fiables car sans risque de sous-évaluer les juvéniles.

Le nombre maximal de jeunes à l'envol est de 4-5 (CRAMP, 1985 ; WESOŁOWSKI, 1995) avec une moyenne de 3 jeunes pour 67 % des pontes en Norvège (STENBERG, 1998)⁴⁷. Le succès reproducteur est important chez le Pic à dos blanc : moyenne de 63 % en Norvège (HOGSTAD & STENBERG, 1997), 72 % en Finlande (SARKANEN, 1974 ; VIRKKALA, 1993), 84 % dans les Pyrénées (GRANGÉ, 2016) et 100 % dans les Abruzzes (BERNONI, 1994b).

En revanche, certaines années, il peut tomber très bas : en Pologne, en 1991, année à très faible effectif de rongeurs (300 fois moins abondants qu'en année moyenne), les prédateurs se sont tournés vers les oiseaux, dont les pics ; le régime alimentaire de la Martre des pins a vu la proportion de ce type de proies passer de 16 à 46 % et le succès reproducteur du Pic à dos blanc n'a été que de 36 % cette année-là, la population reproductrice diminuant de 17 % l'année suivante (WESOŁOWSKI, 1995).

En Italie, dans les Abruzzes, il est mis en évidence une dynamique de population plus faible les années suivant un printemps pluvieux, certainement due à une plus faible reproduction et/ou à une survie juvénile plus faible (IMPERIO *et al.*, 2009; De SANTIS *et al.*, 2020).

Le sex-ratio secondaire est déséquilibré en faveur des femelles tant en Norvège (0,44/0,56) que dans les Pyrénées (0,36/0,63) (HOGSTAD & STENBERG, 1997; GRANGÉ, inédit). L'explication que nous proposons réside dans le fait qu'un mâle est « plus coûteux » qu'une femelle à mener jusqu'à l'envol du fait de sa taille et de son poids supérieurs, occasionnant une plus grande mortalité durant la phase de séjour au nid des jeunes lors de printemps rigoureux (sex-ratio secondaire). L'une des autres hypothèses peut résider dans le fait que les œufs portant un embryon mâle nécessitent plus de réserves que ceux de femelles lors de leur formation, ce à quoi la femelle adulte ne peut subvenir lors d'années à météorologie défavorable (sex-ratio primaire). La séquence de ponte, ainsi que le nombre d'œufs déposés, peuvent

⁴⁷ Dans le cadre du programme de réintroduction de l'espèce en Suède, un couple captif a mené 5 jeunes à l'envol (STIGHÅLL, 2015). KRAMS (1998) rapporte jusqu'à 7 reproductions avec une moyenne de 5,6 jeunes à l'envol en Lettonie avec un maximum de 7, bien au-dessus des moyennes rapportées de toutes les autres régions où a été étudiée la biologie de reproduction de l'espèce.

également jouer : les œufs femelles pondus en premier peuvent avoir un avantage sur ceux des mâles pondus en fin de session (l'un des 2 individus mâles capturés au nid sur 11 jeunes était le dernier d'une couvée de 3 et en moins bon état physique que ses deux sœurs ; le second mâle, en compagnie d'une unique sœur, présentait une condition physique égale à cette dernière). Plusieurs études ont mis en évidence des sex-ratios différents de 50-50 chez certaines espèces de Picedés (GOWATY, 1985 ; CARLSON et AULEN, 1992 ; WIKTANDER *et al.*, 2000 ; KOENIG *et al.*, 2001 ; WIEBE, 2023). SUORSA *et al.* (2003) ont trouvé un sex-ratio déséquilibré en faveur des femelles chez le Grimpereau des bois, espèce forestière stricte, pour les couples habitant des massifs forestiers fragmentés⁴⁸.

Cependant, en Navarre, le sex-ratio constaté est de 0,56/0,44 en faveur des mâles (CARCAMO *et al.*, 2019). En Finlande, il est trouvé équilibré durant la période 1988-2009 pour les nicheurs mais fortement en faveur des femelles pour les erratiques-migrateurs en provenance du nord-est (Sibérie) durant la même période (2,1 fois plus de femelles que de mâles) (LEHIKONEN *et al.*, 2011).



Planche 27, 28.– Jeunes Pics à dos blanc *D. l. leucotos*.

27a : 3 jours, Norvège (Photo I. STENBERG). I. Stenberg (1998) précise : « *The development of 3 days old young was still retarded and they were completely naked. Remiges and rectrices were visible as faint dots through the skin, which was so thin that it revealed blood vessels and digestive organs. There was no sign of cracks in eyes and ears...heel pads were well developed.* » Le poids à cet âge est de 15-16 grammes (I. STENBERG, 1998).

27b : Poussin à 9 jours, Norvège. Photo I. Stenberg. Le poids à cet âge est de 51-55 grammes. I. Stenberg (1998) précise : « *The ears open on days 7-8 and the eyes started to open between days 8 and 10. The remiges emerged on days 6-7 and had reached 1-2 mm on day 8. Tracts were now visible as dark areas on the spinal area, lower neck and crown, where feathers protruded out of the sheath on day 10.* »

28a : 11 jours, Norvège (Photo I. STENBERG). Le poids à cet âge est de 61-62 grammes. I. STENBERG (1998) précise : « *The difference in body weight between the sexes first became apparent on day 16. The young could be sexed at the earliest on day 12, on the basis of the male's red crown. By the age of 13 days, the exposed feather tips on the nine inner primaries had reached 3-7 mm. Remiges were still largely ensheathed on day 15 and a large part of the posterior body was naked... on day 12 the lower and upper mandible appeared dark grey.* » Les zones de ptérylie (tête, ailes, dos) sont bien visibles à cet âge.

28b : 20 jours, Norvège (Photo I. STENBERG). Le poids à cet âge est de 85-88 grammes (STENBERG, 1998). Les jeunes sont alors complètement emplumés.

⁴⁸ Chez les oiseaux, il est envisagé de plus en plus communément que les femelles puissent « manipuler » le sexe des ovocytes (sex-ratio primaire) ou « privilégier » tel sexe durant l'incubation sous des influences diverses (environnement, nourriture, température, condition physique, hormones) (GOWATY & LENNARTZ, 1985 ; NAGER *et al.*, 1999 ; PIKE & PETRIE, 2003 ; BATELIER *et al.*, 2004 ; BONIER *et al.*, 2007 ; SZASZ *et al.*, 2012 ; DURANT *et al.*, 2016 ; WADA *et al.*, 2018).



Planche 28bis.– Jeunes Pics à dos blanc *D. I. lilfordi*.

28bis : mâle juvénile, vallée de Barétous, Pyrénées occidentales (Photos C. GUYOT, H. LAFFITTE). Individu mâle âgé d'environ 19-20 jours présentant encore quelques plumes en tuyau.

Développement des jeunes

Seul I. STENBERG (1998) a étudié le développement des jeunes Pics à dos blanc de façon approfondie et nous présentons ci-dessous un résumé de son travail (**Planches 27-28-28 bis**). À l'éclosion, la peau est si fine que l'on voit, par transparence, les vaisseaux sanguins et les organes digestifs, aucune fissure n'apparaît au niveau des yeux et des oreilles. Le poids du jeune, 20 heures après l'éclosion, est de 6,5 g, soit 7 % du poids d'un jeune à l'envol ; durant les 15 premiers jours, le gain de poids journalier est de 4,8 g pour les mâles et de 4,7 g pour les femelles (STENBERG, 1998). Entre 15 et 20 jours d'âge, le gain est de 0,5 g par jour ; à partir du jour 20, les mâles maigrissent de 1,5 g par jour, le poids des femelles restant stable (STENBERG, 1998).

La longueur alaire du jeune juste éclos est de 8mm, soit 7 % de celle du jeune à l'envol, les rectrices apparaissent le 4^e jour, les rémiges les jours 6-7 et mesurent 1-2mm (STENBERG, 1998). La croissance des ailes est de 5,1 à 5,8mm des jours 10 à 20.

À partir du 17^e jour, la partie dorsale est bien emplumée. Le bec ne mesure que 8,3 à 8,6mm à la naissance, la mandibule inférieure dépassant la supérieure de 3 mm et elle est gonflée. Le tarse a une taille de 9-10 mm, soit un tiers de celle de l'adulte et il atteint celle-ci dès le jour 10 (STENBERG, 1998). Les conduits auditifs s'ouvrent les jours 7-8 et les yeux les jours 8-10 (voir *supra* pour la biométrie des jeunes à l'envol).

Émancipation- taux de survie juvénile

Selon le développement des oisillons, un décalage de 2 jours peut exister entre le premier et le dernier jeune quittant le nid (GOPA, inédit). Parfois, lors du premier envol, l'oisillon se retrouve au sol, n'ayant pu gagner un arbre proche (GOPA, inédit, **Encart 15**). Les premiers jours suivant l'envol, les jeunes sont très dépendants de leurs parents qui, chacun, se chargent séparément d'en ravitailler un ou deux. Les jeunes restent bien à l'abri dans le feuillage, à bonne hauteur et criant régulièrement. En Norvège, 2 heures après l'envol, un des jeunes se tenait à 300 m de l'arbre de nid. Quatre jours plus tard, les jeunes sont repérés à 800 et 1400 m du nid et 1500 m à 17 jours (BRINGELAND et FJAERE, 1981).

À cette époque, ils sont très repérables par des prédateurs et très dépendants de leurs parents. Le faible développement de leur bec ne leur permettra pas d'attaquer les troncs à la recherche de proies pendant de nombreuses semaines, ils devront se contenter des insectes de surface (chenilles et autres) qui sont encore abondants à l'époque de leur envol (fin mai, début juin).

Nos observations permettent d'établir que cette phase de dépendance dure au minimum trois semaines, au cours desquelles les adultes mènent leur progéniture de plus en plus loin du nid, tout en restant au sein de leur domaine vital. En Navarre, une durée minimum de 22 jours sur des individus marqués a été établie (CAMPION *et al.*, 2020 b), très proche de nos données. En Slovaquie, l'émancipation a lieu en juillet (PAVLÍK, 1999).

Le devenir ultérieur des jeunes de l'année est quasiment inconnu. En Norvège, 26 des 31 jeunes bagués au nid ont été retrouvés dans la zone d'étude de 250 km² les années suivantes (STENBERG, 1998). Cependant, en Finlande, des individus ont été repérés à 20, 30, 80 et 120 km de leur lieu de naissance dans une population en forte diminution et faible densité, d'où difficulté pour trouver des partenaires (VIRKKALA *et al.*, 1993).

Encart 15

Comment le jeune Pic de Lilford quitte son nid ? Témoignages de terrain

Vallée de Barétous, 27 mai 2001 (nid avec un seul jeune)

De 8h30 à 9h23, 6 apports par le mâle. La jeune femelle sort la tête, « picore » à l'extérieur de la loge. Puis, à 9h28, elle sort de la loge, reste accrochée en dessous du trou d'entrée, puis monte vers le haut du tronc (chandelle).

A 10h, le mâle nourrit : il va d'abord à l'orifice de la loge puis nourrit le jeune qui est passé à l'arrière du tronc (larve xylophage). A 11 h, deuxième nourrissage par le mâle : donne quelques insectes au jeune puis s'éloigne sur un sapin juste à côté de l'arbre de nid. Le jeune crie, mendie et monte tout en haut de la petite branche qui se trouve juste au-dessus de l'ouverture de la loge et crie puis s'envole dans la même direction que le mâle (P. NAVARRE, voir photos ci-dessous).

Vallée de Barétous, 25 mai 2019 (nid avec 3 jeunes).

Au bout d'un quart d'heure d'observation, le jeune mâle a quitté le nid, a voleté sans trop perdre d'altitude sur 10m puis est tombé comme une feuille morte. Il a continué de crier en contrebas de la piste. J'ai hésité mais je suis descendu dans la pente et l'ai approché. Il a fini par s'envoler au ras du sol pour disparaître dans les jeunes hêtres (P. MARSAGUET).

Nota : dans ce nid, les deux femelles s'étaient envolées le 23 mai, en matinée, décalage important avec celui du mâle : à 6 jours de l'envol, il ne pesait que 66 g contre 73 g pour les deux femelles.

Vallée de Barétous, 17 mai 2003 (nid avec 2 jeunes).

A 8h30, un juvénile sort du nid en tombant sur 50 cm et se raccroche au feuillage ; il reste tête en bas, suspendu à une branche pendant 2 à 3 minutes puis s'envole vers un arbre situé à 15 mètres environ. Il y est nourri par la femelle ; il se renvole vers un arbre voisin puis vers un troisième où il reste jusqu'à 10H, la femelle le nourrissant par 3 fois durant ce temps. Pour grimper le long du tronc, il doit s'aider des ailes, il picore dans le lichen recouvrant le tronc à la recherche d'éventuelles proies (J.L. GRANGÉ).

Vallée de Barétous 20 mai 2000 (nid avec 2 jeunes)

La femelle juvénile vient de s'envoler et crie continûment jusqu'à ce que la femelle adulte vienne la nourrir puis elles passent ensemble d'arbre en arbre (9h30). Le jeune mâle est toujours au nid, prêt à le quitter.

Vallée d'Aspe 10 juin 2018 (nid avec 2 jeunes minimum)

Un contrôle du nid en début de matinée montre que les jeunes sont encore au nid. A notre arrivée en fin de matinée, le nid est vide. Ils sont contactés aux alentours du nid (100-150 m) dans l'après-midi avec des cris de quémade, les adultes étant très discrets (C. GIZARDIN, GOPA).

Plusieurs autres observations montrent que ces envols ont lieu systématiquement en matinée, permettant aux jeunes de s'habituer aux environs du nid avant la nuit.



En Suède, la survie des jeunes est estimée à 0,54 par an et le recrutement dans la population reproductrice n'est que de 0,16 à 3 ans dans une population en forte diminution (AULEN & CARLSON, 1990) et de 1,7 % en Finlande (VIRKKALA *et al.*, 1993). Le type de proies apportées aux jeunes joue sur leur condition physique à l'envol : plus la proportion de saproxylophages est importante, plus le poids des jeunes est élevé et leur espérance de vie meilleure (AULEN, 1988). Cet auteur a noté des différences de poids à l'envol allant jusqu'à 20 g. (97 g vs 77 g) et la mort de juvéniles familiales (55 g) entre couples selon le type d'apport. En Norvège, le poids moyen des jeunes retrouvés l'année suivant leur envol était supérieur à celui des jeunes non revus (HOGSTAD et STENBERG, 1997).

Encart 16 Conséquences d'un sex-ratio déséquilibré en faveur des femelles chez le Pic de Lilford

La population pyrénéenne de Pic de Lilford présente un sex-ratio fortement déséquilibré en faveur des femelles (0,36/0,63), mesuré via la capture et les observations des jeunes au nid (N= 87).

L'une des conséquences de ce fait est l'observation régulière de femelles « excédentaires » visitant des nids de couples voisins, non appariées ou ayant subi un échec de reproduction précoce.

Nous avons été témoins de tels comportements sur 4 territoires différents dont nous esquissons ci-dessous le déroulement :

Territoire 1 : au stade de l'incubation, la femelle du couple établi rejoint son nid et relève le mâle qui couvait. Deux minutes plus tard, une seconde femelle vient se poser à la cavité, y reste quelque temps jusqu'à ce que la femelle couveuse sorte la tête à l'entrée de la loge, ce qui fait fuir l'intruse. A remarquer que cette dernière venait exactement de la même direction que la femelle titulaire du nid : l'avait-elle suivie ? Etait-ce un jeune de l'année précédente ?

Territoire 2 : au stade du nourrissage au nid, une femelle « excédentaire » a été observée à plusieurs reprises venant se poser devant la cavité occupée par un couple reproducteur mais toujours sans nourriture au bec. Ses visites se sont effectuées sans présence des « propriétaires » près du nid à ces instants-là, leur réaction n'ayant donc pas pu être notée. Il se peut que cette « intruse » ait été attirée par les cris de quémante des jeunes au nid.

Territoire 3 : à ce nid, une femelle « excédentaire » a été observée à la cavité plusieurs jours lors du nourrissage des jeunes, jamais avec nourriture au bec. Ses visites ont suivi de près (1 à 3 minutes) des apports de proies de l'un des membres du couple mais jamais en leur présence. Le jour de l'envol de l'un des jeunes, elle lui a porté des coups de bec à la tête lorsqu'il est apparu à l'entrée de la loge !! Au vu de ses nombreuses visites, cette femelle devait être non appariée et son comportement agressif étrange.

Territoire 4 : Une femelle étrangère au couple constitué a effectué quelques visites à la cavité de ce dernier, toujours sans nourriture au bec, lors de la phase de nourrissage des jeunes au nid. Lors de l'une de ces visites, elle a été attaquée et poursuivie par la femelle territoriale avec force cris. Nous avons observé cette femelle plusieurs fois à quelques centaines de mètres du nid, toujours seule. Dans ce cas, il peut s'agir d'un individu ayant échoué dans sa reproduction, un autre couple se trouvait à moins de 700 m de là en début d'installation mais dont le nid n'a pas été découvert.

Territoire 5 : Le 28 avril : 9h50 Un oiseau tambourine à moins de 100m de la cavité où se trouve la femelle territoriale. Deux séquences de tambourinement ...pas le temps d'une troisième, la femelle est sortie de la loge et a foncé vers l'arbre où se trouvait l'oiseau tambourineur qui se trouvait être une seconde femelle. Celle venant de la loge se posait 4/5mètres en dessous et le ballet commençait. Par petits bonds de 40 ou 50 cm elle remontait vers l'intruse en s'arrêtant 20 ou 30s entre chaque mouvement. Arrivée à 1.50m de la concurrente, un long moment d'intimidation allait commencer. Bec tendu, sans bouger elle fixait la seconde qui tournait sur sa branche et changeait sans cesse de position. Cela a duré plus de deux minutes avant que l'indésirable ne s'en aille. La femelle est restée sur l'arbre environ 5 mn après le départ de l'autre, puis un tambourinement s'est fait entendre sur le haut de la parcelle et très vite le mâle est arrivé à la cavité pour y entrer. Courte visite de moins d'une minute...

Un des aspects intéressant de cette observation montre que la femelle au nid (sans vision de l'individu tambourinant) a su « reconnaître » l'intruse aux seules caractéristiques de son tambourinement.

29 mai : A 9h03 un oiseau arrive du bas et se pose très haut sur un hêtre. Commence alors un curieux ballet qui mène l'oiseau d'un arbre à un autre sur un périmètre d'une trentaine de m autour de la cavité. Difficile à identifier au milieu des feuilles.

Surtout visible pendant les déplacements. Aucun cri. Il finit par venir se poser une première fois sur l'arbre au-dessus de la cavité, très brièvement puis disparaît. Quelques secondes plus tard il revient sur l'arbre, 3 ou 4 m sous la cavité. Il grimpe le long du tronc jusqu'à 1m/1.5m du nid. C'est une femelle qui n'a rien dans le bec et qui observe dans tous les sens. Très vite elle repart vers le bas en criant sans avoir croisé un autre oiseau du couple

Deux de ces cas se sont produits au stade de la ponte/incubation (à relativiser puisque le suivi des couples est bien plus assidu lors du nourrissage des jeunes au nid qu'à ce stade précoce). Ce comportement peut conduire à un parasitage de ponte comme il en existe ponctuellement chez certaines espèces de Picidés (GRANGÉ & HELFENSTEIN, 2023)

Le fait que les mâles soient le sexe rare chez le Pic de Lilford dans les Pyrénées pousse certaines femelles encore non appariées début avril, à adopter une stratégie particulière pour attirer un mâle déjà accouplé, pouvant conduire à des cas de polygynie : la construction d'une loge de reproduction de leur seul fait (alors que d'habitude, c'est le mâle qui assume la majeure partie de cette tâche). Nous relatons ci-dessous deux observations nous ayant conduit à cette hypothèse.

Territoire 6 : une femelle débute le creusement d'une cavité le 27 mars, date tardive pour cette population : elle y travaille pendant 35 mn de façon continue, « tapote » plusieurs fois, semblant appeler. Un mâle arrive, se pose sur l'arbre de nid durant 2 mn avant de s'envoler bien que la femelle se soit déplacée pour lui laisser la place, semblant non intéressé. Les visites suivantes ont montré la non-utilisation de cette loge, pourtant déjà bien avancée.

Malheureusement, le nid du couple territorial n'a pu être découvert cette année-là mais au vu du comportement des individus, il semble que cette femelle ait tenté d'attirer un mâle déjà apparié en lui « offrant » un nid « prêt à l'emploi ».

Territoire 7 : le 6 avril, une femelle débute une nouvelle cavité et y travaille sans discontinuer durant 50 mn. (date très tardive pour ce territoire bien suivi depuis près de 30 ans). Un mâle arrive et la femelle lui laisse la place, mais il s'éloigne rapidement et ne sera plus revu, n'ayant montré aucun intérêt, il ne sera plus revu aux alentours. La femelle revient et continue à creuser durant 15 mn. Six jours plus tard, la construction a bien avancé mais cette loge ne sera pas utilisée par la suite. Sur ce site, des jeunes ont été contactés le 20 mai, accompagnés d'adultes : la femelle construisant début avril était donc bien une femelle « excédentaire » puisque la durée de reproduction du Pic de Lilford (incubation + séjour au nid) étant de 38-40 jours, la ponte du couple territorial ayant donc eu lieu vers le 10-12 avril, date à laquelle une femelle territoriale ayant déjà « charge de famille » se se serait pas imposé la construction d'une nouvelle loge.

Enfin, un comportement inhabituel de la part du mâle, lors de la construction de sa cavité de reproduction mérite d'être mentionné. Habituellement, le Pic de Lilford débute la construction d'une cavité puis, parfois, abandonne ce premier site pour débiter une nouvelle cavité sur un arbre peu éloigné, voire une troisième, **toujours de façon successive**.

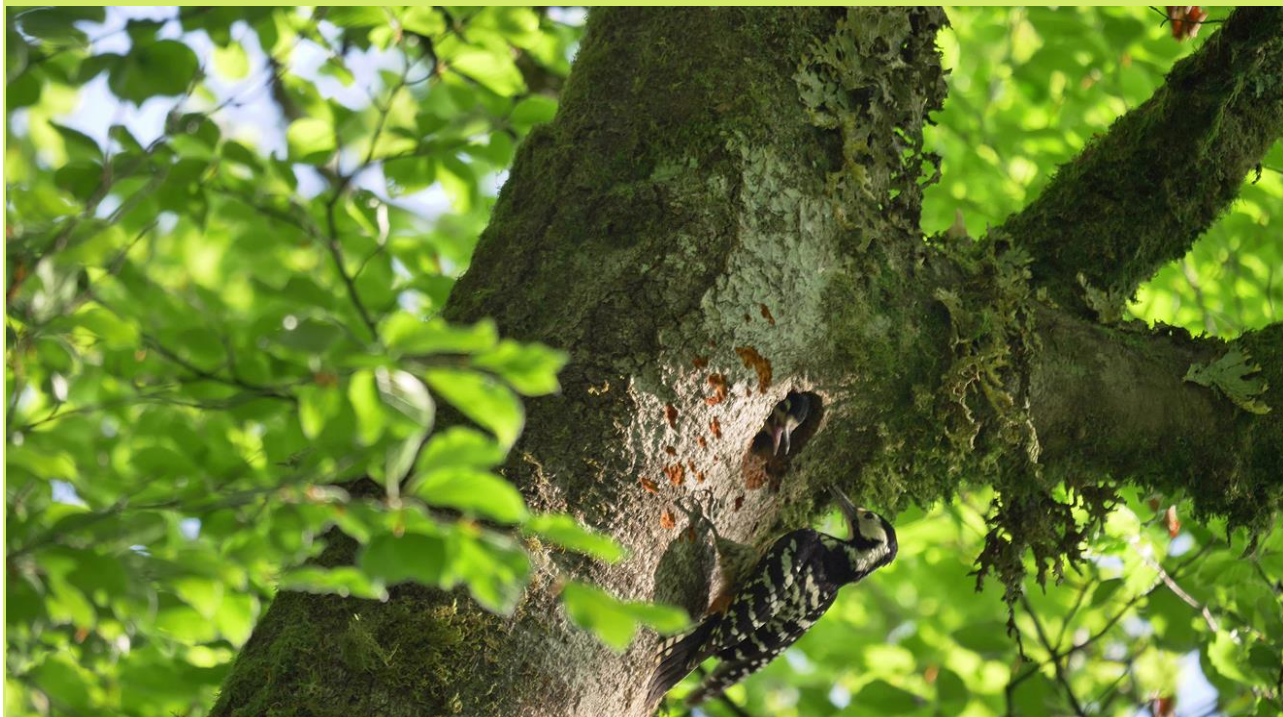
Le 30 mars 2018, un mâle travaille en même temps à deux cavités situées sur deux hêtres différents, distants de 40-50 m : l'une débutée vers le 10 mars (et qui sera choisie pour s'y reproduire) et la seconde juste ébauchée. En 120 mn d'observation, il a passé 55 mn à creuser : 30 mn à celle déjà débutée et 20 mn à la nouvelle.

Il est à remarquer que ces arbres ont vu la reproduction du couple respectivement en 2016 et 2017 dans des loges datant de ces années-là. Lors des visites suivantes, seule la loge déjà débutée a été habitée avec ponte déposée. Cependant, le couple en a été délogé par les Pics épeiches qui s'y sont reproduit !!

Difficile d'expliquer ce comportement : y-a-t-il eu à un moment deux femelles dans les parages ? Cette seconde ébauche était-elle destinée à s'assurer d'une loge « de secours » au cas d'usurpation de la première par les Pics épeiches ?

Autant de questions restées en suspens.

D'après les contributions de J.L. GRANGÉ, H.LAFFITTE, P. NAVARRE et P. MARSAGUET



Légende de la photo ci-dessus : femelle excédentaire sur le territoire 3, le jour de l'envol d'un des jeunes : elle vient de porter un coup de bec au jeune s'étant présenté à l'entrée, au bruit de son arrivée, pensant avoir affaire à l'un de ses parents.

CHAPITRE VI

SCÉNARIOS DE PEUPEMENT DE L'EUROPE

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

J. BLONDEL,

Biogéographie évolutive, 1986

L'IMPORTANCE DES ISOLATS ET DE LEUR DIFFÉRENCIATION

Le Pic à dos blanc fait partie des espèces de *Dendrocopos* qui ont des distributions géographiques en taches, avec des isolats continentaux et insulaires différenciés morphologiquement à divers degrés, donc des schémas de variation géographique suggérant des processus de spéciation en cours (BLONDEL 1986, 1995). *Dendrocopos leucotos* présente des isolats continentaux dans l'Ouest paléarctique d'une part (Pyrénées, Italie, Balkans et Caucase) et dans l'Est paléarctique de l'autre (Centre ouest et sud-est de la Chine ; îles coréennes de la mer du Japon), ainsi que des isolats insulaires au Japon et à Taiwan (WINKLER *et al.*, 1995 ; WINKLER & CHRISTIE, 2002 ; DEL HOYO *et al.*, 2014).

Quelle est donc l'origine de ces isolats ? A-t-on affaire à des populations en cours de spéciation (espèces *in situ nascendi*) ? Comment faut-il les nommer : espèce, semi-espèce, sous-espèce ? Ces questions sont abordées ci-dessous en se référant spécialement aux populations européennes du Pic à dos blanc. Selon les documents paléontologiques à notre disposition (voir *infra*) et les informations moléculaires apportées par les études de séquences d'ADN, les *Piciformes* sont apparus à la Période Tertiaire de l'Ère Cénozoïque, entre -53 et -50 millions d'années (LAYBOURNE *et al.* 1994 ; MAYR 2001). Bien plus récemment dans l'histoire géologique du globe, les épisodes glaciaires interglaciaires de la Période Quaternaire et spécialement de son Époque Pléistocène, ont, depuis environ un million d'années, plusieurs fois remanié la répartition de diverses espèces de pics dans l'hémisphère Nord, séparant puis mettant en contact de façon répétée des taxons proches, au gré des pulsations de climat et de végétation (VOOUS 1947).

Ainsi, la répartition actuelle des Picedés européens n'est-elle qu'une image ponctuelle à l'échelle des temps géologiques, qui nous masque les vicissitudes passées qu'ont connues ces espèces et qui nécessite que toute analyse biogéographique tienne compte de ces variations temporelles et spatiales.

C'est l'ornithologue néerlandais Karel HENDRIK VOOUS (1920-2002), qui, le premier, s'est penché sur l'histoire évolutive et biogéographique du genre *Dendrocopos* dans un travail basé sur l'examen de 1250 spécimens d'une douzaine de musées et de plusieurs collections privées. Dans les années quarante, ce genre de recherche était très rare et nous devons énormément à VOOUS d'avoir relevé si tôt le défi de l'évolution et de la spéciation au sein du genre *Dendrocopos*. En effet, le travail fondamental sur la spéciation géographique, ou allopatrique, celui d'Ernst MAYR (1904-2005) n'avait été publié qu'en 1942, seulement cinq ans avant la monographie de VOOUS ! Après ce début si prometteur, relativement peu de progrès dans la compréhension du sujet « spéciation » pour les *Picidae* ouest paléarctiques furent réalisés entre la fin des années 1940 et les années 1970 (voire 1980).

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

Très récemment, WINKLER *et al.* (2014) et FUCHS & PONS (2015) ont présenté un ré-arrangement du genre *Dendrocopos* aux résultats convergents. Dans les trente dernières années, un renouveau d'intérêt pour la paléontologie des oiseaux a démontré, d'une part que le matériel ornithologique de nombreux gisements est fort riche (par exemple WEESIE, 1987) et, de l'autre, qu'il est parfaitement possible de déterminer, sur la seule base de fragments d'os, des espèces morphologiquement très semblables, y compris les pics (OLSON 1985 ; TYRBERG 1998, 2008 ; KESSLER, 2016). Ainsi, en combinant ces nouvelles informations paléontologiques avec des données paléo-palynologiques récentes (HUNTLEY & BIRKS, 1983 ; HUNTLEY, 1988), des auteurs comme JANOSSY (1981) et MOURER-CHAUVIRÉ (1979, 1980) ont décrit de nombreuses espèces fossiles, alors que d'autres (BOCHENSKI, 1985 ; BLONDEL 1985, 1988, 2000, 2018 ; BLONDEL & MOURER-CHAUVIRÉ, 1998 par exemple) ont tenté de recréer l'histoire biogéographique de l'avifaune Plio-Pléistocène du Paléarctique occidental.

Dans un même temps, des recherches basées sur l'analyse de plusieurs molécules d'ADN de divers groupes d'oiseaux et d'autres animaux ont mis au jour la répartition de variations jusqu'alors insoupçonnées au sein de certaines espèces (la phylogéographie ; AVISE & WALKER, 1998). Dans le cas de notre continent, ces travaux ont suggéré que ces

différenciations sont le résultat d'isolement géographique et d'évolution au niveau moléculaire dans des refuges sud-européens pendant les phases d'expansion des glaciers quaternaires, suivis par une colonisation postglaciaire vers le Nord (TABERLET *et al.*, 1998 ; HEWITT, 1999).

C'est ce *corpus* de données nouvelles provenant de divers secteurs des connaissances modernes qui nous ont incités à réfléchir sur l'origine des populations européennes du Pic à dos blanc et sur les voies possibles de migration suivies depuis sa distribution principale en Asie.

Deux questions se posent :

(1) quelles sont les modalités de peuplement de l'Europe par l'espèce fondamentalement asiatique qu'est

Dendrocopos leucotos ?

(2) quels sont les degrés de divergence entre les sous-espèces européennes *leucotos* et *lilfordi* et que signifient ces divergences ?

HISTOIRE DE L'AVIFAUNE EUROPÉENNE AU QUATÉNAIRE

La période géologique appelée le Quaternaire⁴⁹, qui dura entre -2 -2,4 millions d'années (MA) et le Présent, est divisé en deux époques : l'époque Pléistocène (de loin la plus longue, de -2 ou -2,4 millions d'années jusqu'à -11 000 -10 000 ans) et l'époque Holocène (de -10 000 ans jusqu'au Présent).

Le Quaternaire est la dernière période de l'Ère Cénozoïque, allant de la fin du Tertiaire, la plus ancienne période du Cénozoïque, ayant débuté il y a 66 millions d'années jusqu'au Présent. Pendant le Quaternaire, l'Europe a connu environ 21 pulsations glaciaires et interglaciaires, plus ou moins cycliques mais irrégulières quant à leurs amplitudes, chacune d'une durée moyenne d'environ 100 000 ans. La dernière phase pléniglaciaire, qui s'acheva il y a 15 000 ans environ, fut suivie par une phase postglaciaire ou de déglaciation, dans laquelle nous vivons actuellement.

Au cours des phases principales pléniglaciaires du Quaternaire européen, aucune végétation arborescente n'a pu persister au nord des Pyrénées, des Alpes et des Carpates (BLONDEL & MOURER-CHAUVIRÉ 1998). Cependant, une littérature récente fait état de micro-refuges plus au nord et de refuges cryptiques (STEWART & LISTER, 2001 ; HOLDEREGGER & THIEL-EGENTER, 2009 ; STEWART *et al.*, 2010 ; FELNER, 2011).

Pendant les phases d'avance des glaciers continentaux, les milieux steppiques atteignirent, au Sud-Est, la vallée de la Loire, tandis que les forestiers furent confinés au Sud et Sud-Est du continent (HEWITT, 1999). De nombreuses espèces forestières ou de milieux semi-ouverts trouvèrent ainsi « refuge » (selon le terme généralement utilisé) dans les trois péninsules de l'Europe occidentale, Ibérique, Italienne et Balkanique et, plus à l'est, en péninsule Anatolienne, autour de la mer Caspienne et dans le Caucase (HEWITT, 1999; DROVETSKI *et al.*, 2004).

Pendant les phases interglaciaires, en général courtes (entre 10 000 et 20 000 ans), un réchauffement rapide du climat prit place, avec une augmentation de la température de l'océan Atlantique de 10 °C en moins de 400 ans et un recul de la banquise de 2 km par an après la fin de la dernière glaciation! La fonte de cette dernière énorme masse de glace a permis, par mouvement isostatique, une élévation du niveau des océans de l'ordre de 130m, ce qui a isolé la Grande-Bretagne du continent.

La végétation a rapidement colonisé les espaces libérés de glace. Les pins (*Pinus* sp.) et noisetiers (*Corylus* sp.) ont progressé au rythme de 1 500 m par an et les aulnes (*Alnus* sp.) de 2000m par an (HEWITT 1999). Le Hêtre *Fagus sylvatica* a été l'une des dernières espèces à quitter ses refuges glaciaires, entre -6 000 et -4 000 ans (HEWITT 1999 ; POTT, 2000 ; PHILIPON & CHEDDADI 2005 ; MAGRI *et al.*, 2006 ; MAGRI, 2008).

Il faut noter que cette colonisation postglaciaire s'est produite plus rapidement à l'est du continent qu'à l'ouest, selon les études de paléopalynologie (HEWITT, 1999).

Quel fut le développement de l'avifaune européenne pendant ces épisodes géologico-écologiques, qui modifièrent si profondément, à plusieurs reprises, notre continent ? Les études paléo-palynologiques effectuées depuis lors ont modifié et amplifié les conclusions de MOREAU (HUNTLEY & BIRKS 1983; HUNTLEY 1988). De plus, les données paléontologiques nouvelles nous ont permis d'entrevoir, sous un angle de plus en plus précis, le développement de l'avifaune européenne durant le Quaternaire (et antérieurement).

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

49 Notons ici que dans la littérature, « Quaternaire » (la dernière période géologique du Cénozoïque) et « Pléistocène » (la première époque du Quaternaire) sont souvent confondus ou même employés de façon interchangeable. Mais dans la discussion qui suit, comme les auteurs que nous citons n'ont pas toujours distingué entre « Quaternaire » et « Pléistocène », nous utiliserons ces deux termes comme synonymes.

À propos de l'origine de l'avifaune, définie comme l'ensemble des espèces d'oiseaux vivant dans une région donnée à une époque donnée, BOCHENSKI (1985) nous donne les chiffres suivants. Des 71 familles d'oiseaux qui vivent actuellement dans le Paléarctique occidental, 58 (82 %) y étaient présentes (selon les fossiles, bien entendu) pendant le Quaternaire.

Un observateur moderne qui eut pu faire marche arrière dans le temps et se promener dans cette région il y a 250 000 ans, y aurait trouvé une faune avec laquelle il se serait senti familier. Mais si ce même observateur pouvait maintenant reculer bien plus dans le temps, au Miocène ou au Pliocène, donc à la fin du Tertiaire, il y a entre 10 et 2 millions d'années, il aurait vu des oiseaux tout à fait différents, comme des Trogonidés et des Capitonidés, deux familles maintenant strictement tropicales dans leur distribution, à la fois dans le Vieux et dans le Nouveau Monde.

Rappelons toutefois que certaines des espèces de l'avifaune actuelle se sont probablement différenciées avant le début des glaciations, au cours du Pliocène (KLICKA & ZINK, 1997 ; BLONDEL & MOURER-CHAUVIRÉ, 1998; BLONDEL, 2018, 2019 ; PARAU et WINK, 2021).

Ainsi, sur 182 espèces européennes prises en compte dans des gisements fossilifères de cette époque, seules 6 étaient absentes, alors que 6 ont disparu depuis. Des études nord-américaines vont dans le même sens, qui révèlent que seuls les 31 % des « espèces-sœurs » de passereaux auraient divergé durant le Quaternaire, les 69 % restants s'étant séparées précédemment (KLICKA & ZINK, 1997, 1999). Cependant, ultérieurement, JOHNSON & CICERO (2004) remettent en cause ces résultats pour les espèces-sœurs nord-américaines dont la séparation aurait eu lieu au Pléistocène (82 % de celles prises en compte), en sus des espèces en voie de spéciation. Ce qui est également le cas pour les espèces boréales qui semblent s'être séparées plus tardivement, durant le Pléistocène moyen (WEIR & SCHLUTER, 2004).

Il est possible de conclure de ces diverses sources que les événements climatiques du Quaternaire ont joué le rôle d'accélérateur de spéciation plutôt que de générateur de nouvelles espèces. Les taxons déjà en voie de spéciation se sont repliés dans des zones refuges lors des épisodes froids, dont la durée moyenne fut neuf fois plus longue que celle des périodes interglaciaires, plus clémentes. Dans certains cas, ces taxons ont pu atteindre des degrés de divergence suffisants pour constituer de nouvelles espèces (AVISE & WALKER, 1998 ; ZINK *et al.*, 2004).

La plupart des espèces qui ont survécu aux longs épisodes glaciaires l'ont fait par des réponses « passives » (déplacements d'aires de répartition) et des phénomènes de vicariance (séparation en populations géographiquement dissociées), tout en maintenant relativement inchangées leurs exigences écologiques (NEWTON, 2003). Quant au rythme et tempo de spéciation allopatrique, KLICKA & ZINK (1999) avaient suggéré, sur des bases moléculaires, qu'une spéciation peut avoir lieu en moins de 500 000 ans d'isolement. Dans certains cas, la spéciation allopatrique pourrait même s'effectuer en 10 000 à 15 000 ans environ, ce qui est suggéré, par exemple, par la différenciation entre deux pipits d'Amérique du Sud, *Anthus correndera* du continent et des Iles Falkland, et son dérivé, *Anthus antarcticus* de Géorgie du Sud, dont les ancêtres n'ont pu coloniser cette île subantarctique qu'après la fonte des glaces (VUILLEUMIER, *in litt.*, JOHNSON & CICERO, 2004).

TROIS RÉACTIONS POSSIBLES DES ESPÈCES D'OISEAUX AU RÉCHAUFFEMENT POSTGLACIAIRE

Le recul vers le Nord, puis le retrait complet, des immenses glaciers du Quaternaire dans le Nord et le Centre de l'Europe pendant les époques interglaciaires plus chaudes, eurent un effet considérable sur la zonation de la végétation dans le Sud de l'Europe. Les types de végétation, en particulier forestiers, qui avaient trouvé refuge dans le Sud de l'Europe, purent coloniser ou re-coloniser de vastes territoires auparavant inhabitables. La faune, y compris l'avifaune, a également réagi à ces réchauffements en suivant, en quelque sorte, les avancées ou re-avancées vers le Nord de la végétation ou de certains de ses éléments.

Nous suivons ici TYRBERG (1991), selon qui l'avifaune a réagi au réchauffement post-glaciaire et aux changements de végétation selon trois modes principaux :

- Les **relictés glaciaires** sont des espèces d'origine arctique qui ont survécu aux épisodes glaciaires dans des refuges montagnards du Sud de l'Europe ; elles ont regagné le Nord lors du réchauffement, mais, fait important, ont laissé des populations isolées dans les reliefs européens, comme les Lagopèdes alpin *Lagopus muta* et des saules *L. lagopus*, le Pluvier guignard *Charadrius morinellus*, la Chouette de Tengmalm *Aegolius funereus* et l'Alouette haussecol *Eremophila alpestris*.
- Les **espèces montagnardes** ont une aire de répartition restreinte aux hautes altitudes de l'Europe du Sud, comme l'Accenteur alpin *Prunella collaris*, le Chocard à bec jaune *Pyrrhocorax graculus* ou la Niverolle alpine *Montifringilla nivalis*. Les restes fossiles de ces espèces, datant de -115 000 à -10 000 ans, ont été trouvés dans des zones d'altitude mais pas à des latitudes élevées (TYRBERG 1991). Nous suggérons que *Dendrocopos leucotos lilfordi* pourrait être rattaché à ce groupe (voir *infra*).
- Les **espèces steppiques**, de l'Est européen, ont pu se maintenir avec des populations isolées en Espagne ou au Maghreb, comme l'Aigle ibérique *Aquila adalberti*, la Buse féroce *Buteo rufinus* et les Gangas cata *Pterocles alchata* et unibande *Pt. orientalis*.

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

centrale ; DICKINSON, 2003) et *Montifringilla* (8 espèces en Asie centrale ; DICKINSON, 2003; GEBAUER & KAISER, 1994), dont pourraient être originaires leurs représentants européens actuels (TYRBERG 1991), qui seraient donc d'anciens isolats. HEWITT (1999) a émis l'idée que ces espèces ont pu survivre localement à plusieurs cycles glaciaires en suivant les fluctuations altitudinales des étages de végétation couvrant les montagnes, diverger pendant des périodes d'isolement, puis éventuellement connaître une spéciation. Dans les reliefs discontinus d'Europe centrale, leur expansion postérieure vers le nord semble avoir été limitée par des barrières géographiques, écologiques ou éthologiques, ou encore par (ou à cause de) la compétition d'espèces proches parentes mais à plus grande amplitude d'habitats, ce qu'attesteraient les sous-espèces propres aux Pyrénées, aux Alpes, aux Apennins, aux montagnes des Balkans et au Caucase.

Dans le cas des Pyrénées, par exemple, des sous-espèces ont été décrites pour le Lagopède alpin *L. m. pyrenaicus* (CAIZERGUES *et al.*, 2005), le Grand Tétras *Tetrao urogallus aquitanicus* (DURIEZ *et al.*, 2007 ; RODRIGUEZ-MUÑOZ *et al.*, 2007) et la Perdrix grise *Perdix perdix hispaniensis*. De plus, des publications récentes suggérant la divergence, au niveau sub-spécifique, de populations pyrénéo-cantabriques d'espèces comme la Niverolle alpine (FERNÁNDEZ & ALVAREZ, 2005 ; RESANO-MAYOR *et al.*, 2016) et la Chouette de Tengmalm *Aegolius funereus* (LLORENTE *et al.* 2005), semblent aller dans le même sens d'une endémicité à un niveau taxonomique inférieur à celui de l'espèce.

ESSAI BIOGÉOGRAPHIQUE

Il faut distinguer entre deux niveaux d'explications historiques. Le premier consiste en une reconstruction de l'**origine du genre** *Dendrocopos*, ce qui remonte à des époques lointaines du Tertiaire. Ce n'est pas notre propos, mais c'était l'un des buts de l'étude de Voous (1947). Mentionnons seulement qu'à ces époques, le climat de l'hémisphère Nord, en Eurasie et en Amérique du Nord, était plus tempéré qu'à l'heure actuelle et que ces régions étaient recouvertes de végétation forestière d'un caractère floristique beaucoup moins boréal. Le second niveau est la reconstruction de l'**origine des espèces**, par exemple *D. leucotos*, au sein d'un genre comme *Dendrocopos*. Pour analyser ce second niveau, il faut commencer par la reconstruction de l'histoire de l'**origine de populations** au sein de l'espèce *D. leucotos*.

C'est ce que nous allons tenter ci-après. Dans notre cas, nous nous intéressons aux sous-espèces européennes *leucotos* et *lilfordi*, qui sont sûrement la clef nécessaire pour ouvrir la question de l'origine d'un taxon comme l'espèce *Dendrocopos leucotos*. Nous proposons l'élaboration d'un ou de plusieurs schémas explicatifs ou « scénarios », à partir des données à notre disposition.

Ainsi, l'explication de phénomènes historiques complexes, comme l'évolution des espèces peut, petit à petit, être cernée de plus en plus près. Tout comme l'historien qui tente d'interpréter des documents d'archives mal classés, l'ornithologue analyse et confronte des données éparses, souvent contradictoires, et, hélas, toujours incomplètes.

Divers scénarios peuvent être envisagés pour expliquer l'histoire du peuplement et de la répartition actuelle de *D. leucotos* dans son ensemble et, en particulier, dans notre continent, spécialement pour expliquer que la sous-espèce *lilfordi* ne soit présente que dans les montagnes du Sud de l'Europe et dans le Caucase. À la lumière de cette distribution, et de l'emplacement réel ou possible de la zone de contact entre *leucotos* et *lilfordi* (voir carte in HAFFER, 1989), et des localisations et datations de spécimens fossiles, nous allons examiner deux schémas d'explication proposés il y a une décennie (GRANGÉ & VUILLEUMIER, 2009) dont le second nous semble le plus proche de la réalité quand nous l'amendons légèrement sur la base des récentes nouveautés apportées par l'étude génétique de PONS *et al.* (2021). Les premiers témoins fossiles de Pic à dos blanc en Europe apparaissent dans des gisements datant du Pléistocène Moyen (de -730000 à -127000 ans), en France (Grotte du Lazaret à Nice) et en Italie (Sicile), puis du Pléistocène supérieur (de -127 000 à -10 000 ans) en Europe (Autriche, Belgique, France, Grèce, Italie, Slovaquie, Hongrie) et en Asie (Chine) (TYRBERG, 1998, 2008; KESSLER, 2015). À l'Holocène (de -10000 ans à nos jours), le Pic à dos blanc est trouvé en France (Savoie), Pologne et en Hongrie (TYRBERG, 2008; KESSLER, 2016; MOURER-CHAUVIRÉ, *in litt.*).

Relevons maintenant que WEESIE (1987) a cité la présence de deux individus de *D. leucotos* dans des gisements du Pléistocène moyen et supérieur de deux localités de Crète, la « Grotte Liko » (un spécimen) et « Gumbes C » (un spécimen). La « Grotte Liko » est extrêmement riche en matériel aviaire fossile, et a fourni plus de 10000 spécimens d'oiseaux fossiles. WEESIE (1987) remarqua que les espèces « *A[ccipiter] gentilis*, *C[olumba] oenas*, *A[egolius] funereus*, *D. leucotos*, et *P[yrhula] pyrrhula* [présentes dans ces mêmes gisements] sont des espèces typiques de forêts tempérées ou boréales » et que « leur présence dans la faune pléistocène de Crète indique un climat plus frais et un paysage plus boisé en Crète que ce n'est le cas aujourd'hui ».

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

Scénario proposé en 2009

Dans ce scénario, nous faisons une distinction entre l'histoire des taxons *lilfordi* et *leucotos*, respectivement, dont nous supposons que les arrivées sur notre continent ne sont pas synchrones. *Dendrocopos leucotos lilfordi*, forme plus ancienne que *leucotos* (VOOUS, 1947 ; PURROY 1972) serait arrivé entre deux inter-glaciaires au Pléistocène moyen (-730 000 à -127 000 ans) mais n'aurait peuplé que les montagnes du Sud (Pyrénées, Apennins, Abruzzes, Balkans et Caucase ; plus les Alpes méridionales ?) où il aurait survécu *in situ* aux deux épisodes glaciaires suivants et n'aurait pas participé à l'onde de reconquête forestière vers l'Europe continentale. Le hêtre, présent dans les refuges glaciaires du NO et Ouest de l'Espagne n'a, lui non plus, pas ou peu participé à la colonisation post-glaciaire qui s'est surtout produite à partir des Balkans (RODRIGUEZ-SANCHEZ *et al.*, 2010 ; MAGRI *et al.*, 2006 ; MAGRI, 2008 ; SALTRÉ *et al.*, 2013 ; GIESEKE, 2017). Ainsi, le Pic de Lilford aurait constitué la seule population de l'Ouest paléarctique pouvant être qualifiée d'autochtone. Il n'est pas impossible qu'il ait été présent dans la Cordillère cantabrique lors de l'un des maxima glaciaires et ait disparu postérieurement pour des raisons inconnues, cette chaîne montagneuse étant le prolongement naturel des Pyrénées et plusieurs espèces de montagne ont encore aujourd'hui une répartition pyrénéo-cantabrique remarquable : Grand Tétrás, Pic noir, Pic mar pour les espèces forestières et Accenteur alpin, Niverolle alpine et Chocard à bec jaune pour les espèces d'altitude.

Cette hypothèse est renforcée par le fait que les Pyrénées occidentales et le nord-ouest ibérique constituait un refuge du hêtre lors du dernier maximum glaciaire (RODRIGUEZ-SANCHEZ *et al.*, 2010 ; DE LAFONTAINE *et al.*, 2013). Le hêtre, présent dans les refuges glaciaires du NO et Ouest de l'Espagne n'a, lui non plus, pas ou peu participé à la colonisation post-glaciaire qui s'est surtout produite depuis le Nord des Balkans au rythme moyen de 270 à 400 m/an (MAGRI *et al.*, 2006 ; MAGRI, 2008 ; DE LAFONTAINE *et al.*, 2013 ; SALTRÉ *et al.*, 2013 ; GIESEKE, 2017). De plus, un examen des cartes de distribution des refuges du hêtre à la fin des épisodes glaciaires (12 000-10 000 ans) (MAGRI *et al.*, 2006 ; MAGRI, 2008 ; DE LAFONTAINE *et al.*, 2013 ; SALTRÉ *et al.*, 2013) se superpose parfaitement aux noyaux existants de Pic de Lilford. Récemment, la présence du hêtre au Pléistocène, remontant à 70 ka a été mise en évidence dans le NO des Alpes dinariques (Balkan occidental : Slovénie, Ouest Croatie) et les Alpes du SE (BRUS, 2010).

Rappelons que dans le Caucase, les distributions de l'espèce et du hêtre d'orient se superposent parfaitement. Effectivement, un refuge lors du dernier LGM (last glacial maximum) existait pour le hêtre dans cette région (Colchis) (TARKHNISHVILI *et al.*, 2012 ; SEKIEWICZ *et al.*, 2022).

Une carte des forêts « primaires » en Europe (SABATINI *et al.*, 2018) va également dans ce sens : ces boisements anciens dominés par le hêtre sont présents dans les Pyrénées occidentales (Béarn principalement), les Apennins du sud et les Balkans (surtout Croatie, Bosnie et Bulgarie), le Caucase n'ayant pas été pris en compte.

La présence de l'espèce *Dendrocopos leucotos lato sensu* comme fossile en Crète (WEESIE, 1987) et possiblement de la sous-espèce *lilfordi* en Corse jusqu'au milieu du XIX^e siècle (THIBAUT, 1983 ; GRANGÉ, 2016) plaident en faveur d'une présence ancienne. Elle semble devoir être issue d'une régression marine depuis l'Italie ou les Alpes-Maritimes, soit durant l'épisode glaciaire le plus récent, appelé « pont toscan » ou, plus anciennement, l'espèce ayant été trouvée au Pléistocène moyen près de Nice et en Sicile (TYRBERG, 1998).

Dendrocopos leucotos n'aurait pénétré en Europe occidentale et en Scandinavie qu'à partir des 10000 dernières années, en provenance de l'est de l'Asie (Mandchourie selon VOOUS, 1947). **La zone de contact entre les deux taxons daterait de cette époque et aucune profonde incursion de *leucotos* dans l'habitat de *lilfordi* n'aurait eu lieu.**

Cependant, PONS *et al.* (2021) mettent en évidence un maximum de diversité génétique des populations de *leucotos stricto sensu* situé en Europe, sous-entendant l'existence d'un refuge cryptique en ce lieu d'où ce taxon aurait pu reconquérir son domaine passé.

Les analyses des gisements fossiles cités précédemment sont un argument en faveur de ce scénario (voir *supra*). Le temps d'isolement de *lilfordi* dans son habitat actuel depuis le Pléistocène moyen (de -730000 à -127000 ans) peut avoir permis à ce taxon l'acquisition des divergences physiques et d'habitat, constatées par rapport à *leucotos*. E.A. DI CARLO (1971) arrive à la même conclusion pour la population des Abruzzes.

Scénario issu des analyses phylogénétiques

Le degré de divergence génétique que ces lignées ont atteint vient d'être en grande partie déterminé par une étude génétique détaillée prenant en compte les diverses populations de *D. leucotos* (9 sous-espèces prises en compte) (PONS *et al.*, 2021). L'étude de la variabilité génétique (marqueur mitochondrial CO1 et 3 introns nucléaires) montre l'existence de trois espèces : « **nordique** » *D. leucotos* avec 2 sous-lignées (populations du Nord de l'Europe à la Russie orientale d'une part et populations de l'archipel japonais d'autre part), « **méridionale européenne** » correspondant à *D. lilfordi* et « **méridionale chinoise** » *D. insularis* (*tangi*, *fohkiensis* et *insularis*).

Selon le travail de PONS *et al.* (2021), « *les indices de diversité génétique sont plus élevés chez les populations de lilfordi par rapport à celles de leucotos/ uralensis. La distance génétique (K2P) entre lilfordi et leucotos est de 2 % (± 0.5 %) »*, ce qui implique une histoire évolutive différente entre ces deux taxons et une séparation pouvant remonter au milieu du Pléistocène (entre 0.5 et 0,6 million d'années) : « *En accord avec sa distribution géographique morcelée, les résultats de nos analyses mitochondriales suggèrent une histoire démographique différente pour cette sous-espèce. D. l. lilfordi possède une plus grande diversité génétique que D. l. leucotos et, contrairement à ce dernier, ne présente aucun signe d'expansion récente.*

Contrairement à *lilfordi*, dont les populations allopatriques de faible importance sont génétiquement divergentes et ont persisté durant les oscillations climatiques du Pléistocène dans le sud de l'Europe, nos résultats suggèrent une absence de structuration géographique et une expansion spatiale récente de *leucotos* depuis un unique refuge. »

L'une des conclusions d'extrême importance de l'étude de PONS *et al.* (2021), que nous avons déjà exprimée (GRANGÉ & VUILLEUMIER, 2009) est la suivante : « Nos résultats ne supportent pas un pattern phylogéographique dans lequel l'Europe centrale et du nord aurait été recolonisée depuis un ou plusieurs refuges glaciaires situés plus au sud où les populations de *lilfordi* se sont maintenues durant le Quaternaire. »

Un autre résultat de cette étude montre que *leucotos* et les taxons japonais sont proches les uns des autres : « Les sous-espèces japonaises forment un groupe monophylétique suggérant que l'archipel nippon a été colonisé une seule fois depuis l'Eurasie et plaidant pour une absence de flux génique contemporain avec le continent. » (PONS *et al.*, 2021).

Il reste à définir si ce clade a atteint d'ores et déjà le statut d'espèce vis-à-vis de la forme nominale, ce que l'étude de PONS *et al.* (2021) n'a pu faire faute d'une taille d'échantillon à analyser suffisante. Enfin il faudra statuer sur la justification de la séparation des taxons *stejnegeri* et *namieyi* qui nous semble très questionnable.

Les taxons insulaires *quelpartensis* et *takahachi* restent à étudier génétiquement pour définir leur emplacement exact dans ce complexe (maintien de leur intégrité taxinomique ou rattachement aux clades nordique ou japonais ?) : leurs populations étant faibles, il est urgent de connaître le degré de leur spécificité pour prendre des mesures fortes de protection s'il y a lieu.

En conclusion, *Dendrocopos (leucotos) lilfordi* ferait partie des « espèces de montagne » et non des « espèces relictives glaciaires », selon les suggestions de TYRBERG (1991).

Nous soulignons, tout comme PONS *et al.* (2021) l'utilité de se pencher sur les zones de parapatrie *lilfordi/leucotos* de Serbie et Roumanie (la population de *lilfordi* dans ce dernier pays est faible et très peu connue mais encore séparée des *leucotos* par quelques centaines de kilomètres).

Cette étude permettrait, sans doute, de déterminer si, dans ces zones de contact ou parapatrie, des différences plus marquées qu'ailleurs favoriseraient une réduction de la compétition interspécifique, et des coûts de reproduction associés, comme cela a été montré pour les Sittelles des rochers *Sitta tephronota* et de Neumayer *S. neumayer* en Iran, où ces deux espèces cohabitent dans une zone relativement étroite (VAURIE, 1951 ; HAFFER, 1977 ; GRANT, 1975 ; BOCK, 2004). Certains Pinsons de Darwin *Geospiza* spp., des îles Galapagos, fournissent d'autres exemples de ce phénomène, connu sous le terme de « déplacement des caractères » (GRANT, 1975 ; BLONDEL, 1995).

Le schéma général de peuplement proposé par PONS *et al.* (2021) est le suivant :

- séparation *D. major* / *D. leucotos* vers 1,1-2,2 Mya et *D. noguchi* / *D. leucotos* vers 1,1 Mya.
- séparation de la branche « chinoise » *D. insularis* des autres branches du clade *D. leucotos* vers 0,8 Mya.
- séparation des branches nordique (*leucotos-uralensis*) et japonaise de *lilfordi* vers 0,5-0,6 Mya.

Conséquences taxinomiques

Le « complexe *leucotos* » est révisé comme suit :

- **Pic à dos blanc** *D. leucotos* (*D. l. leucotos*, *D. l. subcirris*, *D. l. stejnegeri*, *D. l. namieyi*, *D. l. owstoni*). Concernant *D. l. takahashii* et *D. l. quelpartensis*, leur position taxinomique reste à définir.
- **Pic de Lilford** *D. lilfordi*.
- **Pic de Swinhoe**⁵⁰ *D. insularis* (*D. i. insularis*, *D. i. fokhiensis*, *D. i. tangi*).

⁵⁰ Je propose de nommer cette espèce du nom du « découvreur » de la population taïwanaise qui y collecta des individus dans les années 1861-62 lors de son séjour dans cette île (à l'époque connue sous le nom de Formose) en tant que Consul anglais. Il reconnut sa parenté avec *D. leucotos* tout en soulignant des différences de taille et de plumage (SWINHOE, 1863), ce qui permit à J. GOULD à qui il confia ses spécimens, de décrire cette population sous le nom de *Picus insularis* en 1863 (manuscrit daté de 1862 mais publié un an plus tard). Les syntypes probables se trouvent dans 3 établissements : British Museum, Liverpool Museum et Leyde Museum tous collectés par SWINHOE en 1862 (J. GOULD n'ayant pas désigné de type lors de sa description) (Encart 17).



Planche 29.— Syntype de Pic de Swinhoe *Dendrocopos (leucotos) insularis* NHMUK 1567 collecté le 3 octobre 1898 à Formose et conservé au British Muséum (Tring)(avec la permission du British Museum, H. VAN GROUW).

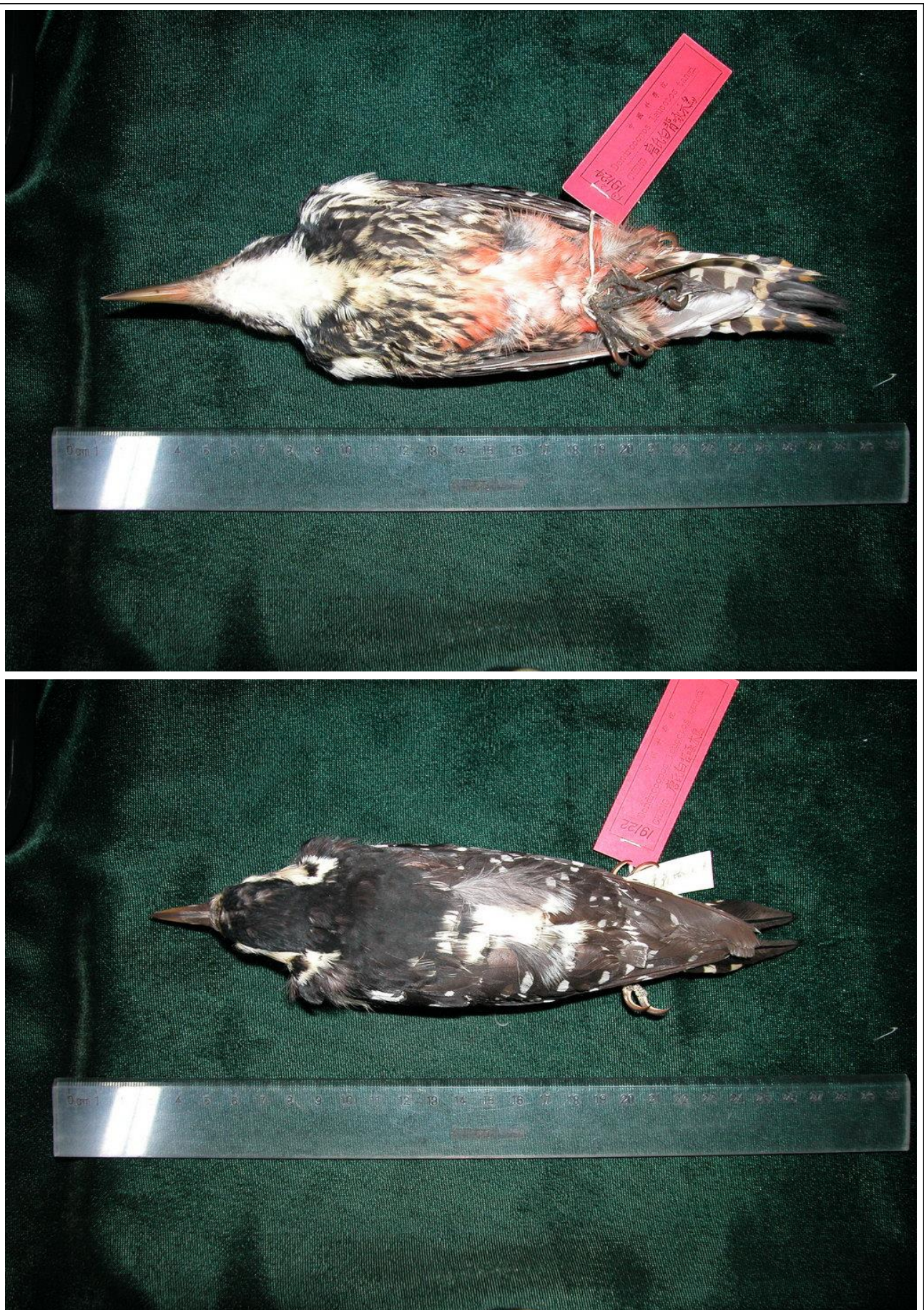


Planche 30.— Holotype femelle de *Dendrocopos leucotos tangi* (N° 19122), capturé le 20 avril 1940 et conservé à l'Académie Sinica à Pékin (avec la permission de H. PENG, National Animal Collection Resource Center, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences).



© 山形鳥類研究所



© 山形鳥類研究所

Planche 31.- Spécimens mâles de *Dendrocopos leucotos takahachii* conservés au Yamashima Institute for Ornithology (néo-types) (avec l'autorisation du Y I O).

Encart 17.- Le Pic de Swinhoe *Dendrocopos (I.) insularis* (Gould, 1863) : Historique de sa découverte.

De récents travaux génétiques portant sur le « complexe *leucotos* » montrent que le taxon habitant Taïwan (autrefois nommé Formose) mérite le statut d'espèce (PONS *et al.*, 2021) sous le nom de *D. insularis*. Nous devons sa découverte à Robert SWINHOE (1836-1877) qui séjourna en Chine durant 21 années de 1854 à 1875, tout d'abord comme traducteur puis comme vice-consul. Après de courtes visites à Formose, il s'y installa dans ses nouvelles fonctions de consul en juin 1861 jusqu'en mai 1862 où, malade, il dut retourner en Angleterre. C'est durant cette courte période qu'il collecta (ou fit collecter) de nombreux spécimens de diverses espèces d'oiseaux dont le Pic de Swinhoe, le Faisan de Swinhoe *Lophura swinhoii* (Gould, 1863), la Pirolle de Taïwan *Urocissa caerulea* (<http://takaclub.com/swinhoe/index.htm>; MEARNES & MEARNES, 1988; BEOLENS & WATKINS, 2003; COLLAR, 2004) : « *I employed a vast number of native hunters and stuffers and collected very large series of every available species and their eggs.* » (SWINHOE, 1863 a).

Il retourna sur cette île en février 1864, y résidant jusqu'en mai 1868, ce qui lui permit de « découvrir » plusieurs espèces de mammifères pour Formose : Ours noir d'Asie *Ursus thibetanus formosanus*, Panthère nébuleuse de Taïwan *Neofelis nebulosa brachyura*, Cerf Sika de Taïwan *Cervus nippon taiouanus* parmi d'autres. Il est considéré comme l'un des pères fondateurs de l'ornithologie chinoise avec le Père Armand David.

C'est STEVENS, qui était l'agent de SWINHOE et s'occupait de la vente des spécimens collectés par celui-ci (H. VAN GROUW, *in litt.*). Henry SEEBOHM acheta le restant de la collection de SWINHOE à sa mort (environ 3 700 spécimens) qu'il donna au Museum de Liverpool.

Historique de la description

Ces renseignements biographiques, au-delà de leur intérêt propre, sont indispensables pour mieux comprendre les circonstances de la description du Pic de Swinhoe par GOULD et la recherche du(des) type(s). Dans son article paru fin 1863 (1863 b), SWINHOE décrit *Picus insularis* (mâle, femelle et juvénile) sans préciser les circonstances et dates de capture (situées entre juin 1861 et mai 1862), le nombre d'individus collectés et leur devenir (1863 b). Cependant, il utilise le nom scientifique accolé au nom de GOULD avec 1862 comme date de description, prouvant qu'il était tenu au courant des travaux taxinomiques de ce dernier, lui ayant confié des individus de plusieurs espèces nouvelles originaires de Formose pour leur description future dans l'ouvrage à paraître *Birds of Asia* (1864) dont le Pic : « *...I returned to England elated with the fine new species I had discovered, and was particularly anxious that they should comprise one entire part of M. Gould's fine work on the birds of Asia, still in progress. On an interview with M. Gould, I found that the only way to achieve this was to consent to his describing the entire serie to be figured as he would include none in the part but novelties, which he should himself name and describe.* » (SWINHOE, 1863 a). Nous ne trouvons pas plus de renseignements dans l'ouvrage de SWINHOE sur le Catalogue des Oiseaux de Chine (1863 c) où il ne cite pas l'espèce et la révision de 1871 où il la nomme sans faire un quelconque commentaire.

Effectivement, c'est J. GOULD qui décrit ce taxon comme espèce vraie, la disant proche de *Picus leucotonus*, suivant en cela SWINHOE. Cette description, datée de 1862 mais parue début 1863, est donc basée sur des spécimens obtenus de la main même de R. SWINHOE lors de son retour en Angleterre cette même année, ceci au vu des propres dires de ce dernier (voir *supra*). Une hypothèse alternative est que ce soit STEVENS qui lui ait confié temporairement certains spécimens de SWINHOE en sa possession : dans ce cas, ces spécimens se trouvent dans l'un des 3 Muséums ci-dessous cités (Annexe). Encore ici, le nombre d'individus ayant servi à la description n'est pas indiqué par GOULD, ni leur devenir. De même, il ne désigne pas de type, entraînant une incertitude toujours actuelle sur ce sujet. Cependant, il semble n'avoir obtenu que 2 individus, un adulte de chaque sexe. Il en est de même dans son ouvrage de 1864 où il nomme l'espèce *Formosan Spotted Woodpecker*, toutefois avec la planche accompagnante qui, selon toute vraisemblance, représente les spécimens (ou deux d'entre eux) décrits en 1862 et, en ajout, la description du juvénile donnée par R. SWINHOE en 1863.

Le problème du(des) type(s) du Pic de Swinhoe

J. GOULD n'ayant pas désigné de type particulier lors de sa description princeps de 1863 et les spécimens ayant servi à cette description ne pouvant être localisés, nous avons essayé de trouver trace de spécimens datant de cette courte période-juin 1861 à mai 1862- dans de nombreux Muséums. Nous avons localisé 93 spécimens dans 20 Muséums dont 24 au Yamashina Institute of Ornithologie (Japon) datant des années 1930, 20 au British Muséum dont plusieurs collectés en 1862 proviennent indirectement de R. SWINHOE (Planche 29), 13 à Leyde (Pays-Bas) dont 6 collectés par SWINHOE (4 sans date mais deux datés de mars et avril 1862) et 12 à l'American Museum de New-York dont un capturé en 1866 par SWINHOE (N° 550163 F). Le Muséum de Liverpool possède deux spécimens dont un datant de 1862 collectés par SWINHOE (T642). Pour les autres spécimens, nous n'avons pu obtenir les dates exactes de collecte, la plupart étant inconnues.

Bibliographie

- BEOLENS (B.) & WATKINS (M.) 2003.- *Whose Bird? Men and women commemorated in the common names of birds*. Christopher Helm, Londres.
- COLLAR (N.J.) 2004.- Pioneers of Asian ornithology Robert Swinhoe. *Birding Asia*, 1 : 49-53.
- GOULD (J.) 1864.- *Birds of Asia*, Vol. VI. Londres.
- GOULD (J.) 1862.- Descriptions of sixteen new species of birds from the Island of Formosa, collected by Robert Swinhoe, Esq., Her Majesty's Vice-Consul at Formosa. *Proceedings of Zoological Society*, 262 : 280-286.
- MEARNES (B.) & MEARNES (R.) 1988.- *Biographies for birdwatchers*. Academic Press, Londres. 490 p.
- SWINHOE (R.) 1863 a.- The ornithology of Formosa or Taïwan (Part 1). *Ibis*, Vol. 5, XVIII : 198-219.
- SWINHOE (R.) 1863 b.- The ornithology of Formosa or Taïwan. *Ibis*, Vol. 5, XX: 377-435.
- SWINHOE (R.) 1863c.- Catalogue of the birds of China, with remarks principally on their geographical distribution. *Proceedings of the Zoological Society of London*: 259-339.
- SWINHOE (R.) 1871.- A revised catalogue of the birds of China and its islands, with descriptions of new species, references to former notes, and occasional remarks. *Proceedings of the Zoological Society of London*: 337-423.

Je remercie H. Van Grow (British Museum) pour les renseignements apportés sur ce sujet.

Trois grands types de questionnements restent à solutionner :

- 1) Que s'est-il passé entre la séparation de la branche chinoise (*insularis*, *fohkiensis* et *tangi*) des *leucotos* et de celle de *lilfordi* d'avec le clade nominal (entre 0,8 Ma et 0,6-0,5 Ma) ? Se pourrait-il que seul *lilfordi* se soit étendu vers l'ouest, *leucotos* restant confiné au nord de l'Asie orientale (Chine, Russie principalement) jusqu'à une époque récente ?
- 2) Position du clade « japonais » par rapport à celui de l'espèce nominale (étude génétique d'un échantillon plus important avec représentation des 4 taxons japonais et des deux des îles de la mer de Corée).
- 3) Étude génétique de la population caucasienne de *lilfordi* avec échantillon significatif (de nombreux spécimens existent dans divers Muséums russes) au vu de certaines spécificités de plumage et de biométrie.

CHAPITRE VII

MESURES PRÉCONISÉES POUR LA CONSERVATION DU PIC À DOS BLANC

« Ô forêt

Dans ton mystère bruissant
c'est là que je me sens à l'aise
Dans cette solitude mouvante
vivant de bêtes délivrées
Lourde d'yeux peureux
et de souffles secrets
Au son des sources délirantes
au toc-toc du pic vert léger
Au soleil glauque des clairières
Dans les sous-bois noirs épais dans cette
humidité rampent les salamandres ».

Maurice Fombeure :

Forêts in « *Les étoiles brûlées* » 1950

RÔLE DES PICS EN FORÊT

Les Pucidés 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-abri pour de très nombreux organismes forestiers, cavicoles secondaires : au niveau de l'avifaune mondiale, 18,1 % des espèces de 16 ordres différents utilisent des cavités de façon obligatoire ou ponctuelle (soit 1878 espèces environ), parmi lesquelles 73 % sont des utilisateurs secondaires (VAN DER HOEK *et al.*, 2017) ; en Amérique du Nord, 77 % des cavités produites par les pics sont utilisées postérieurement contre 26 % pour la Pologne (COCKLE *et al.*, 2012). Sur 419 espèces de l'avifaune européenne, 60 utilisent des cavités dont 22 de façon obligatoire (NEWTON, 1994).

Plus localement, 78 espèces d'oiseaux dépendent de telles loges fournies par 16 espèces de Pucidés au Costa-Rica (SANDOVAL & BARRANTES, 2009) ainsi que 29 espèces aviennes (dont 9 Pucidés, 7 Paridés, 8 Strigidés et 4 Gobe-mouches), 14 Chiroptères, 16 autres espèces de mammifères et de nombreux invertébrés en Roumanie (RADU, 2005) et 32 oiseaux et 11 chiroptères à Białowieża (Pologne) (RUCZYNSKI & BOGDANOWICZ, 2005).

Au Nord-Ouest des Etats-Unis, les vertébrés utilisateurs secondaires sont au nombre de 47, dont 11 espèces de Chiroptères (BUNNELL, 2013). Dans ce même pays, la présence de certaines espèces de chouettes et hiboux (Petit-duc nain *Psiloscops flammeolus* et Petite Nyctale *Aegolius acadicus* en particulier) est très liée à certaines espèces de Pics (SCHOLER *et al.*, 2018).

En Eurasie, les cavités de Pic noir accueillent 7 espèces de mammifères et 36 d'oiseaux (CUISIN, 1988). En Amérique du Nord, les cavités du Grand pic *Dryocopus pileatus* sont utilisées par 38 espèces de vertébrés et celles du Pic à tête blanche *Leuconotopicus albolarvatus* par 24 espèces (BACKHOUSE, 2005).

Dans les Pyrénées occidentales, un minimum de 12 espèces aviennes utilisent les loges creusées par les pics pour s'y reproduire ou s'y abriter, en sus de plusieurs espèces de mammifères (écureuil, loir, martre, chiroptères) et insectes (GOPA, inédit).

Plus anecdotique mais très significatif, au Pérou, un seul arbre mort de 25 mètres de haut, présentant plusieurs cavités, hébergeait simultanément 6 espèces nicheuses dont 2 Pucidés, une hirondelle, un tyran et deux arazaris (WINKLER & CHRISTIE, 2002). En Pologne, il a été mis en évidence une corrélation entre l'abondance du Pic épeiche et les effectifs et la diversité spécifique des Chiroptères qui utilisent leurs cavités comme gîte diurne (KOTOWSKA *et al.*, 2020).

Même en dehors des habitats forestiers, certaines espèces de Pics fournissent des sites de reproduction à d'autres espèces : Le Pic des rochers *Colaptes rupicola* des Andes et le Pic laboureur *Geocolaptes olivaceus* d'Afrique du Sud, habitants du sub-alpin, se reproduisent dans des terriers pouvant être utilisés par des utilisateurs secondaires (CHAMBERLAIN *et al.*, 2023).

Il a été mis en évidence une corrélation entre le nombre d'excavateurs (Pucidés 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; CAMPRODON *et al.*, 2008; GUTZAT & DORMANN, 2018; TRZCINSKI *et al.*, 2022; WALTERS, 2022). Par exemple, sur l'île de Jeju (Corée du Nord), il n'existe que 4 espèces de cavicoles secondaires avec une faible densité, fait relié à la seule présence du Pic à dos blanc *D. l. quelpartensis* comme cavicole primaire (NAM *et al.*, 2019).

Dans les forêts exploitées, les Pics ont un rôle important comme pourvoyeurs de cavités, ce type de peuplement ne fournissant que peu de cavités naturelles (REMM & LOHMUS, 2011; ZAWADSKA *et al.*, 2016). Ce rôle est moins important dans les forêts primaires où les cavités naturelles sont encore nombreuses et les nids de Pucidés majoritairement creusés dans des arbres morts ou dépérissants (CARLSON *et al.*, 1998; WESOŁOWSKI, 2007).

À Białowieża (Pologne), 3-5 nouvelles cavités/10 ha sont créées chaque année par la guildes de Pucidés (WESOŁOWSKI & MARTIN, 2018) et il y a en moyenne 2 à 3 fois plus de cavités disponibles que d'occupées (WESOŁOWSKI, 1989). Dans les forêts naturelles, ce nombre va jusqu'à 40/ha (NEWTON, 1994). Dans les forêts feuillues exploitées d'Europe

occidentales, le nombre moyen de cavités tombe à 6-7/ha et à 1/ha pour les conifères (NEWTON, 1994) : en Suède, il n'excède pas 1 à 2,5 cavités/ha (MICHON, 2014).

En comparaison, en Thaïlande, pour une forêt tropicale semi-humide et mature, il est trouvé 407 cavités/ha (PATTANAVIBOOL et EDGE, 1996), au Costa-Rica, jusqu'à 111,7 cavités par hectare sont présentes dans une forêt en réserve dont 37 % ont été créées par les pics (BOYLE *et al.*, 2008) et 77 cavités/ha au Mexique dans une forêt sèche (VAZQUEZ & RENTON, 2015). Il est à remarquer que l'une des deux essences « présentant » le plus de cavités (naturelles et creusées par les pics) dans le Holarctique est le hêtre avec 72 % des cas où il arrive en premier (REMM & LOHMUS, 2011).

Un autre point important est l'utilisation différenciée des cavités selon leur âge comme souligné par EDWORTHY *et al.*, (2018) : « *Our discovery that species occupancy patterns vary with cavity age highlights the additional roles of cavity lifespan, and timing of cavity production, in maintaining the diversity of these communities, especially medium- and large-bodied species, and possibly poor competitors. Harvesting typically results in loss of most existing cavities ; however, retention of trees suitable for excavation and existing old cavities, provides a supply of nesting cavities critical for the conservation of cavity-nesting bird and mammal communities.* »⁵¹.

Une étude sur la durée de vie des cavités de la guildes des Pucidés en Colombie britannique (Canada) donne une moyenne de 15 ans pour celles creusées dans des arbres sains, 9 ans pour celle sur des arbres dépérissants et 7 ans pour celles sur des arbres morts (MARTIN, 2015). Pour Białowieża (Pologne) la moyenne est de 6 à 10 ans selon les essences et les milieux (WESOŁOWSKI, 2011) et de 4 ans pour le Pic à dos blanc *leucotos* qui, en ce lieu n'utilise que des arbres morts ou dépérissants pour se reproduire.

Ces résultats sont très différents de ceux trouvés dans les Pyrénées occidentales où les cavités du Pic de Lilford sont visitées et/ou utilisées par des cavicoles secondaires jusqu'à 23 ans après leur création par le pic, avec de nombreuses cavités vieilles de 10-12 ans toujours actives (GRANGÉ, inédit). Dans les Abruzzes, P. HARRIS (*in litt.*) a fait la même constatation concernant *lilfordi*. Cette différence provient d'un choix de hêtres sains en grande majorité pour abriter la loge pour *lilfordi*, contrairement aux *leucotos* polonais où la majorité des loges disparaissent suite à la chute des arbres porteurs.

Du fait de leur sédentarité et de leurs spécialisations trophiques et éthologiques, les pics sont sensibles aux dégradations de leur habitat et sont considérés comme de bons indicateurs de la biodiversité forestière (MIKUSINSKI *et al.*, 2001; WÜBBENHORST & SÜDBECK, 2002 ; VIRKKALA, 2006 ; ROBERGE *et al.*, 2008 ; DREVER *et al.*, 2008). Un fort lien entre la richesse en Pucidés, les arbres, leur pérennité sur de longues durées et la quantité de précipitations à l'échelle mondiale a été mis en évidence (ILSOE *et al.*, 2017).

En Europe, la richesse spécifique et l'abondance des Pucidés sont liées positivement à la surface des forêts et au pourcentage d'espèces de feuillus, et négativement à l'urbanisation (MYCZKO *et al.*, 2014). Par exemple, à Bornéo, il est mis en évidence une corrélation négative entre la surface terrière des arbres coupés et les densités et biomasses des Pucidés réduites respectivement de 41 % et 61 % (LAMMERTINK, 2007). De même au pied de l'Himalaya, en Inde, la surface terrière et l'abondance des chandelles influencent positivement le nombre et la diversité des espèces de pics présentes (KUMAR *et al.*, 2014).

En Italie, dans les hêtraies du centre du pays, il existe une corrélation positive entre les espèces d'oiseaux (en nombre et effectifs) liées aux cavités (utilisateurs primaires et secondaires) et le nombre d'insectes saproxyliques (en diversité et abondance) (REDOLFI DE ZAN *et al.*, 2014).

Ce rôle d'« ingénierie » des Pucidés a conduit à forger le concept de « nest-web » reliant les diverses espèces de pics d'une région (excavateurs primaires) aux excavateurs secondaires (certaines espèces de mésanges, sittelles, etc.) et utilisateurs secondaires en regard des essences d'arbres utilisées (MARTIN & EADIE, 1999; MARTIN *et al.*, 2004; MARTIN, 2015).

Le Pic à dos blanc, très lié aux forêts matures et au bois mort du fait de sa spécialisation alimentaire, à base d'insectes saproxyliques et de leurs larves, et fortement sédentaire, est considéré en certains lieux comme une « espèce-parapluie » car associée à des coléoptères du bois mort, en danger d'extinction (MARTIKAINEN *et al.*, 1998). Il est à souligner que plus que la quantité de ce bois mort, c'est sa qualité (type, âge, classe de dépérissement) qui explique le mieux la quantité d'insectes saproxyliques disponibles pour les pics (LASSAUCE *et al.*, 2011 ; ETTWEIN *et al.*, 2020).

En Pologne, dans le Parc National de Białowieża (hors Réserve intégrale), la population de l'espèce a chuté d'un tiers en 15 ans suite à une exploitation irraisonnée (CZESZCZEWIK & WALANKIEWICZ, 2006 ; WALANKIEWICZ *et al.*, 2011). Dans le NE de ce pays, les densités de l'espèce sont 8 fois plus importantes dans les zones protégées que sur les massifs exploités (0,87 couples/100 ha contre 0,11 cple/100 ha) (SIKORA *et al.*, 2016).

En Hongrie, des coupes trop précoces et un enlèvement du bois mort rendent le milieu inapte à héberger une population pérenne de l'espèce (CZAJLIK & HARMOS, 2000). En Estonie, la densité de l'espèce chute très fortement selon le degré d'exploitation de la forêt : sur une zone de 838 km² (dont 449 km² de forêt), elle passe de 18- 30 territoires/100 km² à 3-9 territoires/100 km² (LOHMUS *et al.*, 2000). STEVERDING (2003) le donne comme en danger de disparition en Europe Centrale si un vaste réseau de réserves forestières n'est pas mis en place.

⁵¹ Selon une étude récente réalisée au Texas, les utilisateurs secondaires préfèrent se reproduire dans des cavités de Pics abandonnées que dans des cavités « naturelles » dues au dépérissement des arbres les hébergeant, avec un succès reproducteur plus important. De plus, ils préfèrent les loges avec un faible diamètre et construites en hauteur (Hardin *et al.*, 2021).

Au Japon, la surface des hêtraies a diminué de 23 %, soit 4411 km² en 13 ans (ISHIDA, 1990). Sur l'île de Jeju (Corée du Sud), le taxon *quelpartensis* est le seul pourvoyeur de cavités dans certaines régions où les pratiques forestières devraient être adaptées en conséquence (PARK *et al.*, 2011).

La quasi-disparition de l'espèce en Finlande à la fin des années 1990 est due à une diminution des surfaces des boisements feuillus âgés de près de 80 % en 40 ans (VIRKKALA *et al.*, 1993). En Suède, une corrélation positive a été mise en évidence entre la pousse des plumes de vol et la densité de feuillus, vivants ou morts sur pied (CARLSON, 1998).

Dans la région de la Volga inférieure (Saratov), la limite méridionale de distribution a reculé de 100 à 300 km vers le nord au milieu du XX^e siècle suite à la sur-exploitation forestière (ZAVIALOV & TABACHISHIN, 2007).

Concernant *lilfordi*, très lié au hêtre, nos correspondants des Balkans soulignent la forte pression exercée par l'exploitation forestière (coupes, routes) dans la dégradation d'un habitat jusqu'alors préservé comme en Slovénie (DENAC & MIHELIC, 2015). En Navarre (Quinto Real), plusieurs territoires de *lilfordi* ont disparu ou se sont déplacés suite à des interventions forestières (CARCAMO BRAVO, 2006). Dans les Pyrénées occidentales, deux cas de disparition-déplacement ont été observés pour les mêmes raisons (GRANGÉ, inédit).

Un aspect peu connu des Pucidés est leur rôle dans la dispersion des champignons saprophytes ou parasites, via leurs spores et leur impact dans l'infestation des arbres : il a été montré que certaines espèces de pics participent à la dissémination de certains de ces champignons arboricoles, via les débris restés sur leur bec et donc, à l'infection d'arbres utilisés postérieurement pour rechercher leur nourriture (FARRIS *et al.*, 2004 ; JACKSON & JACKSON, 2004 ; URKIJOLETONA, 2020). Certains auteurs parlent même de symbiose pour qualifier cette relation Pucidés-champignons (JUSINO *et al.*, 2016).

O'DANIELS *et al.* (2018) soupçonnent que les pics sont capables de « voir » les différences de réflectance que produisent les diverses espèces de champignons saxoxyliques et ainsi de repérer les parties des arbres en voie de dépérissement.

Concernant le Pic de Lilford, un document photographique pris en Navarre espagnole montre un individu venant de capturer des insectes sur une Mucidule visqueuse *Oudemansiella mucida* colonisant un tronc de hêtre, avec des morceaux de ce champignon sur son bec, preuve du rôle de potentiel disséminateur de l'espèce (Julio PEREZ CAÑESTRO, *Pico dorsiblanco micologo, fotonatura.org*).

En conséquence, de nombreuses espèces de champignons, principalement lignivores, sont également présentes dans les cavités de reproduction des Pucidés : en Pologne, il a été répertorié 64 espèces appartenant à 16 ordres dans des cavités de l'année de 8 espèces de pics avec le phylum des *Ascomycota* et l'ordre des *Microascales* prédominants (JANKOWIAK *et al.*, 2019).

Concernant le Pic à dos blanc *D. l. leucotos*, jusqu'à 14 espèces de champignons ont été trouvées dans ses cavités de reproduction avec comme espèces dominantes *Inonotus obliquus* (Polypore oblique ou Chaga) et *Acaulium albonigrescens*. De plus, la fréquence et la diversité spécifique diminuent de l'entrée des cavités au fond de celles-ci (JANKOWIAK *et al.*, 2019).

Les auteurs vont jusqu'à parler d'un hot-spot de diversité fongique pour les cavités de Pucidés dans les forêts tempérées.

Les changements climatiques à venir et leur influence sur les Pucidés ont fait l'objet de bien peu de publications à ce jour, toutes concernant les guildes nord-américaines et leurs conclusions sont nuancées : les prédictions des modèles climatiques sont en désaccord avec les tendances à court terme pour 7 des 15 espèces nord-américaines, expliqué par la non prise en compte de toutes les composantes de la niche des Pucidés (changement de la composition des forêts et délai de réponse différent selon les essences) (WALSH *et al.*, 2019). Les auteurs proposent un modèle tri-dimensionnel « climat-pics-forêts » afin d'affiner les prévisions et les rendre plus fiables.

En Russie (République du Tatarstan), il est montré que le nombre de Pics à dos blanc en hiver est lié aux températures de l'hiver précédent, à celles de la période de reproduction et aux dates de début de couverture neigeuse, le recul de celles-ci ayant entraîné une augmentation (non significative) du nombre d'individus présents à cette saison (ASKEYEV *et al.*, 2017, 2022). Concernant le Pic de Lilford, très lié au hêtre, l'évolution future de cette essence a été modélisée en Europe du Sud et un fort déclin est prévu dans les décennies à venir pour le sud de notre continent (MARTINEZ del CASTILLO *et al.*, 2022).

Dans une partie des Etats-Unis, le peuplier faux-tremble *Populus tremuloides* a considérablement diminué durant les 3 dernières décennies suite au changement climatique et à la prolifération du Wapiti *Cervus canadensis* ayant profité d'un moindre enneigement ; cette situation a entraîné la forte diminution des 6 espèces de Pucidés présentes en Arizona et qui utilisaient cette essence comme support de nid (95 % des cavités trouvées), leur population n'étant plus que le tiers de celle observée lors du pic de l'année 1992 (MARTIN, 2014).

MESURES DE CONSERVATION PRÉCONISÉES

Les mesures préconisées, au vu des exigences d'habitat de l'espèce, tournent toutes autour de la conservation du bois mort sur place, d'un nombre conséquent de feuillus de gros diamètre, de la création de zones forestières de protection intégrale (absence de coupes forestières) ainsi que d'un « code de bonne conduite » pour une exploitation respectueuse des forêts et de leurs habitants. Ainsi, une méta-analyse concernant 30 espèces de Pucidés d'Amérique du Nord et d'Europe montre que les exploitations à but sanitaire et la récolte de bois mort (« *salvage logging* ») entraînent une diminution de 22,6 % de l'abondance moyenne et de 11,4 % du succès reproducteur par rapport aux massifs non exploités (BASILE *et al.*, 2023).

Les seuils mis en évidence pour une présence pérenne du Pic à dos blanc tels qu'exposés dans le paragraphe « habitat » ont conduit aux préconisations suivantes :

En Pologne, il est recommandé de laisser 17 chandelles de plus de 20 cm de diamètre/ha et 23 m³/ha de troncs-branches au sol de plus de 10 cm (CZESZCZEWIK & WALANKIEWICZ, 2006 ; BUJOCZEK *et al.*, 2021). En Suisse et en Scandinavie, un minimum de 10-20 m³/ha sur des surfaces de 100 ha est préconisé (ANGELSTAM *et al.*, 2003) mais dans les Carpates, ce seuil est deux fois plus élevé pour pouvoir héberger le Pic à dos blanc (KAJTOCH *et al.*, 2012 ; KAJTOCH & FIGARSKI, 2014). Concernant la Suède, un volume de 8 à 17 m³/ha sur 100 ha est préconisé pour une probabilité d'occurrence de l'espèce de 0,9 (ROBERGE *et al.*, 2008). Afin d'assurer un succès de reproduction adéquat, un couple nécessite au moins 50 ha de forêt décidue riche en bois mort (AULEN, 1988). En Finlande, les régénérations d'épicéas sont arrachées sur les territoires de l'espèce pour favoriser les feuillus avec des résultats mitigés (HAMALAINEN *et al.*, 2020). En Autriche, 30 % de vieux arbres (âgés de plus de 100 ans) doivent être présents sur de grandes superficies pour permettre la pérennité de l'espèce (FRANK, 2003). Pour la République Tchèque, il est recommandé de laisser un minimum de 23m³ de bois mort/ha et de créer des réserves forestières (HROUZEK, 2007; VYMAZAL, 2013).

En Navarre, il est préconisé de laisser la totalité du bois mort sur place pour des massifs très exploités pour y atteindre une valeur minimum de 8m³/ha de bois mort sur pied et de préserver les arbres à gros bois (diamètre supérieur à 60 cm) (CARCAMO BRAVO, 2006 ; CARCAMO *et al.*, 2020). Pour le massif d'Iraty, AURIA (2015) préconise de laisser les arbres morts sur place, épargner les très gros bois (> 75 cm), les arbres dépérissants et à cavités mais demande de ne pas privilégier le hêtre, mesure risquée (plus l'enrésinement augmente, plus les densités des Picides, et du Pic de Lilford en particulier, diminuent sous nos latitudes). En Slovénie, il est demandé de conserver les arbres morts, de réduire les coupes et de créer de nouvelles réserves forestières (DENAC & MIHELIC, 2015).

Dans le cadre d'un plan de restauration des habitats de Pic à dos blanc en Suède [(coupe d'épicéas pour ouvrir le milieu et favoriser les feuillus, création de bois mort (annélation, cerclement, ajout de troncs morts, etc.)], il a été constaté une plus grande richesse spécifique d'insectes saproxyliques dont les populations ont également augmenté en nombre (BELL *et al.*, 2015). Dans le Sud-Ouest de ce même pays, la présence-absence de l'espèce de 1986 à 2006 est expliquée par la surface de forêt bordant des zones humides et celle des feuillus avec présence d'arbres morts (STIGHÅLL *et al.*, 2011).

À Białowieża, l'augmentation de 1 % de la fréquence des feuillus entraîne une probabilité de présence de l'espèce de 6,5 % et une augmentation de la biomasse de feuillus morts de 1m³ augmente la probabilité de nidification de 17,6 % (KAJZER, 2012).

Récemment, dans ce pays, des modèles prédictifs ont été utilisés pour définir la distribution spatiale des habitats potentiels de l'espèce afin d'y définir des zones importantes à protéger de la déforestation (SKIERCZYŃSKI *et al.*, 2011).

En Hongrie, il est demandé de privilégier de façon artificielle si nécessaire, les diverses formes de bois mort afin d'offrir aux Pics de manière continue et du point de vue de la diversité, ces divers types de sources d'alimentation (ASZALOS *et al.*, 2020).

Toutes ces recommandations tournent autour de la même problématique du vieillissement des forêts dont le cycle est interrompu par les coupes à intervalles trop courts. Les études des micro-habitats portés par les arbres (cavités naturelles ou dues aux pics, champignons, fissures, décollement de l'écorce, etc.) ont mis en évidence certains faits de portée générale : « *Le nombre de micro-habitats par arbre et également celui des types de micro-habitat, croît de façon importante avec le diamètre. Ces valeurs sont au-dessus d'un diamètre de 50 cm (dans 73 % des cas pour le hêtre). La coupe de tels arbres réduit le nombre de micro-habitats de 48 % par hectare...* » (LARRIEU & CABANETTES, 2012) avec une typologie précise de ces microhabitats (LARRIEU *et al.*, 2018). De plus, il est dit qu'« *au moins 20 ha de forêt non exploitée sont nécessaires pour conserver tous les types de micro-habitats.* » (LARRIEU *et al.*, 2014). En outre, les arbres morts sur pied et ceux vivants sont complémentaires dans la fourniture de micro-habitats (LARRIEU & CABANETTES, 2012; LARRIEU *et al.*, 2012 ; voir THORN *et al.*, 2020 pour une revue).

Concernant les forêts à hêtre dominant, l'âge critique pour une diversité significative en lichens, mollusques et oiseaux est de 160 à 220 ans (BÜTLER *et al.*, 2013) ; il en est de même pour les autres essences caducifoliées européennes (WESOLOWSKI, 2012, WESOLOWSKI & MARTIN, 2018). Il est admis que 25 % des espèces animales forestières dépendent de la présence du bois mort ou dépérissant (MERGANICOVA *et al.*, 2012). Ainsi, dans les Alpes centrales, la fréquence du pic augmente avec le nombre de trous d'émergence des insectes saproxyliques présents sur les arbres qu'ils soient sains ou morts (ETTWEIN *et al.*, 2020) montrant l'importance de conserver des arbres à fort diamètre.

En Allemagne et en Suisse, des limites de quantité de bois mort ont été définies concernant divers organismes fréquentant cet habitat : 30 à 60 m³/ha pour les coléoptères courants, 100 à 150 m³/ha pour les espèces de coléoptères reliques, plus de 50-60 m³/ha pour les champignons et les mollusques (Birdlife, 2013). Pour l'ensemble des forêts européennes, une étude montre qu'il faut un minimum de 20 à 50m³/ha de bois mort afin de conserver la biodiversité existante (MÜLLER & BÜTLER, 2010).

Un argument, de nature économique, devient d'importance pour des sites encore intacts ou bien protégés, tels la forêt de Białowieża en Pologne qui fait l'objet de menaces d'exploitation de plus en plus fortes : les naturalistes et ornithologues visitant cette forêt (à la recherche des Pics à dos blanc -64,7 % des visiteurs le recherchent- et tridactyle en particulier) représentaient 14 000 personnes en 2016, ayant dépensé 2,2 millions de dollars alors que l'exploitation du bois y est déficitaire (CZESZCZEWIK *et al.*, 2019).

CHAPITRE VIII

CONCLUSIONS

« Nous pouvons être différents les uns des autres dans le peu de choses que nous connaissons, mais, face à notre ignorance infinie, nous sommes tous égaux. »

W. BARTLEY in Karl POPPER, *Science et philosophie*, Vrin, 1991.

Au terme de ce voyage dans l'intimité du Pic à dos blanc, nous voudrions souligner combien la fréquentation de l'espèce et de son milieu de vie depuis plus de trente ans nous a appris à relativiser nos connaissances, chaque rencontre pouvant nous amener à remettre en question nos certitudes et à découvrir de nouveaux comportements, jamais observés jusqu'alors.

Cet ouvrage n'est pas une fin en soi mais, au contraire, une base que nous avons voulue solide pour progresser dans nos connaissances de l'espèce et de son habitat. Des zones d'ombre existent concernant la dynamique de population (taille du domaine vital, dispersion juvénile, taux de renouvellement, etc.) que les nouvelles techniques de suivi satellitaire devraient permettre de clarifier.

Le ré-examen du « complexe *leucotos* », à la lumière des analyses génétiques en cours couvrant tous les taxons, adossées à des études acoustiques, biométriques, elles aussi en cours, et aux connaissances accumulées sur la biologie de l'espèce, tout en s'appuyant sur l'histoire des climats du Pliocène et du Pléistocène, devrait permettre d'établir un scénario précis de l'origine de ce complexe (mono ou polyphylétique). Ce souhait a été en partie exaucé par le récent travail de PONS *et al.* (2021) qui apporte un nouveau regard sur ce complexe.

Un besoin urgent de protection des habitats de plusieurs taxons à aire de répartition très limitée est évident : *takahashii*, *quelpartensis*, *fohkiensis*, *tangi* et *owstoni*. Les taxons *lilfordi* et *insularis* doivent être surveillés, le premier car constitué d'isolats non connectés entre eux (aucun échange possible), le second au vu de son aire de répartition restreinte à Taïwan.

Cependant, il nous faut élargir notre vision mono-spécifique et rappeler que la clé réside dans une protection forte des habitats naturels encore peu touchés par les actions destructrices de l'homme, en particulier dans nos sociétés ultra-urbanisées où le contact avec la nature est devenu artificiel, voire absent. Ces milieux hébergent encore une multitude d'organismes vivants ayant tressé des liens multi-séculaires entre eux et indispensables aux uns et aux autres.

Concernant les Pucidés, 42 espèces sur les 254 reconnues par *Birdlife International*, soit 16,5 % sont classées sur la Liste rouge de l'IUCN (*International Union for Conservation of Nature*) et la quasi-totalité est menacée par la déforestation (DEL HOYO *et al.*, 2014 ; LAMMERTINK, 2014 ; GORMAN, 2017 ; VEGARA TABAREZ *et al.*, 2018). Plus grave, il n'existe quasiment aucun renseignement sur la biologie de reproduction pour 31,5 % des espèces prises en compte par WINKLER & CHRISTIES (2002), chiffre atteignant 64,5 % pour les Picumnes, la région Néarctique étant la plus touchée avec 68 % des espèces à reproduction peu connue voire ignorée.

Nous voudrions terminer en soulignant combien nous ont empli d'exaltation ces décennies passées à parcourir nos forêts pyrénéennes à la recherche de l'Ours, du Chat forestier, du Grand Tétrás, des Pics et des autres habitants discrets de ce milieu si envoûtant.

BIBLIOGRAPHIE

- ADAMIAN (M.S.) & KLEM (D.) 1997. *A Field Guide to Birds of Armenia*. American University of Armenia.
- ALATALO (R.), 1978. Resource partitioning in Finnish Woodpeckers. *Ornis Fennica*, 55: 49-59.
- AMO (L.), JANSEN (J.J.), VAN DAM (N.M.), DICKE (M.) & VISSER (M.E.) 2013. Birds exploit herbivore-induced plant volatiles to locate herbivorous prey. *Ecology Letters*, 16: 1348-1355.
- ANDGREN (R.) 2012. *Comparison of the behavior of the White-backed Woodpecker during the non-breeding and breeding season*. Thèse, Göteborg (en Suédois avec résumé anglais).
- 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.
- ANGESTALM (P.), BÜTLER (R.), LAZDINIS M., MIKUZINSKI G. & ROBERGE (J.M.) 2003. Habitat thresholds for focal species at multiple scales and forest biodiversity conservation : dead wood as an example. *Ann. Zool. Fennici*, 40: 473-482.
- ANONYME., 1873. *Picus leuconotus* in Great Britain. *The Academy*, 58, Vol. III : 390.
- ANONYME.– *List of plathelminths and acanthocephalans*. www.paru.cas.cz.
- ANONYME 2017. Aegärdsprogram för vitryggig hackspett 2017-2021 (*Dendrocopos leucotos*). Rapport 6770. Naturvårdsverket, Stockholm.
- AR (A.), BARNEA (A.), YOM-TOV (Y.) & MERSTEN-KATZ (C.), 2004 Woodpecker cavity aeration: a predictive model. *Respiratory Physiology and Neurobiology*, 144: 237-249.
- ARAGÜES (A.), 1969. Mas sobre *Dendrocopos leucotos* en los Pirineos. *Ardeola*, 13: 258.
- ASKEYEV (A.), ASKEYEV (O.) & ASKEYEV (I.) 2017. Long-term woodpecker winter population dynamics in the Tatarstan Republic. *Vögelwelt*, 137: 130-133.
- ASKEYEV (A.), ASKEYEV (O.) & ASKEYEV (I.) & Sparks (T. H.) 2022. Woodpecker populations in winter in the interior of the European continent are highly dependent on climate change and its consequences. *Journal of Ornithology*, 163 : 481-493.
- ASZALOS (R.), SZIGETI (V.), HARMOS (K.), CZERNAK (Z.), FRANK (T.) et ONODI (G.) 2020. Foraging activity of woodpeckers on various forms of artificial created deadwood. *Acta Ornithologica*, 55, 1 : 63-76.
- AUDUBON (J.J.) 1831. *Ornithological biography, or an account of the habits of the birds of the United States of America*. Edimbourg.
- AULEN (G.), 1979. En hybrid mellan större-och vitryggig hackspett i Uppsala. *Fågar i Uppsala*, 6 : 27-32.
- AULEN (G.), 1986. The distribution and status of the White-backed Woodpecker in Sweden. *Vår Fågelvärld*, 45 : 201-226 (en Suédois avec résumé anglais).
- AULEN (G.), 1988. *Ecology and distribution of the White-backed Woodpecker Dendrocopos leucotos in Sweden*. Swedish University of Agricultural Science. Uppsala.
- AULEN (G.) & CARLSON (A.) 1990. Demography of a declining White-backed Woodpecker population pp. 63-66. In: CARLSON (A.) & AULEN (G.) *Conservation and management of woodpecker populations*. Swedish University of Agricultural Science, Uppsala.
- AULEN (G.) & LUNDBERG (A.) 1991. Sexual dimorphism and patterns of territory use by the Whitebacked Woodpecker *Dendrocopos leucotos*. *Ornis Scandinavica*, 22: 60-64.
- AURIA (J.-C.) 2017. *Présence du Pic à dos blanc dans la forêt syndicale de Soule (canton d'Iraty)*. ONF, Rapport d'étude inédit.
- AURIA (J.-C.) 2019. *Recherche du Pic à dos blanc en forêt communale d'Urdos en 2019*, 19 p. ONF, Rapport d'étude inédit.
- AUSTIN (O.L.) 1948. The birds of Korea. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 101: 1-273.
- AVISE (J.-C.) & WALKER (D.) 1998. Pleistocene phylogeographic effects on avian populations and the speciation process. *Proc. R. Soc. Lond. B* 265: 457-463.
- BACKHOUSE (F.) 2007. *Woodpeckers of North America*. Firefly, New York.
- BAI (M.L.) 2007. *Tree cavity abundance and nest site selection of cavity nesting birds in a natural boreal forest of West Khentey, Mongolia*. Thèse, Göttingen.
- BAKKEN (V.), RUNDE (O.) & TJORVE (E.) 2007.– *Norwegian Bird Ringing Atlas vol. II*. Stavanger Museum, Stavanger.
- BANKOVICS (A.) 1977. The white-backed Woodpecker (*Dendrocopos leucotos*) in the Bakony Mts. *Veszprém Múz. Közi*, 12: 533-538 (en Hongrois).
- BARNES (G.L.) 2003. Origins of the Japanese Islands : The New "Big Picture". *Japan Review*, 15: 3-50.
- BATELLIER (F.), GOVOROUN (M.) & BRILLARD (P.-J.) 2004.–Sex-ratio chez les oiseaux sauvages et domestiques. *INRA Prod. Anim.*, 17 (5) : 365-372.
- BASILE (M.), KRISTIN (A.), MIKUZINSKI (G.), THORN (S.), ZMIHORSKI (M.), PASINELLI (G.) & BROKERHOFF (E.G.) 2023. Salvage logging strongly affects Woodpecker abundance and reproduction : a meta-analysis. *Current Forestry Reports*, 9 : 1-14.
- BECHSTEIN (J.M.) 1802. *Ornithologisches Taschenbuch von und für Deutschland*. Leipzig.
- BELIS (W.) & OLIOSSO (G.) 2011. Aperçu diachronique de l'avifaune provençale. *Faune PACA*, 9 ; 237 pages.

- BELL (D.), HJÄLTEN (J.), NILSSON (C.), JORGENSEN (D.) & JOHANSSON (D.) 2017. Forest restoration to attract a putative umbrella species, the White-backed Woodpecker, benefited saproxylic beetles. *Ecosphère*, 6 (12), article 278: 1-14.
- BENZ (B.W.), ROBBINS (M.B.) & TOWNSEND PETERSON (A.) 2007. Evolutionary history of woodpeckers and allies (Aves, Picidae) : placing key taxa in the phylogenetic tree. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 40: 389-399.
- BEOLENS (B.) & WATKINS (M.), 2003. *Whose Bird? Men and women commemorated in the common names of birds*. Christopher Helm, Londres.
- BEREZOVIKOV (N.N.) 2013. Summer record of the white-backed woodpecker *Dendrocopos leucotos* in the Irtysh valley near Pavlodar. *The Russian Journal of Ornithology*, 22: 1235-1237.
- BERGER (B.), FÖGER (M.), BÜCHELE (S.) & DALLINGER (R.) 1994. Der embryonale Sauerstoffverbrauch des Buntspechts (*Dendrocopos major*) : Einfluss von Entwicklungsmodus und Bebrütungszeit. *Journal für Ornithologie*, 135: 101-105.
- BERNIS (F.) & IRIBARREN (J.-J.) 1968. Observacion de Pico dorsiblanco *Dendrocopos leucotos* en el Pirineo navarro. *Ardeola*, 12: 239-240.
- BERNONI (M.) 1994b. The White-backed woodpecker in the Abruzzo National Park (Central Italy). *XXI International Ornithological Congress*. Hofburg, Vienna (ornithological notebook).
- BERNONI (M.) 1994a. *Il Picchio dorsobianco (Picoides leucotos lilfordi) nel Parco Nazionale d'Abruzzo*. Rome, 69 p. + annexes.
- BERTOCCHI (N.A.), DUARTE de OLIVERA (T.), del VALLE GARNERO (A.), BUOGO COAN (R.L.), GUNSKI (R.J.), MARTINS (C.) & PIMENTEL TORRES (F.) 2018. Distribution of CR1-like transposable element in woodpeckers (Aves Piciformes): Z sex chromosomes can act as a refuge for transposable elements. *Chromosome Res.*, 26 : 333-343.
- BESAUCÈLE (P.) 1990. Carnets ornithologiques. Pics épeiche et épeichette. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, T. 33 : 2341-245.
- BEVANGER (K.) 1997. Woodpeckers, a nuisance to energy companies. *Cinclus*, 20: 80-92.
- BIEWENER (A.A.) 2022. Physiology : Woodpecker skulls are not shock absorbers. *Current Biology*, 32 (14) : 767-769.
- BIRDLIFE 2013. Bois mort plein de vie. <http://www.birdlife.ch/node/1511>
- BIRDLIFE INTERNATIONAL, 2017. *European red List of birds*.
- BIRKHEAD (T.R.) & MØLLER (A.P.) 1992. *Sperm competition in birds. Evolutionary causes and consequences*. Academic Press.
- BIRKHEAD (T.) 2017. *The most perfect thing: inside (and outside) a bird's egg*. Bloomsbury.
- BIRKS (H.J.B.) & WILLIS (K.J.) 2008. Alpines, trees, and refugia in Europe. *Plant Ecology and Diversity*, 1: 147-160.
- BLACKBURN (T.M.), GASTON (K.J.) & LAWTON (J.H.) 1998. Patterns in the geographic ranges of the world's woodpeckers. *Ibis*, 140: 626-638.
- BLAGOSKLONOV (K.N.) 1968. Nesting trees of woodpeckers in different types of forest. *Ornitologiya*, 9: 95-102 (en Russe).
- BLAKISTON Captain, 1862. On the Ornithology of Northern Japan. *Ibis*, 16: 309-333.
- BLAKISTON (T.) & PRYER (H.) 1878. A Catalogue of the Birds of Japan. *Ibis*, 7, 4^e série: 209-250.
- BLANDIN (T.) & LITHANDER (L.) 2017. The white-backed woodpecker - a fauna-historical overview. *Göteborg Naturhistoriska Museum Arstryck* : 67-76 (en Suédois).
- BLOMQUIST (L.) & LARSSON (C.) 2017. Pecking order : Captive breeding and release supports the recovery of the White-backed Woodpecker's wild population. *Zooquaria*, 89: 20-21.
- BLONDEL (J.) 1987. *Biogéographie évolutive*. Masson, Paris.
- BLONDEL (J.) 1997. *Biogéographie, Approche écologique et évolutive*. Masson.
- BLONDEL (J.) 2000. Origine, histoire et dynamique de l'avifaune de France. In: DUBOIS (P.J.), (P.) LE MARÉCHAL, OLIOSSO (G.) & YÉSOU (P.) *Inventaire des Oiseaux de France*. Nathan, Paris.
- BLONDEL (J.) 2007. Bois morts et à cavités : leur rôle pour l'avifaune cavicole, pp 137-142. In: VALLAURI (D.) et al. (eds) *Bois morts et à cavités : une clé pour des forêts vivantes*. Tec et Doc Lavoisier, Paris,
- BLONDEL (J.) 2018. Origins and dynamics of forest birds of the Northern Hemisphere pp. 11-50. In MIKUSINSKI (G.), ROBERGE (J.-M.) & FULLER (R.J.) (ed.) : *Ecology and conservation of forest birds*. Cambridge.
- BLONDEL (J.) 2019. Histoire et mise en place des avifaunes forestières de l'hémisphère nord. *Alauda*, 87 (3) : 177-188.
- BLONDEL (J.) & MOURER-CHAUVIRÉ (C.) 1998. Evolution and history of the Western Palearctic avifauna. *Trends in Ecol. & Evol.*, 12: 488-492.
- BLUME (D.) 1968. *Die Buntspechte*. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.
- BLUME (D.) & TIEFENBACH (J.) 1997. *Die Buntspechte*. Die Neue Brehm-Bücherei 317. Westarp Wissenschaften.
- BLUNT (W.) 1987. *Linné, le prince des botanistes*. Belin.
- BOANO (G.) & MINGOZZI (T.) 1987. Gli Uccelli di comparsa accidentale nella regione piemontese. *Riv. Piem. Sc. Nat.*, 6: 3-67.
- BOANO (G.), MARZANGONI (C.) & BORGO (E.) 2017. Il picchio dorsobianco *Dendrocopos leucotos* negli Appennini settentrionali: una popolazione estinta? In FASANO S.G.) & RUBOLINI (D.) *Riassunti del XIX Convegno Italiano di Ornitologia*, p. 70. Turin.

- BOANO (G.), BACCETTI (N.), BARBAGLI (F.), BORGO (E.), CHIOZZI (G.), FOSCOLO FOSCHI (U.) & MARZANGONI (C.) 2019. Italian specimens of White-Backed Woodpecker in Italian Museums. *Alauda*, Hors-série, 87 (3) : 33-43.
- BOCCA (M.), CARISIO (L.) & ROLANDO (A.) 2007. Habitat use, home ranges and census techniques in the Black Woodpecker *Dryocopus martius* in the Alps. *Ardea*, 95 (1) : 17-29.
- BOCHENSKI (Z.) 1987. The development of Western Palearctic avifaunas from fossil evidence. *Acta XVIII Congr. Int. Orn.* Vol. I : 338-347.
- BOCK (W.J.) 2004. Species : the concept, category and taxon. *J. of Zool. Syst. & Evol. Res.* 42: 178-190.
- BOCK (W.J.) 2017. Evolutionary morphology of woodpeckers (*Picidae*). *Denisia*, 36, *neue serie*, 164: 37-54.
- BOCK (W.J.) & DEWITT MILLER (W.) 1959. The scansorial foot of the Woodpeckers with comments on the evolution of perching and climbing feet on birds. *American Museum Novitates*, 1931: 1-45.
- BODRATI (A.), COCKLE (K.L.), DI SALLO (F.G.), FERREYRA (C.), SALVADOR (S.A.) & LAMMERTINK (M.) 2017. Nesting and social roosting of the ochre-collared Piculet (*Picumnus temminckii*) and white-barred Piculet (*Picumnus cirratus*), and implications for the evolution of woodpecker (*Picidae*) breeding biology. *Ornitologia Neotropical*, 26-3: 223-244.
- BÖHMER (C.), FURET (M.), FASQUELLE (B.), WENGER (B.), CHABLAT (D.), CHEVALLEREAU (C.) & ABOURACHID (A.), 2019. *Combining precision and power to maximize performance: a case study of the woodpecker's neck.* 44^e congrès de la Société de Biomécanique, Octobre 2019, Poitiers, France.
- BONAPARTE (C.L.) 1832-1841. *Iconografia della fauna italica per le quattro classi degli animali vertebrati, Uccelli*, parte 1, Rome.
- BONIER (F.), MARTIN (P.R.) & WINGFIELD (J.C.) 2007. Maternal corticosteroids influence primary offspring sex-ratio in a free-ranging passerine bird. *Behavioral Ecology*, 18 (6) : 1046-1050.
- BONNATERRE (P.J.) 1823. *Tableau encyclopédique et méthodique des trois règnes de la nature...* Vol. 3, .Ornithologie.
- BORELLI (A.G.) 1680. *De motu animalium*, Première partie. Rome.
- BORISSENKO (A.V.), DUNAYEV (E.A.), KALYAKIN (M.V.), KOBLIK (E.A.), KRUSKOP (S.V.), ORLOVA (V.F.), PAVLINOV (L.Y.), RED'KIN (Y.A.), SAZONOV (Y.L.), SPASSKAYA (N.N.), TOMKOVICH (P.S.), VASILEVA (E.D.) & VERIGINA (L.A.), 2001. *Types of vertebrates in the Zoological Museum of Moscow University* (en Russe).
- BOUSQUET (J.-F.) & JOACHIM (J.) 1987. Notes d'ornithologie régionale. *Le Pistrac*, 10: 39-63.
- BOYLE (W.A.), GANONG (C.N.), CLARK (D.B.) & HAST (M.A.) 2008. Density, distribution and attributes of tree cavities in an old-growth tropical rain-forest. *Biotropica*, 40 (2) : 241-245.
- BRAZAITIS (G.) & PĖTELIS (K.) 2010. The woodpecker guild composition in the forests of central Lithuania. *Acta Biol. Univ. Daugavp.* 10 (2) : 183-188.
- BREE (C.R.), 1877. *A history of the birds of Europe, not observed in the British Isles*, Vol. IV. Londres.
- BREWSTER (W.) 1876. The Yellow-bellied Woodpecker (*Sphyrapicus varius*). *Bull. of the Nuttall Ornithological Club*, 1 (3) : 63-70.
- BRICHETTI (P.) & FRACASSO (G.) 2007. *Ornitologia italiana– Apodidae-Prunellidae*. Alberto Perdisa Editore, Bologne.
- BRINGELAND (R.) & FJAERE (T.) 1981. Caractéristiques de la biologie de reproduction du Pic à dos blanc *Dendrocopos leucotos* en Norvège. *Cinclus*, 4 : 40-47 (en Norvégien).
- BROSSE (J.) & JACQUEMARD-BROSSE (S.) 1958. Note sur l'avifaune de la forêt d'Iraty (Basses-Pyrénées). *L'Oiseau et R.F.O.*, 28: 324-331.
- BROSSE (J.) & JACQUEMARD-BROSSE (S.) 1964. Le Pic à dos blanc *Dendrocopos leucotos* dans les Basses-Pyrénées. *L'Oiseau et R.F.O.*, 34: 267-268
- BROWNING (R.) 2003. The generic distinction of pied woodpeckers. *Western Birds*, 34: 97-107.
- BRUS (R.) 2010. Growing evidence for the existence for glacial refugia of european Beech (*Fagus sylvatica* L.) in the south-eastern Alps and north-western Dinaric Alps. *Periodicum Biologorum*, 112 (3) : 239-246.
- BUDKA (M.), DEONIZIAK (K.), TUMIEL (T.) & WOZNA (J.T.), 2018. Vocal individuality in drumming in Great spotted Woodpecker- A biological perspective and implications for conservation. *PLOS ONE*, 13 (2) e 0191716.
- BUJOCZEK (L.), BUJOCZEK (M.) & ZIEBA (S.) 2021. Distribution of dead wood and other forest structural indicators relevant for bird conservation in Natura 2000 special protection areas in Poland. *Scientific Reports*, 11 : 14937.
- BÜLHER (U.) 2001. Brutvorkommen des Weissrückenspechts *Dendrocopos leucotos* in Nordbünden. *Der Ornithologische Beobachter*, 98: 1-11.
- BÜLHER (U.) 2008. Beobachtungen zur Brutbiologie des Weissrückenspechts *Dendrocopos leucotos* in Nordbünden. *Der Ornithologische Beobachter*, 105-3: 217-230.
- BÜLHER (U.) 2009. Dead wood- A vital necessity for the white-backed woodpecker in the Grisons. *Schweiz Z Forstwes*, 160-7: 210-217.
- BÜLHER (U.) 2021. Vorkommen des Weissrückenspechts *Dendrocopos leucotos* und Waldnutzung in Nordbünden. *Ornithologischer Beobachter*, 118: 58-75.
- BUNNELL (F.L.) 2013. Sustaining cavity-using species : Patterns of cavity use and implications to forest management. *IRSN Forestry* : 1-33.
- BÜTLER (R.), LACHAT (T.), LARRIEU (L.) & PAILLET (L.) 2013. Habitat trees : key elements for forest biodiversity pp. 84-91. In : KRAUS (D.) & KRUMM (F.) (ed.). *Integrative approaches as an opportunity for the conservation of forest biodiversity*. European Forest Institute.

- BUTEV (V.T.), ZUBKOV (N.I.), IVANCHEV (V.P.) 2007. *Oiseaux de la Russie et des régions adjacentes: Owls, Caprimulgiformes, Apodiformes, Coraciiformes, Woodpeckers*. Association revues scientifiques KMK, Moscou (en Russe).
- BUTURLIN (S.A.) 1907. On the birds collected in Transcaucasia by M. A. M. Kobylin. *Ibis*, 48 (3) : 407-427.
- BUTURLIN (S.A.) 1907. Notes on White-backed Woodpeckers and Rock-Nutatches. *Mitteilungen des Kaukasischen Museums*, T. 3 (1) : 60-73.
- BUTURLIN (S.A.), 1908. Notes on Woodpeckers (Fam. Picidae) in the Zoological Museum of the Imperial Academy of Sciences in St. Petersburg. *Annals of the Museum of Zoology of the Academy of Science*, 8: 229-254.
- BUTURLIN (S.A.) 1929. *Systematic Notes on Birds of Northern Caucasus*.
- CABARD (P.) & CHAUVET (B.) 2003. *L'étymologie des noms d'oiseaux*. Belin, 589 p.
- CAIZERGUES (A.), ELLISON (L.), BERNARD-LAURENT (A.), MAGNANI (Y.) & NOVOA (C.) 2007. L'organisation spatiale des populations : l'exemple du Tétrasyre et du Lagopède alpin. *Faune sauvage* 265: 22-32.
- CAMPION (D.) 2019. El Pico dorsiblanco, la joya del reino. *Conocer Navarra*, 55: 73-82.
- CAMPION (D.) & SENOSIAIN (A.) 2003. Pico dorsiblanco *Dendrocopos leucotos*. In: MARTI (R.) & DEL MORAL (J.-C.) (Ed.) : *Atlas de las Aves reproductoras de España*, pp. 360-361. SEO, Madrid.
- CAMPION (D.), SCHWENDTNER (O.) & ELOSEGUI (M.M.), 2010. *Censo de Picidos en el Parque Natural de Bertiz 2010*. Gobierno de Navarra, inédit.
- CAMPION (D.), ELOSEGUI (M.M.), CABODEVILLA (X.) & VILLANUA (D.) 2020a. A method for capturing and GPS tracking breeding White-backed Woodpeckers *Dendrocopos leucotos*. *Bird Study*, 67 (2) : 239-244.
- CAMPION (D.), VILLANUA (D.) & ELOSEGUI (M.M.) 2020. First experience with the use of GPS-tags in the Lilford woodpecker (*Dendrocopos leucotos lilfordi*) (Abstract). *8th International Woodpecker Conference*. Białowieża.
- CAMPION (D.), PARDO (I.), ELOSEGUI (M.) & VILLANUA (D.) 2020b. GPS telemetry and home range of the White backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos*: results of the first experience. *Acta Ornithol.*, 55: 77-87.
- CAMPION (D.), CARCAMO BRAVO (S.), ELOSEGUI (M.), SCHWENDTNER (O.), SENOSIAIN (A.), GOROSPE (G.) & VILLANUA (D.) 2022. Pici Dorsiblanco *Dendrocopos leucotos lilfordi* In : MOLINA (B.), NEBREA (A.), MUÑOZ (A.R.), SEOANE (J.), REAL (R.), BUSTAMANTE (J.) & del MORAL (J.C.). *III Atlas de las aves en época de reproducción en España*. SEO/Birdlife, Madrid.
- CAMPRODON (J.) & (E.) PLANA (ed.) 2007. Estatus, selección del hábitat y conservación de los picidos ibéricos pp. 390-434. In: *Conservación de la biodiversidad, fauna vertebrada y gestión forestal*. Centre Forestal Tecnològic 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 N.-E. Iberian Peninsula. *Acta Ornithologica*, 43-1: 17-31.
- CAO (K.F.), 1997. *Fagus dominance in Chinese montane forests*. Thèse, Wageningen.
- CAPANNA (E.), CIVITELLI (M.V.) & MARTINICO (E.) 1987. I cromosomi degli uccelli. Citotassonomia ed evoluzione cariotipica. *Avocetta*, 11: 101-143.
- CARCAMO BRAVO (S.) 2007. Evolución de las poblaciones de Pito negro (*Dryocopus martius*) y Pico dorsiblanco (*Dendrocopos leucotos lilfordi*) en los montes de Quinto Real y su relación con la gestión forestal. *Pireneos*, 161: 133-150.
- CARCAMO BRAVO (S.) 2017. Distribution du Pic de Lilford *Dendrocopos leucotos lilfordi* à l'ouest des Pyrénées espagnoles. *Le Casseur d'Os*, 16: 96-104.
- CARCAMO BRAVO (S.) & SENOSIAIN (A.) 2014. Nest tree selection by White-backed Woodpecker and black Woodpecker in the Western Pyrenees (Navarra, Spain) In: *Woodpeckers in a changing world: 7th International Conference on conservation and ecology of Woodpeckers*. Vittoria, Espagne.
- CARCAMO BRAVO (S.), ELOSEGUI (M.M.), SENOSIAIN (A.) & ARIZAGA (J.) 2019. Nidotípica y parámetros reproductivos en el Pico dorsiblanco *Dendrocopos leucotos* Sharpe & Dresser, 1871 en Navarra. *Munibe*.
- CARCAMO (S.), GOROSPE (G.), CAMPION (D.), SENOSIAIN (A.) & SCHWENDTNER (O.) 2020. El Pico dorsiblanco: una reliquia pirenaica de la era glacial. *Quercus*, 407: 12-19.
- CARDENAS-POSADA (G.) & FUXJAGER (M.) 2022. Correlated evolution between color conspicuousness and drum speed in woodpeckers. *R. Soc. Open Sci.*, 9 : 221096.
- CARLSON (A.) & AULEN (G.) 1992. Territorial dynamics in an isolated White-backed Woodpecker (*Dendrocopos leucotos*) population. *Conservation Biology*, vol. 6 N° 3 : 450-454.
- CARLSON (A.) 1998. Territory quality and feather growth in the White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos*. *Journal of Avian Biology*, 29: 205-207.
- CARLSON (A.) 2000. The effect of habitat loss on a deciduous forest specialist species : the White-backed Woodpecker (*Dendrocopos leucotos*). *Forest Ecology and Management*, 131: 215-221.
- 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.
- CARLYON-BRITTON (R.) 1925. Lesser-spotted Woodpecker and Wryneck nesting in the same tree. *British Birds*, 18 : 317.
- CASTIGLIA (G.), DI CARLO (E.A.) & TABARRINI (G.) 1977. Il Picchio nero (*Dryocopus martius*) e il Picchio di Lilford (*Dendrocopos leucotos lilfordi*) nell' Appennino centrale. *Riv. Ital. Orn.*, 46: 169.

- CERNY (V.) & SCHUMILO (R.P.) 1973. The feather mite genus *Pteronyssus* (Analgoidea, Avenzoariidae) on European woodpeckers. *Folia Parasitologica*, 20: 89-95.
- CHAMBERLAIN (D.), LEHIKONEN (A.) & MARTIN (K.) 2023. *Ecology and conservation of mountain birds*. Cambridge University Press.
- CHAPIN (J.-P.) 1921. The abbreviated inner primaries of nestling woodpeckers. *The Auk*, 38: 531-552.
- CHAPPUIS (C.) 1977. Origine et évolution des vocalisations de certains oiseaux de Corse et des Baléares. *Alauda*, 44 (4) : 475-495.
- CHENG TSOHSIN, 1957. A new form of White-backed Woodpecker (*Dendrocopos leucotos tangi* susp. nov.) from Szechwan (China). *Acta Zool. Sinica*, 8 (2) : 133-142.
- CHEN YUN-JU, 1997. Foraging ecology of the White backed Woodpecker *Picoides leucotos* [= *Dendrocopos leucotos*], in the Quercus zone of Da-Hsuen-shan mountain area, Taiwan. Department of Forestry, National Taiwan University, Taipei.
- CHIBA (S.) 1969. Stomach analysis of Japanese Woodpeckers. *J. Yamashina Inst. Ornith.*, 5: 487-509 (en japonais).
- CHIKARA (O.) 2019. *Birds of Japan*. Lynx and Birdlife International Field Guides Collection, Barcelone.
- CHODKIEWICZ (T.), KUCZYŃSKI (L.), SIKORA (A.), CHYLARECKI (P.), NEUBAUER (G.), ŁAWICKI (L.) & STAWARCZYK (T.), 2017. Population estimates of breeding birds in Poland in 2008–2012. – *Ornis Polonica*, 56: 149-189 (en polonais avec résumé anglais).
- CHOI (C.Y.), PARK (J.G.), LEE (C.W.) & NAM (H.Y.), 2017. Additions to the 'Catalogue of Korean Bird Specimens in Li Wong Museum' published in 1918: A new discovery of the personal copy of Shimokoriyama Seiichi. *Kor. J. Orni.* Vol. 22, 2 : 9-20.
- CHOQUART (F.) 1896. Catalogue de la collection des oiseaux du Musée d'Amiens. *Bull. De la Soc. Linéenne du Nord de la France*, T XIII, N° 291 : 133-141.
- CHRISTENSEN (J.H.) 1999. The story of Denmark's half White-backed Woodpecker. *Dansk Orn. Foren. Tidsskr.*, 4 : 8-9.
- ČIKOVIĆ (D.), BARIŠIĆ (S.), TUTIŠ (V.) & KRALJ (J.) 2008. Woodpeckers in the Croatian Karst Mountains. *Bird Census News*, 21-1: 2-15.
- CLARK (A.H.) 1907. Eighteen new species and one new genus of birds from Eastern Asia and the Aleutian Islands. *Proceedings United States National Museum*, 32: 467-475.
- CLARK (A.H.) 1910. Report on a collection of birds made by Pierre Louis Jouy in Korea. *Proceedings U.S. National Museum*, 38: 147-176.
- CLARK (A.) Jr. 1961. Occurrence and timing of eggteeth in birds. *The Wilson Bulletin*, 3: 268-278.
- COCKLE (K.), MARTIN (K.) & WESOŁOWSKI (T.) 2011. Woodpeckers, decay and the future of cavity-nesting vertebrate communities worldwide. *Front Ecol. Environ.*, 9 (7) : 377-382.
- COSTANTINI (C.), MELLETTI (M.) & PAPI (R.) 1993. Osservazioni preliminari sulla biologia riproduttiva del Picchio dorsobianco *Picoïdes leucotos lilfordi* in Italia Centrale. *Avocetta*, 17: 81-83.
- COUTURIER (M.) 1954. L'Ours brun *Ursus arctos* L. Grenoble.
- COUTURIER (M.) 1980. Les Coqs de bruyère *Tetrao urogallus urogallus* L., *Lyrurus tetrix tetrix* (L.). Boulogne.
- CRACRAFT (J.) & MORONY (J.J.) 1969. A new Pliocene woodpecker, with comments on the fossil Picidae. *American Museum Novitates* N° 2400: 1-8.
- CRAMP (S.) (ed.) 1987. *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa*, vol. 4. Oxford Univ. Press Oxford, England.
- CUI (S.), CHEN (D.), WANG (J.), SUN (J.), CHU (H.), LI (C.) & JIANG (Z.) 2020. Camera-trapping survey on mammals and birds in the Kanas River Valley of Altai Mountains, Xinjiang, China [J]. *Biodiv Sci*, 28 (4) : 435-441.
- CUISIN (M.) 1967. L'activité du Pic noir en forêt. *Revue Forestière Française*, 1: 1-12.
- CUISIN (M.) 1981. Note sur le nid et les jeunes du Pic noir (*Dryocopus martius* (L.)). *L'Oiseau et R.F.O.*, 51-4: 287-295.
- CUISIN (M.) 1988. Le Pic noir (*Dryocopus martius* (L.)) dans les biocénoses forestières. *L'Oiseau et la R.F.O.*, 58: 173-274.
- CZAJLIK (P.) & HARMOS (K.) 2000. Notes on the behaviour and ecology of White-backed Woodpeckers (*Dendrocopos leucotos*) in two forest reserves in the Matra Hills (Hungary). *Aquila*, 105: 97-114.
- CZESZCZEK (D.) & WALANKIEWICZ (W.) 2007. Logging affects the White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos* distribution in the Białowieża forest. *Ann. Zool. Fennici*, 43: 221-227.
- CZESZCZEK (D.) 2009a. Marginal differences between random plots and plots used by foraging White-backed Woodpecker demonstrate supreme primeval quality of the Białowieża National Park (Poland). *Ornis Fennica*, 86: 30-37.
- CZESZCZEK (D.) 2009b. Foraging behaviour of White-backed Woodpeckers *Dendrocopos leucotos* in a primeval forest (Białowieża National Park, N.-E. Poland) : dependence on habitat resources and season. *Acta Ornithologica*, 44 (2) : 109-118.
- CZESZCZEK (D.) 2010. Wide intersexual niche overlap of the specialized White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos* under the rich primeval stands in the Białowieża Forest, Poland. *Ornis Polonica*, 51: 141-151.
- CZESZCZEK (D.), GINTER (A.), MIKUSIŃSKI (G.), PAWŁOWSKA (A.), KALUZA (H.), SMITHERS (R.J.) & WALANKIEWICZ (W.) 2019. Birwatching, logging and the local economy in the Białowieża forest, Poland. *Biodiversity and Conservation*, 28: 2967-2975.
- DALGLEISH (R.C.) 1971. The *Brueelia* (Mallophaga: Ischnocera) of the Picidae (Aves-Piciformes). *New York Entomological Society*, 79-3: 139-146.
- DALGLEISH (R.C.) 1972. The *Penenirmus* (Mallophaga-Ischnocera) of the Picidae (Aves-Piciformes). *New York Entomological Society*, 80: 83-104.

- DANIS (V.) 1937. Capture d'un spécimen mâle de *Dryobates leucotos* (Bechst.) dans les Basses-Pyrénées. *ORFO*, 7: 110-111.
- DARRACQ (U.) 1836. Catalogue des oiseaux du département des Landes et des Pyrénées Occidentales. *Actes Soc. Linn. Bordeaux*, 44: 3-51.
- DAVID (A.) Abbé & OUSTALET (M.C.) 1877. *Les oiseaux de la Chine*. Masson, Paris.
- DEBOWSKI (P.), DUKALA (J.), WACHECKI, WŁODZIMIERZ (M.), SZCZEPANIAK (W.), SYOJEK (G.), STASKOWIAK (A.) & MASLIKOWSKI (L.) 2021. Woodpecker Picidae numbers in the Suchedniowskie forest. *Ornis Polonica*, 62 : 101-112.
- DEGLAND (C.D.) 1840. *Catalogue des oiseaux observés en Europe, principalement en France et surtout dans le Nord du Royaume*.
- DEGLAND (C.D.) 1849. *Ornithologie européenne ou Catalogue analytique et raisonné des oiseaux observés en Europe*. T1
- DEGLAND (C.D.) & GERBE (Z.) 1867. *Ornithologie européenne ou catalogue descriptif, analytique et raisonné des oiseaux observés en Europe*. Deuxième édition, Baillière et fils, Paris.
- DEIGNAN (H.G.) 1961. Type specimens of birds in the United States National Museum. *Smithsonian Institution, National Museum, Bulletin* 221: 1-718.
- DE LAFONTAINE (G.), DUCOUSSO (A.), LEFÈVRE (S.), MAGNANOU (E.) & PETIT (R.J.) 2013. Strong spatial genetic structure in recolonized areas than in refugia in the European beech. *Molecular Ecology*, 22: 4397-4412.
- DELAMAIN (J.) & DELAMAIN (M.) 1937. Le tambourinage des Pics. *Alauda*, 9 : 46-63.
- DEL HOYO (J.), COLLAR (N.J.), CHRISTIE (D.A.), ELLIOTT (A.) & FISHPOOL (L.D.C.) 2014. *HBW and BirdLife International Illustrated Checklist of the Birds of the World. Volume 1 (Non-passerines)*. Lynx Edicions, Barcelona. 904 p.
- DEL HOYO (J.), COLLAR (N.J.) 2017. *HBW and BirdLife International Illustrated Checklist of the Birds of the World. Volume 2 (Passerines)*. Lynx Edicions, Barcelona. 1013 p.
- DEMENTIEV (G.P.) 1934. Sur la distribution géographique de *Dryobates leucotos* Bechst. au Caucase. *Alauda*, 6: 313-315.
- DEMENTIEV (G.P.) & GLADKOV (N.A.) 1960. *Systema Avium Rossicarum*, Vol. II. L'Oiseau et la revue Française d'Ornithologie, Numéro spécial, 247 pages.
- DENAC (K.) & MIHELIĆ (T.) 2017. The status and conservation of the White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos* in Slovenia. *Acrocephalus* 36 (164/165) : 5-20.
- DENAC (K.) & MIHELIĆ (T.) 2019. Belohrbti detel *Dendrocopos leucotos*. pp. 262-263. In: MIHELIĆ (T.), KMECL (P.), DENAC (K.), KOCE (U.), VREZEC (A.), DENAC (D.) (ed.) : *Atlas ptic Slovenije. Popis gnezdičk 2002-2017*. DOPPS, Ljubljana.
- DE OLIVEIRA (T.D.), KRESTCHMER (R.), BERTOCCHI (N.A.), DEGRANDI (T.M.), DE OLIVEIRA (E.H.C.), CIOFFI (M.D.B.), GARNERO (ADV.) & GUNSKI (R.J.) 2017. Genomic Organization of Repetitive DNA in Woodpeckers (Aves, Piciformes) : Implications for Karyotype and ZW Sex Chromosome Differentiation. *PLoS ONE*, 12 (1) : e0169987. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0169987>.
- DE PIETRI (V.), MANEGOLD (A.), COSTEUR (L.) & MAYR (G.) 2011. A new species of woodpecker (Aves ; Picidae) from the early Miocene of Saulcet (Allier, France). *Swiss J. Paleontol.*, 130: 307-314.
- DE QUEIROZ (K.) 2007. Species concepts and species delimitation. *Syst. Biol.*, 56 (6) : 879-886.
- DE SANTIS (E.), CAPRARO (V.), SONGINI (L.), PUCCI (L.), LARRICIA (G.), DOMINICI (A.), FABRIZI (E.), GUJ (I.), DONFRANCESCO (S.), CECERE (J.G.) & IMPERIO (S.) 2020. Factors affecting population fluctuations of Whitebacked Woodpecker in a old-growth beech forest of Central Italy (Poster). *8th International Woodpecker Conference*. Białowieża.
- DESJARDINS (F.) & MERLE (S.) 2007. Apparition d'un Pic à dos blanc (*Dendrocopos leucotos leucotos*) dans la Nièvre dans un contexte d'afflux d'espèces forestières au cours de l'hiver 2005-2007. *Nature Nièvre*, 14: 1-6.
- DI CARLO (E.A.) 1971. *Gli Uccelli del Parco Nazionale d'Abruzzo*.
- DICKINSON (E.C.) (ed.), 2003. *The Howard and Moore Complete Checklist of the Birds of the World*. Revised and Enlarged Edition. Christopher Helm, London.
- DODENHOFF (D.), STARK (R.D.) & JOHNSON (E.V.), 2001. Do woodpecker drums encode information for species recognition? *The Condor*, 103: 143-150.
- DOMBROWSKI (von) (R.R.) 1912. *Ornis Romaniae, Die Vogelwelt Rumanien's*. Bucarest.
- DOMOKOS (E.) & CRISTEA (V.) 2014. Effects of managed forests structure on woodpeckers (Picidae) in the Niraj valley (Romania) : Woodpecker populations in managed forests. *North-western J. Zool.*, 10: 110-117.
- DONATELLI (R.J.) 1997. The jaw apparatus of the Neotropical and of the Afrotropical woodpeckers (Aves : Piciformes). *Arquivos de Zoologia*, 33 (1) : 1-70.
- DONATELLI (R.J.) 2012. Jaw musculature of the Picini (Aves : Piciformes : Picidae). *International Journal of Zoologie*:
- DONATELLI (R.J.), HÖFLING E. & CATALANO (A.L.) 2014. Relationship between jaw apparatus, feeding habit, and food source in oriental woodpeckers. *Zoological Science*, 31-4: 223-227.
- D'ORBIGNY (A.) 1836-1839. *Galerie ornithologique des Oiseaux d'Europe*.
- DOS (M.A.), FARR (M.M.), ROACH (K.R.) & ANASTOS (G.) 1974. *Tick and tickborne diseases II : hosts*. United States Department of Agriculture.
- DRENT (R.), ROSELAAR (C.) & WATTEL (J.) 2002. Karel Hendrick Voous 1920-2002. *Ibis*, 144: 550-552.

- DRESSER (H.E.) 1871-1881. *The history of the birds of Europe including all the species inhabiting the Western Palearctic Region*. Vol. V, Londres.
- DRESSER (H.E.) 1902. *A manual of Palearctic birds, Part 1*, Londres.
- DREVER (M.C.), AITKEN (K.E.H.), NORRIS (A.R.) & MARTIN (K.) 2008. Woodpeckers as reliable indicators of bird richness, forest health and harvest. *Biological Conservation*, 141: 624-634.
- DROVETSKI (S.V.), ZINK (R.M.), WESTBERG (M.), FADEEV (I.V.), NESTEROV (Y.V.), KOBLIK (Y.A.), RED'KIN (Y.A.), & ROHWER (S.) 2004. The phylogeographic perspective on evolution of endemism in the caucasian avifauna: preliminary data. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 271: 545-551.
- DU C., LIU L., LIU Y & FU Z., 2020. The complete mitochondrial genome of the Eurasian Wryneck *Jynx torquilla* (Aves : Piciformes : Picidae) and its phylogenetic inference. *Zootaxa*, 4810 (2) : 351-360.
- DUBALEN (P.E.) 1871. Catalogue critique des oiseaux observés dans les départements des Landes, des Basses-Pyrénées et de la Gironde. *Ass. Soc. Linn. Bordeaux, 3^e Série*, 8: 439-50.
- DUBOIS (C.F.) 1865. Planches coloriées des oiseaux de la Belgique et de leurs œufs. Muquardt, Bruxelles.
- DUBOIS (P.J.), JIGUET (F.) & LE MARÉCHAL (P.) 2003. En direct de la CAF : décisions récentes prises par la Commission de l'Avifaune française. *Ornithos*, 10-5: 230-237.
- DUCHATEAU (S.) 2007. Aperçu et intérêt des principales collections régionales d'oiseaux naturalisés. *Le Casseur d'os*, 6: 114-135.
- DUCHATEAU (S.) 2010. Essai d'une histoire de l'ornithologie dans le Bassin de l'Adour et les Pyrénées occidentales. *Le Casseur d'os*, 10: 132-166.
- DUCHATEAU (S.), DANNEELS (T.) & NICOL (A.) 2008. Henry Miégemarque, un instituteur naturaliste ossalois atypique. *Pyrénées*, 233: 65-81.
- DUFORT (M.J.) 2017. An augmented supermatrix phylogeny of the avian family Picidae reveals uncertainty deep in the family tree. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 94: 313-326.
- DUFORT (M.J.) 2017. *Coexistence, Ecomorphology, and Diversification in the Avian Family Picidae (Woodpeckers and Allies)*. Thèse, Université du Minnesota.
- DUHAMEL (A.), BALME (C.), LEGAL (S.), RIAMON (S.) & LOUCHARD (A.), 2020. An early Oligocene stem Galbulae (jacamars and puffbirds) from southern France and the position of the Paleogene family Sylphornithidae. *The Auk*, 137 : 1-11.
- DUNESME (C.) 2017. *La place de l'incertitude géographique dans la reconnaissance des espèces animales menacées : espaces, méthodes et acteurs*. Thèse, Université de Pau et des Pays de l'Adour.
- DUQUET (M.) 2007. Infos : invasions d'espèces forestières en France. *Ornithos*, 12-6: 364.
- DURANT (S.E.), HOPKINS (W.A.), CARTER (A.W.), KIRCKPATRICK (L.T.), NAVARA (K.J.) & HAWLEY (D.M.) 2017. Incubation temperature causes skewed sex ratios in a precocial bird. *Journal of Experimental Biology*, 219: 1961-1964.
- DURIEZ (O.), SACHET (J.-M.), MENONI (E.), PIDANCIER (N.), MIQUEL (C.) & TABERLET (P.) 2007. Phylogeography of the capercaillie in Eurasia: what is the conservation status in the Pyrenees and Cantabrian Mounts ? *Conserv. Genet.* 8: 513-526.
- DVOŘÁK (M.), LANDMANN (A.), TEUFELBAUER (N.), WICHMANN (G.), BERG (H.M.) & PROBST (R.) 2017. The conservation status of the breeding birds of Austria: Red list (5th version) and Birds of Conservation Concern (1st. Version) : *Egretta*, 55: 6-42.
- EBERHARDT (L.S.) 1997. A test of an environmental hypothesis for the function of drumming in Yellow-bellied Sapsuckers. *The Condor*, 99 : 799-803.
- EDWORTHY (A.B.), TRZCINSKI (M.K.), COCKLE (K.L.), WIEBE (K.L.) & MARTIN (K.) 2018. Tree cavity occupancy by nesting vertebrates across cavity age. *Journal of Wildlife Management*, 82 (3) : 639-648.
- ELLEGREN (H.), CARLSON (A.) & STENBERG (I.) 1999. Genetic structure and variability of White-backed Woodpecker (*Dendrocopos leucotos*) populations in Northern Europe. *Hereditas*, 130: 291-299.
- ELOSEGUI ALDASORO (J.) 1987. *Navarra, Atlas de Aves nidificantes*. Caja de Ahorros de Navarra.
- ELOSEGI IRURTIA (M.M.) 2019. Premier cas de reproduction du Pic de Lilford *Dendrocopos leucotos lilfordi* sur un Chêne d'Amérique *Quercus rubra* en Navarre (Espagne). *Le Casseur d'Os*, 19: 129-131.
- ELTS (J.) 2000. Breeding biology of Estonian woodpeckers. *Hirundo*, 13 (2) : 89-97 (en Estonien).
- ELTS (J.), LEITO (A.), LUIGUJOE (L.), NELLIS (R.), OTS (M.), TAMMEKÄND (I.) & VÄLI (U.) 2019. Status and numbers of Estonian birds, 2013-2017. *Hirundo*, 32: 1-39.
- ERN (H.) 1959. Le Pic à dos blanc (*Dendrocopos leucotos*) dans les Pyrénées. *Alauda*, 27: 230.
- ETCHÉCOPAR (R.D.) & HÜE (F.) 1970. *Les Oiseaux du Proche et du Moyen-Orient de la Méditerranée aux contreforts de l'Himalaya*. Éditions Boubée.
- ETTWEIN (A.) 2017. *Habitatwahl des Weißrückenspechts (Dendrocopos leucotos) in Vorarlberg, der Ostschweiz und dem Fürstentum Liechtenstein*. Thèse, Université des ressources naturelles et des Sciences de la Vie, Vienne.
- ETTWEIN (A.), KORNER (P.), LANZ (M.), LACHAT (T.), KOKKO (H.) & PASINELLI (G.) 2020. Habitat selection of an old-growth forest specialist in managed forests. *Animal Conservation*, 23: 547-560.
- ETTWEIN (A.), LANZ (M.) & PASINELLI (G.) 2020. Variation in the home-range size of the Whitebacked Woodpecker. *8th International Woodpecker Conference*. Białowieża.

- ETTWEIN (A.), KORNER (P.), LANZ (M.), LACHAT (T.), KOKKO (H.) & PASINELLI (G.) 2020. Habitat selection of an old-growth forest specialist in managed forests. *Animal Conservation*, 23: 547-560.
- FARAH (G.) 2017. *Traumatic brain injury in Picidae avian species : the neuropathology of woodpeckers*. Thèse, Boston University, Scholl of Medicine.
- FARAH (G.), SIWEK (D.) & CUMMINGS (P.) 2018. Tau accumulations in the brains of woodpeckers. *Plos One*, 13 (2) : 0191526.
- FARRIS (K.L.), HUSS (M.J.) & ZACK (S.) 2004. The rôle of foraging woodpeckers in the decomposition of ponderosa pine snags. *The Condor*, 106: 50-59.
- FÉDOROV (V.A.) 2011. A re-nesting white-backed woodpecker *Dendrocopos leucotos* pair in the Yuntolovsky Reserve (St.-Petersburg). *The Russian Journal of Ornithology*, 22: 949-952.
- FEDOROVA (N.), EVANS (C.L.) & BYRNE (R.W.) 2017. Living in stable social groups is associated with reduced brain size in woodpeckers (*Picidae*). *Biol. Letters*, 13: 20170008.
- FEDUCCIA (A.) 1972. Variation in the posterior border of the sternum in some tree-trunk foraging birds. *The Wilson Bull.*, 84 (3) : 315-328.
- FELINER (G.N.) 2011. Southern European glacial refugia: A tale of tales. *Taxon*, 60 (2) : 365-372.
- FERNANDEZ (C.) & ESCOBAL (M.) 1997. Pico dorsiblanco *Dendrocopos leucotos*, pp. 302-303. In: (F.J.) PURROY (Coord.), *Atlas de las Aves de España (1975-1995)*. SEO/Birdlife, Lynx Edicions, Barcelona.
- FERNANDEZ (C.), AZKONA (P.) & LORENTE (L.) 1994. Corología y caracterización del habitat del Pico dorsiblanco (*Dendrocopos leucotos lilfordi*) en el Pirineo occidental español. *Ardeola*, 41-2: 135-140.
- FERNANDEZ (C.) & AZKONA (P.) 1997. Influence of forest structure on the density and distribution of the White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos* and Black Woodpecker *Dryocopus martius* in Quinto Real (Spanish western Pyrenees). *Bird Study*, 43: 303-313.
- FERNÁNDEZ (A.) & ALVAREZ (C.) 2007. La vida secreta del Gorrion alpino, un habitante de la alta montaña cantábrica. *Quercus* 234: 11-18.
- FETISOV (S.A.) 2017a. On nest holes and evolution of nest building behaviour in woodpeckers *Picidae* : The role of cull trees and trees with « soft » wood for nesting of woodpeckers. *Russian Journal of Ornithology*, 26/1499: 3867-3901.
- FETISOV (S.A.) 2017b. Properties of wood and hollowing out of nesting hollows. *Russian Journal of Ornithology*, Express Issue 1444 : 1966-1967.
- FINLAYSON (C.) 2011. *Avian survivors : the history and biogeography of Palearctic birds*. T. & A.D. Poyser, Londres.
- FLORENTIN (J.), DUTOIT (T.) & VERLINDEN (O.) 2017. Identification of european woodpecker species in audio-recordings from their drumming rolls. *Ecological Informatics*, 35: 61-70.
- FOLLIOT (A.), HAUPET (S.), DUCRETTET (M.), SÈBE (F.) & SUEUR (J.) 2022. Using acoustics and artificial intelligence to monitor pollination by insects and tree use by woodpeckers. *Science of the Total Environment*, 838 : 155883.
- FORCONI (P.) & BULGARINI (F.) 2019. Alimentazione interspecifica tra Picchio dorsobianco di Lilford *Dendrocopos leucotos lilfordi* e Picchio rosso mezzano *Leipicus medius* in Italia Centrale. *Alula*, 26 (1-2) : 159-162.
- FOREST (T.), ACHAZ (G.), MARBOUTY (M.), BIGNAUD (A.), THIERRY (A.), KOSZUL (R.), MILHES (M.), LLEDO (J.), PONS (J.M.) & FUCHS (J.) 2024. Chromosome-level genome assembly of the European Green Woodpecker *Picus viridis*.
- FOTOLULU, 2017. *Alle Vögel der Welt - Die komplette Checkliste aller Arten und Unterarten - Alle Arten und Unterarten erstmals mit deutschen Namen*. Books on demand.
- FRAIPONT (J.) 1910. *Collections zoologiques du Baron E. De Sélys Longchamps, Catalogue systématique et descriptif ; Fasc. 31, Oiseaux*. Bruxelles.
- FRANCK (E.) 1981. Weissrückenspecht *Dendrocopos leucotos* und Buntspecht *Dendrocopos major* im selben Brutbaum. *Anz. Orn. Ges. Bayern* 20, Heft 1: 87.
- FRANK (G.) 2002. Brutzeitliche einnischung des Weissrückenspechtes *Dendrocopos leucotos* im Vergleich zum Buntspecht *Dendrocopos major* in montanen Mischwäldern der nördlichen Kalkalpen. *Die Vogelwelt*, 123-5: 225-239.
- FRANK (G.) 2003. Population census and ecology of the White-backed Woodpecker in the NATURA 2000 area « Ötscher-Dürrenstein » (Lower Austria) pp. 49-55. In : PECHACEK (P.) & D'OLEIRE-OLTMANNIS (W.) : *International Woodpecker Symposium. Proceedings. Forschungsbericht 48, Nationalparkverwaltung Berchtesgaden*.
- FRIEDMAN (V.S.) 1994. On territorial and courtship behaviour of the White-backed Woodpecker. *Bull. Of Moscow Naturalists' Society*, Vol. 99 (4) : 418-436 (En Russe).
- FRUGIS (S.), MALAGUZZI (G.) & VICINI (G.) 1988. *Guida ai Picchi del mondo*. Museo Regionale di Scienze Naturali, Turin.
- FUCHS (J.), OHLSON (J.I.), ERICSON (P.G.) & PASQUET (E.), 2007. Synchronous intercontinental splits between assemblages of woodpeckers suggested by molecular data. *Zoologica scripta*, 36: 11-25.
- FUCHS (J.) & PONS (J.-M.) 2017. A new classification of the Pied Woodpeckers assemblage (*Dendropicini, Picidae*) based on a comprehensive multi-locus phylogeny. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 88: 28-37.
- FUCHS (J.), PONS (J.-M.) & BOWIE (R.C.K.) 2017. Biogeography and diversification dynamics of the African woodpeckers. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 108: 88-100.
- GAJDON (G.K.) & WINKLER (H.) 2017. Cognition in woodpeckers. *Denisia*, 36, neue serie, 164: 63-76.

- GARCIA (M.), THEUNISSEN (F.), SÈBE (F.), CLAVEL (J.), RAVIGNANI (A.), MARIN-CUDRAZ (T.), FUCHS (J.) & MATHEVON (N.) 2020. Evolution of communication signals and information during species radiation. *Nature Communications*, 11 : 4970.
- GARMENDIA (A.), CARCAMO (S.) & SCHWENDTNER (O.) 2007. Forest management for conservation of Black Woodpecker *Dryocopus martius* and White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos* populations in Quinto Real (Spanish Western Pyrenees). *Biodiversity and Conservation*, 15: 1399-1415.
- GAŠIĆ (B.) 2007. The breeding of White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos* on Mount Lisina near Mrkonjić-Grad (Bosnia and Herzegovina). *Acrocephalus*, 28: 32-34.
- GEBAUER (A.) & KAISER (M.) 1994. Biologie und Verhalten zentralasiatischer Schneefinken (*Montifringilla*) und Erdsperlinge (*Pyrgilauda*). *J. Ornithol.* 135: 55-71.
- GEORGIEV (K.) & IANKOV (P.) 2009. *International species action plan for the semi-collared flycatcher Ficedula semitorquata in the European Union*, 19 pp. Birdlife International.
- GERDZHIKOV (G.), SHURULINKOV (P.) & ZLATANOV (T.) 2017. Which factors influence the White-backed Woodpecker habitat selection in Strandzha mountains, Bulgaria ? Poster, 4th Balkan Scientific Conference on Biology, Plovdiv, Bulgarie.
- GERDZHIKOV (G.), GEORGIEV (K.B.), PLACHIYSKI (D.G.), ZLATANOV (T.) & SHURULINKOV (P.S.), 2018. Habitat requirements of the White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos lilfordi* (Sharpe & Dresser, 1871) (Piciformes : Picidae) in Strandzha Mountain, Bulgaria. *Acta Zoologica Bulgarica*, 70 (4) : 527-534.
- GERDZHIKOV (G.), PLACHINYSKI (D.), POPGEORGIE (G.), AVRAMOV (G.), DEMERDZHIEV (D.), DASKALOVA (G.) & SHURULINKOV (P.) 2021. White-backed (Lilford's) Woodpecker *Dendrocopos leucotos lilfordi* Sharpe & Dresser, 1871: Distribution and Population Density in Bulgaria. *North-Western Journal of Zoology*. In press.
- GERDZHIKOV (G.) 2022. *Habitat preferences of the White-backed Woodpecker (Dendrocopos leucotos lilfordi) in Bulgaria*. Thèse, Sofia (en Bulgare).
- GIESEKE (T.), BREWER (S.), FINSINGER (W.), LEYDET (M.) & BRADSHAW (R.H.W.) 2017. Patterns and dynamics of european vegetation change over the last 15,000 years. *Journal of Biogeography*, 44 (7) : 1441-1456.
- GIGLIOLI (E.H.) 1881. Notes on the avifauna of Italy. *Ibis*, 23 (2) : 181-222.
- GIGLIOLI (E.H.) 1887. *Avifauna Italica*. Firenze.
- GJERDE (I.), SAETERSDAL (M.) & NILSEN (T.) 2007. Abundance of two threatened woodpecker species in relation to the proportion of Spruce plantations in native pine forests of western Norway. *Biodiversity and Conservation*, 14: 377-393.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM (U.N.) & BAUER (K.M.) 1980. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Band 9: Columbiformes-Piciformes*. Wiesbaden.
- GOMBOBAATAR (S.) & MONKS (E.M.) 2011. *Mongolian Red List of Birds*. Zoological Society of London, Mongolian Ornithological Society.
- GOODGE (W.R.) 1972. Anatomical evidence for phylogenetic relationships among woodpeckers. *The Auk*, 89: 65-85.
- GOODWIN (D.) 1968. Notes on Woodpeckers (Picidae). *Bull Brit Mus (Nat Hist) Zool* 17: 1-44.
- GORMAN (G.) 2004. *Woodpeckers of Europe, a study of the european Picidae*. Bruce Coleman Editions.
- GORMAN (G.) 2014. *Woodpeckers of the world: the complete guide*. Bloomsbury Londres.
- GORMAN (G.) 2017. *Woodpecker*. Reaktion Books, Londres.
- GORMAN (G.) 2020. Reverse mounting by three european *Dendrocopos* woodpeckers. *British Birds*, 113: 180-182.
- GORMAN (G.) 2021. Characteristics of nest cavities used by White-backed Woodpecker (*Dendrocopos leucotos*) in Hungary. *Ornis Hungarica* : 139-150.
- GORMAN (G.) 2022. *The Wryneck, biology, behaviour, conservation and symbolism of Jynx torquilla*. Pelagic Publishing.
- GOULD (J.) 1864. *Birds of Asia*, Vol. VI. Londres.
- GOULD (J.) 1862. Descriptions of sixteen new species of birds from the Island of Formosa, collected by Robert Swinhoe, Esq., Her Majesty's Vice-Consul at Formosa. *Proceedings of Zoological Society*, 262: 280-286.
- GOULD (J.) 1873. *The Birds of Great-Britain*, vol. V. Londres.
- GOW (A.E.), WIEBE (K.L.) & MUSGROVE (A.) 2015. Nest sanitation in response to short and long-term changes of brood size : males clean more in sex-role reversed species. *Animal Behaviour*, 104 : 137-143.
- GOWATY (P.A.) & LENNARTZ (M. R.) 1987. Sex ratios of nestling and fledging red-cockaded woodpeckers (*Picoides borealis*) favor males. *American Naturalist* 126: 347-353.
- GRANGÉ (J.-L.) 1991a. Sur le dimorphisme sexuel dans la recherche de nourriture chez le Pic à dos blanc pyrénéen (*Dendrocopos leucotos lilfordi*). *Nos Oiseaux*, 41: 185-194.
- GRANGÉ (J.-L.) 1991b. Le Pic à dos blanc pyrénéen (*Dendrocopos leucotos lilfordi*) met-il des aliments en réserve? *Nos Oiseaux*, 41-2: 115.
- GRANGÉ (J.-L.) 1993. Données préliminaires sur la biologie de reproduction du Pic à dos blanc pyrénéen (*Dendrocopos leucotos lilfordi*) en Béarn. *Nos Oiseaux*, 42: 17-28.
- GRANGÉ (J.-L.) 2001. Le Pic à dos blanc *Dendrocopos leucotos lilfordi* dans les Pyrénées françaises. *Ornithos*, 8: 8-17.

- GRANGÉ (J.-L.), AURIA (J.-C.), ANDRÉ (C.) & NAVARRE (P.), 2002. Biologie de reproduction du Pic à dos blanc *Dendrocopos leucotos lilfordi* dans les Pyrénées occidentales (France). *Nos Oiseaux*, 49: 199-212.
- 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.) & VUILLEUMIER (F.) 2009. Le Pic à dos blanc *Dendrocopos leucotos* : deux scénarios pour expliquer l'histoire de son peuplement dans le sud de l'Europe et analyse des rapports taxonomiques entre les sous-espèces *lilfordi* et *leucotos*. *Nos Oiseaux*, 156: 195-222.
- GRANGÉ (J.-L.) 2013. Le Pic de Lilford *Dendrocopos leucotos lilfordi* (Sharpe & Dresser, 1871) : historique de sa découverte et réflexions sur les tribulations de ses dénominations taxinomiques. *Le Casseur d'Os*, 13: 96-121.
- GRANGÉ (J.-L.) 2015a. Le Pic à dos blanc *Dendrocopos leucotos s.l.* en Corse: entre mythe et réalité. *Bull. Soc. Sciences et Histoire Naturelle de Corse*, 750-751: 183-199.
- GRANGÉ (J.-L.) 2015b. Pic de Lilford *Dendrocopos leucotos lilfordi* pp. 820-823. In: ISSA (N.) & MULLER (Y.) coord. *Atlas des oiseaux de France métropolitaine. Nidification et présence hivernale*. Delachaux et Niestlé, Paris.
- GRANGÉ (J.-L.) 2017. Breeding biology of the Lilford Woodpecker *Dendrocopos leucotos lilfordi* in the Western Pyrenees (France). *Denisia*, 36, neue serie 164: 99-111.
- GRANGÉ (J.-L.) 2020. Le Pic de Lilford *Dendrocopos leucotos lilfordi* dans les collections muséologiques : que peut-on en apprendre? *Alauda*, 88 (4) : 257-270.
- GRANGÉ (J.L.) 2023. White-backed Woodpecker (*Dendrocopos leucotos*), version 3.0 In *Birds of the World* (Kirwan G.M. & Keeney Editors). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.
- GRANGÉ (J.-L.), HOMMEAU (S.), NAVARRE (P.) & MARSAGUET (P.), 2017. Au nid du Pic de Lilford *Dendrocopos leucotos lilfordi* : Notes comportementales. *Le Casseur d'Os*, 16: 105-110.
- GRANGÉ (J.-L.) & FOURCADE (J.-M.), 2019. Caractéristiques des arbres de nid de la guilde des Picedés des Pyrénées occidentales et des Landes. *Alauda*, 87 (4) : 267-282.
- GRANGÉ (J.-L.) & RED'KIN (Y.A.), 2019. The White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos* does not exist in Kamchatka. *Dutch Birding*, 41-2: 103- 106.
- GRANGÉ (J.-L.), SENOSIAIN (A.), MARSAGUET (P.) & NAVARRE (P.) 2020. Creusement de cavités en automne-hiver par les Picedés européens. *Ornithos*, 27-6: 345-354.
- GRANGÉ (J.L.) & HELFENSTEIN (F.), 2023. Des systèmes d'appariement chez les Picedés. *Nos Oiseaux*, 70/2 N° 752 : 87-97.
- GRANT (P.R.) 1977. The classical case of character displacement. *Evol. Biol.*, 8: 237-337.
- GRICHIK (V.V.) 2007. Les nouvelles sous-espèces de l'avifaune du Belarus. *BSU. Ser. 2, 3* : 40-42.
- GUO (K.) & WERGER (M.J.A.) 2010. Effect of prevailing monsoons on the distribution of beeches in continental East Asia. *Forest Ecology and Management*, 259: 2197-2203.
- GUTZAT (F.) & DORMANN (C.) 2018. Decaying trees improve nesting opportunities for cavity-nesting birds in temperate and boreal forests : a meta-analysis and implications for retention forestry. *Ecology and Evolution*, 8 (16) : 8616-8626.
- GUZY (A.I.) 1997. Birds of pure beech and hornbeam-beech old forests of the Ukrainian Carpathians. *Berkut*, 1-2: 18-24.
- HACHISUKA (T.) 1942. Birds described by the Japanese authors. *Jap. Jour. of Ornithology*, 11: 276-351.
- HADOW (H.H.) 1977. Growth and development of nestling Downy Woodpeckers. *North American Bird Bander*, 1 (4) : 155-164.
- HAFFER (J.) 1989. Parapatrische Vogelarten der Paläarktischen Region. *J. Orn.*, 130: 475-512.
- HAFFER (J.) 1997. Species concepts and species limits in ornithology pp. 11-24. In: DEL HOYO (J.), ELLIOTT (A.) & SARGATAL (J.) (eds). *Handbook of the Birds of the World. Vol. 4 Sandgrouse to Cuckoos*. Lynx Edicions, Barcelone.
- HAFFER (J.), HUDDE (H.) & HILLCOAT (B.) 2013. The development of ornithology and species knowledge in Central Europe. *Bonn Zoological Bulletin, supplement 59*: 1-116.
- HÅGVAR (S.), HÅGVAR (G.) & MONNESS (E.) 1990. Nest site selection in Norwegian woodpeckers. *Holarctic Ecology*, 13: 156-165.
- HAINARD (R.) & BURNIER (J.) 1958. Le Pic leuconote (*Dendrocopos leucotos*) dans les Pyrénées. *Alauda*, 26: 63-65.
- HAMALAINEN (K.), JUNNINEN (K.), HALME (P.) & KOUKI (J.) 2020. Managing conservation values of protected sites : How to maintain deciduous trees in White backed Woodpecker territories. *Forest Ecology and Management*, 461: 117946
- HARDIN (F.O.), LEIVERS (S.), GRACE (J.K.), CAIRNS (D.M.), CAMPBELL (T.), PIERCE (B.) et MORRISON (M.L.) 2021. Secondhand homes : Woodpecker cavity location and structure influences secondary nesters' success. *Ecology and Evolution*, 11 : 11425-11439.
- HARGITT (E.) 1890. *Catalogue of the birds in the British Museum, Vol. XVIII : Scansores containing the family Picidae*. Londres.
- HARRIS (P.) & HARRIS (S.) 2017. Reproduction d'un couple de Pic de Lilford *Dendrocopos leucotos lilfordi* dans une cavité naturelle dans les Apennins (Italie centrale). *Le Casseur d'Os*, 16: 117.
- HARTERT (E.) 1912-20. *Die Vögel der paläarktischen fauna systematische übersicht der in Europa, Nord-Asien und der Mittelmeerregion vorkommenden Vögel*, Band II. Berlin.
- HARTERT (E.) 1918. Types of birds in the Tring Museum. *Novitates Zoologicae*, XXV.

- HARTMAN (F.A.) 1957. Heart weight in birds. *The Condor*, 57: 221-238.
- HAUKISALMI (V.) 2017. Checklist of Tapeworms (*Platyhelminthes, Cestoda*) of vertebrates in Finland. *Zookeys*, 533: 1-61.
- HEGGLAND (A.) 2004. Caractérisation de deux territoires de Pic à dos blanc *Dendrocopos leucotos* en Telemark (Norvège). *Ornis Norvegica*, 27: 80-87 (en norvégien).
- HEINICKE (T.) & RYSLAVY (T.) 2002. *Bird Observations in Azerbaijan Report about an ornithological survey from 24th February to 11th March 2001*. Report for the Michael Succow Foundation for the Protection of Nature. Potsdam.
- HEWITT (G.M.) 1999. Post-glacial re-colonization of European biota. *Biol. J. Linn. Soc. Londres* 68: 87-112.
- HIGUCHI (H.) 1980. Colonization and coexistence of woodpeckers in the Japanese islands. *Misc. Rep. Yamashina Inst. Ornithol.*, 12 139-155.
- HIGUCHI (H.) 2014. *Natural history of Japanese birds*. Tokyo.
- HILDEBRANDT (H.) 1933. Johann Matthaeus Bechstein: the German ornithologist (1757-1822). *Ibis* : 219-228.
- HINO (T.) 2007. Resident males of small species dominate immigrants of large species in heterospecific, winter bird flocks. *Ornithol Sci*, 4: 89-94.
- HINO (T.) 2007. Diversity and plasticity in branchside use by birds in mixed-species flocks : niche differentiation or competitive hierarchy? *Ornithological Science*, 6: 121-130.
- HOCHBNER (T.), FRANK (G.) & ROTHENEDER (G.) 2017. Monitoring der Spechte (*Picidae*) im Wildnisgebiet Dürrenstein. *Silva Fera*, 4 : 41-69.
- HOEHER (S.) 1973. *Nids et oeufs des oiseaux d'Europe centrale et occidentale*. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel (Suisse).
- HÖFLING (E.) & ALVARENGA (H.) 2001. Osteology of the shoulder girdle in the Piciformes, Passeriformes and related groups of birds. *Zool. Anz.*, 240: 196-208.
- HOGSTAD (O.) 1978. Sexual dimorphism in relation to winter foraging and territorial behaviour of the three-toed Woodpecker *Picoides tridactylus* and three *Dendrocopos* species. *Ibis*, 120: 98-203.
- HOGSTAD (O.) 2006 a. Reproductive differences between Woodpeckers and secondary hole-nesters. *Ornis Norvegica*, 29: 110-123.
- HOGSTAD (O.) 2006 b. Biogeographic patterns and reproductive traits in woodpeckers. *Trans. R. Norw. Soc. Sci. Lett.*, 2: 1-20.
- HOGSTAD (O.) 2008 a. Sexual bill dimorphism supports separation of the woodpecker genera *Dendrocopos* Koch (1816) in the Palearctic and *Picoides* Lacepede (1799) in the Nearctic. *Ornis Norvegica*, 31: 183-188.
- HOGSTAD (O.) 2008 b. Reproductive correlates of eggshell thickness in European woodpeckers. *Ornis Norvegica*, 31: 116-122.
- HOGSTAD (O.) & STENBERG (I.) 1994. Habitat selection of a viable population of White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos*. *Cinclus*, 17: 75-94.
- HOGSTAD (O.) & STENBERG (I.) 1997. – Breeding success, nestling diet and parental care in the Whitebacked Woodpecker *Dendrocopos leucotos*. *J. Ornithol.*, 138: 25-38.
- HOGSTAD (O.) & STENBERG (I.) 2007. Sexual differences in physical condition in the White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos* in relation to habitat type and across seasons. *Ornis Fennica*, 82: 26-31.
- HOLDEREGGER (R.) & THIEL-EGENTER (C.) 2009. A discussion of different types of glacial refugia used in mountain biogeography and phylogeography. *Journal of Biogeography*, 36: 476-480.
- HOLT (B.), LESSARD (J.-P.), BORREGAARD (M.K.), FRITZ (S.A.), ARAUJO (M.B.), DIMITROV (D.), FABRE (P.H.), GRAHAM (C.H.), GRAVES (G.R.), JONSSON (K.A.), NOGUES-BRAVO (D.), WANG (Z.), WHITTAKER (R.J.), FJELDSA (J.) & RAHBEK (C.) 2013. An update of Wallace's zoogeographic regions of the world. *Science*, 339: 74-78.
- HOMMEAU (S.) 2018. *Emissions vocales du Pic de Lilford dans les Pyrénées*. Rapport inédit.
- HROUZEK (M.) 2007. *Breeding conditions of Whitebacked Woodpecker (Picoides leucotos) in productive forests of Chřiby hills*. Thèse Université Agricole et Forestière, Brno (en tchèque).
- HSU (W.) 1999. *In memoriam: Tso-Hsin CHENG, 1906-1998*. *The Auk*, 116 (2) : 539-541.
- HUANG (Z.H.), TU (F.Y.) & LIAO (X.J.) 2017. DNA barcoding and phylogenetic relationships of genera *Picoides* and *Dendrocopos* (Aves : *Picidae*). *Genetics and Molecular Research*, 14 (4) : 18370-18375.
- HÜE (F.) & ETCHÉCOPAR (R.D.) 1978. *Les oiseaux de Chine, de Mongolie et de Corée: non passereaux*. Éditions du Pacifique, Tahiti.
- HUNG (C.M.), DROVETSKI (S.V.) & ZINK (R.M.) 2017. The roles of ecology, behaviour and effective population size in the evolution of a community. *Molecular Ecology*, 14: 3775-3784.
- HUNTLEY (B.) 1988. European post-glacial vegetation history : a new perspective. *Acta XIX Congr. Int. Orn.* Vol. I : 1061-1077.
- HUNTLEY (B.) & BIRKS (H.J.B.) 1983. *An Atlas of Past and Present Pollen Maps for Europe: 0-13 000 Years Ago*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK.
- LIDA (T.) 1992. The causes of a restricted distribution of the Broad-billed Roller in Japan. *Strix*, 11: 99-108.
- IKAHÉIMO (E.) 2017. *Bird-window collisions according to bird ringing data*. Thèse, University of Jyväskylä ; Environment Science and Technology, Finlande.

- ILSOE (S.K.), KISSLING (W.D.), FJELDSA (J.), SANDEL (B.) & SVENNING (J.C.) 2017. Global variation in woodpecker species richness shaped by tree availability. *Journal of Biogeography*, 44-8: 1824-1835.
- IMPERIO (S.), DE SANTIS (E.), CAPRARO (V.), SONGINI (L.), PUCCI (L.), LOMBARDI (A.), GUIDICI (A.) & CECERE (J.G.), 2009. Il monitoraggio del Piccio dorsobianco *Dendrocopos leucotos lilfordi* nel Parco Naturale Regionale Monti Simbruini (Lazio) : Quali fattori influenzano la dinamica de popolazione? *Alula XVI* (1-2) : 550-552.
- INOUE (M.) & NISHI (N.) 2001. Biological control of the Japanese Pine Sawyer *Monocamus lternus* Hope using wild birds— Researches on nesting habitat of woodpeckers and tests of birdboxes to enhance breeding or roosting woodpeckers. *Applied Forest Science*, 10-1: 91-94 (en Japonais).
- IRIBARREN (J.-J.) 1971. Datos ornitológicos sobre los valles de Salazar y Roncal (Navarra-Zaragoza). *Ardeola*, vol. especial : 181-190.
- IRIBARREN (J.-J.) 1973. Otra observacion de Pico dorsiblanco (*Dendrocopos leucotos*) en el Pirineo navarro. *Ardeola*, 19 : 25.
- ISHIDA (K.) 1989. The protection and research strategy for the populations of *Dendrocopos leucotos owstoni* and *Sapheopipo noguchii*. *Strix*, 8: 1-34 (en japonais, avec résumé anglais)
- ISHIDA (K.) 1990. The status of Woodpeckers in Japan pp. 13-20. In: CARLSON (A.) & AULEN (G.) *Conservation and management of Woodpecker populations*. Swedish University of Agricultural Sciences, Report 17. Uppsala.
- IVANCHEV (V.P.), 1997. Distribution, numbers and ecology of the White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos* in European part of Russia. *Russian Journal of Ornithology*, 5 (3/4) : 117-128 (en Russe avec résumé anglais).
- IVANCHEV (V. P.) 1997. Cavity hollowing by the whitebacked woodpecker *Dendrocopos leucotos* during winter... *Russkii Ornitologicheskii Zhurnal Ekspres Vypusk*, 30: 3-4 (en Russe).
- IVANCHEV (V.P.) 1997. Multiple use of breeding cavities by the Great-spotted Woodpecker *Dendrocopos major*. *Russian Journal of Ornithology*, 9: 3-5.
- JACKSON (J.A.) 1971. The adaptative significance of reversed sexual dimorphism in tail length of woodpeckers : an alternative hypothesis. *Bird Banding*, 42-1: 18-20.
- JACKSON (J.A.) 2001. Niche concepts and woodpecker conservation: understanding why some species are endangered pp. 87-96 In PECHACEK P. & D'OLEIRE-OLTMANN W. : *International Woodpecker Symposium, Proceedings*. *Forschungsbericht 48, Nationalparkverwaltung, Berchtesgaden*.
- JACKSON (J.A.) & JACKSON (S.B.) 2017. Dynamics of Woodpecker-Common Starling interactions : a comparison of Old World and New World species and populations. *Ornis Hungarica*, 24 (1) : 1-41.
- JACKSON (J.A.) & JACKSON (S.B.) 2004. Ecological relationships between fungi and woodpecker cavity sites. *The Condor*, 106: 37-49.
- JACOB (J.) & POLTZ (J.) 1974. The Uropygial Gland Secretion of Woodpeckers (Piciformes). *Z. Naturforsch.* 29 c : 236-238.
- JANKOWIAK (R.), CIACH (M.), BILAŃSKI P. & LINNAKOSKI R, 2019. Diversity of wood-inhabiting fungi in woodpecker nest cavities in southern Poland. *Acta Mycologica*, 54: 1126 (10.5586/am.1126).
- JANOSSY (D.) 1974. Die Mittel Pleistozäne Vogelfauna von Hundsheim (Niederösterreich). *Sitzungsberichte der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, Mathema tisch-Naturwissenschaftliche Klasse, Abteil-ung I*. 182: 211-257.
- JANOSSY (D.) 1981. Plio-Pleistocene bird remains from the Carpathian Basin. VI. Systematical and geographical catalogue. *Aquila*, 87: 9-22.
- JARVIS (E.D.) *et al.*, 2014. Whole genome analyses resolve early branches in the tree of life of modern birds. *Science*, 346: 1320-1331.
- JEDRZEJEWSKA (B.) & JEDRZEJEWSKI (W.) 1998. *Predation in vertebrate communities : the Białowieża primeval forest as a case study*. *Ecological Studies*, 137. Springer.
- JENNI (L.) 1981. Das Skelettmuskelsystem des Halses von Buntspecht und Mittelspecht *Dendrocopos major* und *medius*. *Journal für Ornithologie*, 122: 37-63.
- JOHANSSON (U.) & ERICSON (P.G.P.) 2003. Molecular support for a sister group relationship between *Pici* and *Galbulae* (Piciformes *sensu* Wetmore 1960). *Journal of Avian Biology*, 34: 185-197.
- JOHNSON (L.S.) & KERMOTT (L.H.) 1994. Nesting succes of cavity-nesting birds using natural tree cavities. *Journal of Field Ornithology*, 65 (1) : 36-51.
- JOHNSON (N.K.) & CICERO (C.) 2004. New mitochondrial DNA data affirm the importance of Pleistocene speciation in North American birds. *Evolution*, 58 (5) : 1122-1130.
- JOURDAIN (F.) 1912. Note on the ornithology of Corsica. *Ibis*, 54 (1) : 63-82
- JUNG (J.Y.), NALEWAY (S.E.), YARAGHI (N.A.), HERRERA (S.), SHERMAN (V.R.), BUSHONG (E.A.), ELLISMAN (M.H.), KISAILUS D. & MCKITTRICK J., 2017. Structural analysis of the tongue and hyoid apparatus in a woodpecker. *Acta Biomater*, 37: 1-13.
- JUSINO (M.A.), LINDNER (D.L.), BANIK (M.T.), ROSE (K.R.) & WALTERS (J.R.) 2017. Experimental evidence of a symbiosis between red-cockated woodpeckers and fungi. *Proc. R. Soc. B*, 283: 20160 106.
- KAJTOCH (L.), FIGARSKI (T.) & PELKA (J.) 2012. The rôle of forest structural elements in determining the occurrence of two specialists woodpecker species in the Carpathians (Poland). *Ornis Fennica*, 89: 2-18.
- KAJTOCH (L.) & FIGARSKI (T.) 2014. Stenotopic woodpeckers as the indicator of expected volume of dying and dead wood supplies in the Carpathian forests. *Studia i Materiały CEPL w Rogowie / 116-130* (en Polonais avec résumé anglais).

- KAJZER (K.) 2012. *Identification des facteurs déterminants des populations de Pics à dos blanc Dendrocopos leucotos et de Pic tridactyle Picoides tridactylus dans la forêt vierge de Białowieża*. Rapport inédit, Varsovie.
- KALYAKIN M., VOLZIT O., VORISEK P., HERRANDO S. & KELLER V., 2022. Changes in the range of breeding bird species in the European part of Russia during the last 20-30 years. *Ornithologischer Beobachter*, 119 : 400-416.
- KAWADA (S.I.) 2017. Biographic review of Alan Owston. *J. Yamashina Inst. Ornithol.* 47: 59-93 (en Japonais avec résumé anglais).
- KESSLER (J.) 2014. Fossil and subfossil bird remains and faunas from the Carpathian Basin. *Ornis Hungarica*, 22 (2) : 64-125.
- KESSLER (J.) 2017. Picidae in the European fossil, subfossil and recent bird faunas and their osteological characteristics. *Ornis Hungarica*, 24 (1) : 96-114.
- KHOKHLOVA (T.Y.), YAKOVLEVA (M.V.) & ARTEMYEV (A.V.) 2020. The White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos* in Karelia. *The Russian Journal of Ornithology*, 29 (1904) : 1387-1393 (en Russe).
- KILHAM (L.) 1979. Three-week vs 4-week nestling periods in *Picoides* and other woodpeckers. *Wilson Bull.*, 91: 335-338.
- KILHAM (L.) 1983. *Woodpeckers of eastern North America*. Dover Publications.
- KINKS (R.) 2000. Habitat use of woodpeckers in Estonia. *Hirundo*, 13 (2) : 97-108.
- KIRBY (V.C.) 1980. An adaptive modification in the ribs of woodpeckers and piculets (*Picidae*). *The Auk*, 97: 521-532.
- KIRWAN (G.M.), BOYLA (K.), CASTELL (P.), DEMIRCI (B.), OZEN (M.), WELCH (H.) & MARLOW (T.) 2008.– *The Birds of Turkey*. Helm, 512 p.
- KISAILUS (D.) & MCKITTRICK (J.) 2017. Structural analysis of the tongue and hyoid apparatus in a woodpecker. *Acta Biomaterialia*, 37: 1-13.
- KLICKA (J.) & ZINK (R.M.) 1997. The importance of recent ice ages in speciation : A failed paradigm. *Science* 277: 1666-1669.
- KLICKA (J.) & ZINK (R.M.) 1999. Pleistocene effects on North American songbird evolution. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 266: 695-700.
- KNAUS (P.) 1997. Erstnachweis des Weissrückenspechts *Dendrocopos leucotos* in der Schweiz. *Der Ornithologische Beobachter*, 94-3: 185-190.
- KOBLIK (E.A.), ARKIPOV (V.Y.) & RED'KIN (Y.A.) 2007. *Checklist of the birds of the Russian Federation*. KMK Scientific Press, Moscou.
- KOENIG (W.D.) 1987. Morphological and dietary correlates of clutch size in North American Woodpeckers. *The Auk*, 104: 757-765.
- KOENIG (W.D.), STANBACK (M.T.), HAYDOCK (J.) & KRAAIJEVELT-SMIT (F.) 2001. Nestling sex ratio variation in the cooperatively breeding Acorn Woodpecker (*Melanerpes formicivorus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 49 : 357-365.
- KOENIG (W.D.), STANBACK (M.T.) & HAYDOCK (J.) 2007. Abbreviated inner primaries : a sex-linked dimorphism in the Acorn Woodpecker. *J. Field Ornithology*, 77 (2) : 157-162.
- KOENIG (W.D.), HALLOCK (E.M.), WEBER (D.J.) & WALTERS (E.L.), 2021. Nest cavity reuse by the cooperative breeding Acorn Woodpecker. *Ornithology*, 138 : 1-10.
- KOHL (I.) & STOLLMANN (A.) 1968. Die systematische Lage des Weissrückenspechtes (*Dendrocopos leucotos* Bechstein) in der Karpaten. *Aquila*, 75: 207-214.
- KORNAN (M.) & ADAMIC (P.) 2017. Tree species preferences of foraging insectivorous birds in a primeval mountain mixed forest : implications for management. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 32-8: 671-678.
- 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 (3) : 519-533.
- KOTAKA (N.) 1998. Classical polyandry in the Great Spotted Woodpecker *Dendrocopos major*. *Ibis*, 140: 335-336.
- KOTOWSKA (D.), ZEGAREK (M.), OSOJCA (G.), SATORY (A.), PÄRT (T.) & MIHORSKI (M.) 2020. Spatial patterns of bat diversity overlap with woodpecker abundance. *PeerJ* 8:e9385 DOI : 10.7717/peerj.9385.
- KOVALEV (V.A.) 1998. Distribution and numbers of the White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos* in the Nizhnesvirskiy zapovednik [Lower Svir' River Nature Reserve]. *The Russian Journal of Ornithology*, 36: 12-14 (en Russe).
- KOVALEV (V.A.) 2017. Results of the study of post juvenile moult in *Picidae*. *The Russian Journal of Ornithology*, 1292: 1970-1971.
- KOVALEV (V.A.) 2020. White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos* pp. 500-502. In: KALYAKIN (M.V.) & VOLZIT (O.V.) (ed.) *Atlas of the Breeding Birds of European part of Russia*. Moscou, 908 p. (en Russe).
- KRAMS (I.) 1998. Nest site selection of the White backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos* in the eastern part of Latvia. *Ornis Svecica*, 8 : 11-16.
- KRISTIN (A.) 2001. Woodpecker distribution and abundance along a vertical gradient in the Polana Mts. (Central Slovakia) pp. 119-125 In PECHACEK (P.) & OLEIRE-OLTMANN (W.) *International Woodpecker Symposium*, Berchtesgaden, Germany.
- KULLMAN (L.) 2002. Rapid recent range-margin rise of tree and shrub species in the Swedish Scandes. *Journal of Ecology*, 90: 68-77.
- KUMAR (R.), SHAHABUDDIN (G.) & KUMAR (A.) 2014. Habitat determinants of woodpecker abundance and species richness in sub-Himalayan dipterocarp forests of north-west India. *Acta Ornithologica*, 49 (2) : 243-256.
- KURODA (N.) 1921. Descriptions of Seven New Forms of Japanese and Korean *Picidae*. *Auk*, 38 (4) : 575-582.
- KURODA (N.) 1927. A list of the birds described by the author during the ten years 1915 to 1925 with description of two new forms. *Ibis*, 12 (3) : 691-723.

- KURODA (N.) & MORI (T.) 1918. Description of a new subspecies of *Dryobates leucotos* from Quelpart Island. *Tori*, 2 (7) : 266.
- KURODA (N.) & MORI (T.) 1920. Description of five new forms of birds from Dagelet and Quelpart Islands. *Tori*, 2 (10) : 277-283.
- KURODA (N.) 1957. A research and data on woodpecker damage to timber and electric poles. *Bull. Yamashina Inst. Ornithology*, 30: 227-240.
- LACROIX (A.) 1872. Catalogue raisonné des oiseaux observés sur le versant français des Pyrénées. *Bull. Soc. Hist. Nat. de Toulouse*, 8 : 40-144.
- LAINÉ (T.) 1993. A hybrid between the Great spotted Woodpecker and the White-backed Wood - pecker. *Linnut*, 2: 19-20 (en Finnois).
- LAINÉ (T.) 1999. The White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos* getting over the population decline ? Monitoring studies in 1997-1998. *Linnut- Vuosikirja* : 4-9.
- LAINÉ (T.) 2007. Monitoring studies of the White backed Woodpecker in Finland in 2004-2007. *Linnut-Vuosikirja*: 4-8.
- LAINÉ (T.) 2009. White-backed Woodpeckers in Finland in 2007-2009. *Linnut-Vuosikirja*: 51-57 (en Finnois).
- LAMMERTINCK (M.) 2004. A multiple site comparison of Woodpecker communities in Bornean lowland and hill forests. *Conservation Biology*, 18 (3) : 746-757.
- LAMMERTINCK (M.) 2007. *Community ecology and logging responses of Southeast Asian Woodpeckers (Picidae, Aves)*. PhD Thesis, Amsterdam.
- LAMMERTINCK (M.) 2014. Trends in threat status and priorities in conservation of the woodpeckers of the world. *Acta Ornithologica*, 49: 207-219.
- LANDLER (L.), JUSINO (M.A.), SKELTON (J.) & WALTERS (J.R.) 2014. Global trends in woodpecker cavity entrance orientation: latitudinal and continental effects suggest regional climate influence. *Acta Ornithologica*, 49-2: 257-266.
- LANZ (M.) & BÜHLER (U.) 2018. Pic à dos blanc *Dendrocopos leucotos* pp. 296-297. In: KNAUS (P.), ANTONIAZZA (S.), WECHSLER (S.), GUÉLAT (J.), KÉRY (M.), STREBEL (N.) & SÄTTLER (T.) *Atlas des Oiseaux nicheurs de Suisse 2013-2017. Distribution et évolution des effectifs en Suisse et au Liechtenstein*. Station Ornithologique Suisse, Sempach.
- LANZ (M.), KREISS (O.) & KELLER (V.) 2020. *Dendrocopos leucotos* White-backed Woodpecker, pp. 506-507. In: KELLER (V.), HERRANDO (S.), VORISEK (P.) et al., 2020. *European Breeding Bird Atlas 2. Distribution, Abundance and Change*. European Bird Census Council & Lynx Edicions, Barcelone.
- Lapini (L.) & Tellini (G.) 1993-94. La collezione ornitologica Carlo Beni di Stia (Toscana) come documento storico dell'avifauna di un territorio. *Quad. Mus. Stor. Nat. Livorno*, 13 : 55-65.
- LARRIEU (L.) & CABANETTES (A.) 2012. Species, live status, and diameter are important tree features for diversity and abundance of tree microhabitats in subnatural montane beech-fir forests. *Can. J. For. Res.* 42: 1433-1445.
- LARRIEU (L.), CABANETTES (A.) & DELARUE (A.) 2012. Impact of silviculture on dead wood and on the distribution and frequency of tree microhabitats in montane beech-fir forests of the Pyrenees. *Eur. J. Forest Res.*, 131: 773-786.
- LARRIEU (L.), CABANETTES (A.), BRIN (A.), BOUGET (C.) & DECONCHAT (M.) 2014. Tree microhabitats at the stand scale in montane beech-fir forests : practical information for taxa conservation in forestry. *Eur. J. Forest Res.*, 133: 355-367.
- LARRIEU (L.), PAILLET (Y.), WINTER (S.), BÜTLER (R.), KRAUS (D.), KRUMM (F.), LACHAT (T.), MICHEL (A.K.), REGNERY (B.) & VANDEKERKHOVE (K.) 2018. Tree related microhabitats in temperate and Mediterranean European forests : A hierarchical typology for inventory standardization. *Ecological Indicators*, 84: 194-207.
- LASSAUCE (A.), PAILLET (Y.), JACTEL (H.) & BOUGET (C.) 2011. Deadwood as a surrogate for forest biodiversity : meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms. *Ecological Indicators*, 11: 1027-1039.
- LA TOUCHE (J.-D.) 1900. Notes on the birds of North-West Fohkien. *Ibis*, 42 (1) : 34-51.
- LAYBOURNE (R.C.), DEEDRICK (D.W.) & HUEBER (F.M.) 1994. Feather in amber is earliest New World fossil of *Picidae*. *Wilson Bull.*, 106: 18-25.
- LEE (H.Y.), LEE (S.K.) & YU (S.L.) 1990. Karyotype of Korean birds, VI ; Karyological analysis on two species of the genus *Dendrocopos* by C-banding method. *Korean Journal of Zoology*, 33 (2) : 217-221.
- LEGENDRE (M.) 1929. Notes sur les pics rares ou peu connus de la faune française. *L'Oiseau & la R.F.O.*, 10: 453-459.
- LEHIKONEN (A.), LEHIKONEN (P.), LINDEN (A.) & LAINÉ (T.) 2011. Population trend and status of the endangered White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos* in Finland. *Ornis Fennica*, 88: 195-207.
- LEI (F.), QU (Y.), SONG (G.), ALSTRÖM (P.) & FJELDSA (J.) 2017. The potential drivers in forming avian biodiversity hotspots in the East Himalaya Mountains of South-West China. *Integrative Zoology*, 10: 171-181.
- LEI (F.) & SONG (G.) 2020. Tso-Hsin Cheng: The founder of modern ornithology and zoogeography in China. *Protein Cell* : <https://doi.org/10.1007/s13238-020-00761-3>.
- LEIBER (A.) 1907. Anatomie der Spechtzunge. *Zoologica*, 51: 1-79.
- LEKAGUL (B.) & ROUND (P.) 1991. *A guide to the birds of Thailand*. Saha Karn Bhaet Ltd.
- LI (M.H.), VALIMAKI (K.), PIHA (M.), PAKKALA (T.) & MERILA (J.) 2009. Extrapair Paternity and Maternity in the Three-Toed Woodpecker, *Picoides tridactylus* : Insights from Microsatellite-Based Parentage Analysis. *PLoS ONE* 4 (11) : e7895.
- LIGON (J.D.) 2004. *The evolution of avian breeding systems*. Oxford University Press.

- LINT (A.) 1965. The diurnal rhythm of *Dryobates leucotos leucotos*. *Eesti Loodus*, 6: 359-360.
- LIU (Y.), QIU (X.), YU (T.), TAO (J.) & CHENG (Z.) 2017. How does a woodpecker work ? An impact dynamics approach. *Acta Mec. Sinica*, 31 (2) : 181-190.
- LIVANOVA (E.B.), TEPLOV (V.V.), LIVANOV (S.G.) 1997. The first record of the WbW in Pechora-Ilych Nature Reserve, p. 98. In: *Materials on distribution of birds in the Urals, Cis-Uralia and West Siberia*. Ekaterinburg (en Russe).
- LIVEZEY ((B.C.) & SUZI (R.L.) 2007. Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves : Neornithes) based on comparative anatomy. II. Analysis and discussion. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 149: 1-95.
- LLORENTE (L.), ASCASO (J.C.) & CHELIZ (G.) 2007. Historia de un descubrimiento reciente. *Quercus* 237: 14-15.
- LOBKOV (E.G.) 1987. On the Kamchatka white-backed woodpecker, *Dendrocopos leucotos voznesenskii* Buturlin, 1907. *Zoologicheskii Zhurnal*, 664: 630-632.
- LOCHE (V.) 1852. Observations ornithologiques faites en 1851 dans les Pyrénées. *Actes Soc. Linn. De Bordeaux*, 18 (2^e série: 8) : 80-90.
- LOHMUS (A.), ELTS (J.), EVESTUS (T.), KINKS (R.), KULPSOO (R.), LEIVITS (A.), NELLIS (R.) & VALU (U.) 2000. Numbers of breeding woodpeckers in Estonia. *Hirundo*, 13 (2) : 67-81.
- LOHMUS (A.), KINKS (R.) & SOON (M.) 2010. The importance of dead-wood supply for woodpeckers in Estonia. *Baltic Forestry*, 16-1: 76-86.
- LOHR (B.) 2013. Auditory brainstem responses and auditory thresholds in woodpeckers. *The Journal of Acoustical Society of America*, 133 (1) : 337-342.
- LÖNNBERG (E.) 1908. Contributions to the Ornis of Saghalin. *Journal of the College of Science, Imperial University*, 23-14: 1-69.
- LORENZ (T.) 1887. *Beitrag zur Kenntniss ornithologischer Fauna an der Nordseite des Kaukasus*. Moscou.
- LORENZ (T.J.), VIERLING (K.T.), JOHNSON (H.N.) & FISCHER (F.C.) 2017. The role of wood hardness in limiting nest site selection in avian cavity excavators. *Ecological Applications*, 25 (4) : 1016-1033.
- LUCAS (F.A.) 1897. The tongue of Woodpeckers. *Bulletin of the US Département of Agriculture, division of ornithology and mammalogy* : 35-39.
- LUNK (S.) 2013. Ein Weißrückenspecht *Dendrocopos leucotos* an Bord eines Segelkutters in der Barentssee– der nördlichste (Weißrückens-) Specht der Welt? *Die Vogelwelt*, 134-2.
- LVOV (D.K.), SHCHELKANOV (M.Y.), ALKHOVSKY (S.V.) & DERYABIN (P.G.) 2017. *Zoonotic Viruses of Northern Eurasia: Taxonomy and Ecology*. Academic Press.
- MAA (T.C.) & KUO (J.S.) 1967. A field survey of Arthropod parasites of birds in Taiwan. *J. Med. Ent.*, 1 (4) : 395-401.
- Mac GHIE (H.A.) & LOGUNOV (D.) 2007. Discovering the breeding grounds of Ross's Gull : 100 years on. *British Birds*, 98: 589-599.
- MAGRI (D.), VENDRAMIN (G.), COMPS (B.), DUPANLOUP (I.), GEBUREK (T.), GÖMÖRY (D.), LATALOWA (L.), LITT (T.), PAULE (L.), ROURE (J.M.), TANTAU (I.), VAN DER KNAAP (W.O.), PETIT (R.J.) & DE BEAULIEU (J.-L.) 2006. A new scenario for the Quaternary history of European beech populations : palaeobotanical evidence and genetic consequences. *New Phytologist*, 171: 199-221.
- MAGRI (D.) 2008. Patterns of post-glacial spread and the extend of glacial refugia of european beech (*Fagus sylvatica*). *Journal of Biogeography*, 35: 450-463.
- MAKATSCH (W.) 1977. *Die Eier der Vögel Europas. Eine Darstellung der Brutbiologie aller in Europa brütenden Vogelarten*. Band 2. Neumann Verlag.
- MALHERBE (A.) 1861. *Monographie des Picidés*, 4 volumes. Metz.
- MANEGOLD (A.) & LOUCHART (A.) 2012. Biogeographic and paleoenvironmental implications of a new woodpecker species (Aves, Picidae) from the early pliocene of South Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32 (4) : 926-938.
- MANEGOLD (A.) & TÖPFER (I.) 2013. The systematic position of *Hemicircus* and the stepwise evolution of adaptations for drilling, tapping and climbing up in true woodpeckers (Picinae, Picidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 51: 72-82.
- MANETTI (S.) 1769. *Storia Naturale degli Uccelli*. Tome II. Firenze.
- MANTHEY (J.D.), MOYLE (R.G.) & BOISSINOT (S.) 2018. Multiple and independent phases of transposable element amplification in the genome of Piciformes (Woodpeckers and allies). *Genome Bio. Evol.*, 10 (6) : 1145-1456.
- MÄNTYLÄ (E.), KLEIER (S.), KIPPER (S.) & HILKER (M.) 2017. The attraction of insectivorous tit species to herbivore-damage Scots Pines. *Journal of Ornithology*, 158 (2) : 479-491.
- MARQUES (D.) & JAQUIER (S.) 2020. 29^e rapport de la Commission de l'avifaune suisse: Oiseaux rares et observations inhabituelles en Suisse en 2019. *Nos Oiseaux*, 67/4: 247-271.
- MARTIKAINEN (P.), KAILA (L.) & HAILA (Y.) 1998. Threatened beetles in white-backed woodpecker habitats. *Conserv. Biol.*, 12: 293-301.
- MARTIN (K.) & EADIE (J.M.) 1999. Nest-webs : a community-wide approach to the management and conservation of cavity-nesting forest birds. *Forest Ecology and Management*, 115: 243-257.
- 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.
- MARTIN (K.) 2017. Nest webs and ecological services : the roles of woodpeckers in tree cavity-using wildlife communities in North America. *Denisia* 36, Neue serie 164: 77-86.

- MARTIN (T.E.) 2014. Consequences of habitat change and resource selection specialisation for population limitation in cavity-nesting birds. *Journal of Applied Ecology*, 52-2: 475-485.
- MARTINEZ (N.), SCHWEIZER (M.) & SCHNEIDER (F.) 2022. Oiseaux rares et observations inhabituelles en Suisse en 2021. *Nos Oiseaux*, 69 (4) : 229-252.
- MARTINEZ del CASTILLO (E.) et al. 2022. Climate-change-driven growth decline of European beech forests. *Communications Biology*, 5 (1)
- MASUDA (R.), SATO (T.), GRÖNWALL (O.) & KATO (M.) 2008. Bird and mammal specimens in the Swedish Museum of Natural History originating from Hokkaido University : Bergman's collection and a specimen gifted from professor Saburo Hatta. *Bulletin of Botanic Garden, Hokkaido University*, 8: 1-13.
- MATSUOKA (S.) 1979. Ecological significance of the early breeding in White-backed woodpeckers *Dendrocopos leucotos*. *Tori*, 28: 63-75.
- MATSUOKA (S.) 1983. Change of iris color with age in Great-spotted Woodpeckers *Dendrocopos major*. *Tori*, 32: 139-143.
- MATSUOKA (S.) 1987. Pellet regurgitation by Great spotted *Dendrocopos major* and White-backed Woodpeckers *Dendrocopos leucotos*. *Japanese Journal of Ornithology*, 35: 75-76.
- MATSUOKA (S.) 2008. Wood hardness in nest trees of the Great spotted Woodpecker *Dendrocopos major*. *Ornithological Science*, 7: 59-66.
- MATSUOKA (S.) 2010. Great spotted Woodpeckers *Dendrocopos major* detect variation in wood hardness before excavating nest holes. *Ornithological Science*, 9: 67-74.
- MATVEJEV (S.D.) & VASIĆ (V.F.) 1973. *Catalogus Faunae Jugoslaviae*. Academia Scientiarum et Artium Slovenica, Ljubljana.
- MATVEJEV (S.D.) & VASIĆ (V.F.) 1977. *Catalogus Faunae Jugoslaviae (Addenda et Corrigenda)*. *Larus*, 29-30: 123-136.
- MATVEJEV (S.D.) 1977. *Survey of Balkan Peninsula bird fauna, part I : woodpeckers and perching birds*. Serbian Acad. Scien. Arts, monogr. 491, Belgrade (en Serbe).
- MATYSEK (M.) & KAJTOCH (L.) 2010. White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos* and Three-toed Woodpecker *Picoides tridactylus* in the Beskid Sredni Mountains (SE Poland). *Ornis Polonica*, 3: 230-234.
- MATYSEK (M.), WYKA (J.), BINKIEWICZ (B.), SZEWCZYK (G.), BOBAK (J.), WIERZBANOWSKI (S.) & CICHOCKI (W.) 2020. Abundance et répartition des pics Picidae dans le parc national des Tatras. *Ornis Polonica*, 61: 32-47 (en Polonais avec résumé anglais).
- MAURER (G.), PORTUGAL (S.J.), HAUBER (M.E.), MIKSIK (I.), RUSSELL (D.G.D.) & CASSEY (P.) 2017. First light for avian embryos : Eggshell thickness and pigmentation mediate variation in development and UV exposure in wild bird eggs. *Functional Ecology*, 29: 209-218.
- MAY (P.R.A.), FUSTER (J.M.), HABER (J.) & HIRSCHMAN (A.) 1979. Woodpecker drilling behaviour : an endorsement of the rotational theory of impact brain injury. *Arch. Neurol.*, 36: 370-373.
- MAYAUD (N.) 1941. Commentaires sur l'ornithologie française. *L'Oiseau Rev. Franç. Orn.*, 11 (N. spécial) : LIX-CXXXVI.
- MAYAUD (N.) 1959. Notes d'ornithologie française. *Alauda*, 27: 223-224.
- MAYER (E.) & WILSON (J.S.) 2011. *Where Swifts still nest in ancient trees...The Białowieża primeval forest, Poland*. Swift Conservation.
- MAYR (G.) 2001. The earliest fossil record of a modern type Piciform bird from the late Oligocène of Germany. *J. Ornithology*, 142: 2-6.
- MAYR (G.) 2007. A tiny barbet-like bird from the lower Oligocene of Germany: the smallest species and earliest substantial fossil record of the Pici (woodpeckers and allies). *The Auk*, 122 (4) : 1055-1063.
- MAYR (G.) & SMITH (R.) 2001. Ducks, rails, and limicoline waders (Aves : Anseriformes, Gruiformes, Charadriiformes) from the lowermost Oligocene of Belgium. *Geobios*, 34: 547-561.
- MAYRHOFER (M.), KIRCHMEIR (H.), WEIGAND (E.) & MAYRHOFER (E.) 2017. Assessment of forest wilderness in Kalkalpen National Park. *Eco. Mont.*, 7 (2) : 30-40.
- MAZIARZ (M.) & WESOŁOWSKI (T.) 2014. Does darkness limit the use of tree cavities for nesting by birds? *Journal of Ornithology*, 155 (3) : 793-799.
- MEARNS (B.) & MEARNS (R.) 1988. *Biographies for birdwatchers*. Academic Press, Londres. 490 p.
- MELLETTI (M.) & PENTERIANI (V.) 2003. Nesting and feeding tree selection in the endangered White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos lilfordi*. *Wilson Bull.*, 115-3: 299-306.
- MERGANICOVA (K.), MERGANIC (J.), SVOBODA (M.), BACE (R.) & SEBEN (V.) 2012. Dead wood in forest ecosystems pp. 81-108 In: BLANCO J. A. (ed.) *Forest ecosystems, more than just trees*.
- MERSTEN-KATZ (C.), BARNEA (A.), YOM-TOV (Y.) & AR (A.) 2012. The woodpecker's cavity microenvironment: advantageous or restricting? *Avian Biology Research*, 5 (4): 227-237.
- MEY (E.) 2003. Johann Matthäus BECHSTEIN (1757-1822) : Vater der deutschen Vogelkunde? *Rudolstädter nat. hist. Schr. II* : 63-100.
- MICHON (S.) 2014. *Comparison of tree cavity abundance and characteristics in managed and unmanaged Swedish boreal forest*. Thesis, Department of Wildlife, Fish and Environmental Studies, Umeå.
- MIETTINEN (J.) 2003. Age determination in woodpeckers pp. 127-131 In: PECHACEK (P.) & D'OLEIRE-OLTMANN (W): *International Woodpecker Symposium. Proceedings. Forschungsbericht 48, Nationalparkverwaltung Berchtesgaden*.

- MIKAMI (O.K.) 2019. Nesting on man-made structures by birds in Japan: cases and perspectives. *Japanese Journal of Ornithology*, 68: 1-18 (en Japonais).
- MIKUSINSKI (G.), GROMADZKI (M.) & CHILARECKI (P.) 2001. Woodpeckers as indicators of forest bird diversity. *Conservation Biology*, 15 (1) : 208-2017.
- MIKUSINSKI (G.) 2006. Woodpeckers : distribution, conservation and research in a global perspective. *Ann. Zool. Fenneci*, 43: 86-95.
- MILES (M.C.), SCHUPPE (E.R.), LIGON IV (R.M.) & FUXJAGER (M.J.) 2018. Macroevolutionary patterning of woodpecker drums reveals how sexual selection elaborates signals under constraint. *Proc. R. Soc. B* 285: 20172628.
- MIRANDA (B.) 2007. *Space use of sympatric woodpecker species : implications for habitat use analysis and guild structure*. Thèse, Zurich.
- MISCHENKO (A.L.) (ed.). *Estimation of numbers and trends for birds of the European part of Russia* ("European Red List of Birds"). Moscow, in press.
- MLIKOVSKY (J.) 1989. Brain size in birds : 3 Columbiformes through Piciformes. *Vest. cs. Spolec Zool.*, 53: 252-264.
- MOLLET (P.), ZBINDEN (N.) & SCHMID (H.) 2009. An increase in the population of woodpeckers and other bird species thanks to an increase in the quantities of deadwood? *Schweiz Z. Forstwes*, 160: 334-340.
- MOLTONI (E.) 1959a. Il Picchio dalmatino o Picchio bianco di Lilford *Dendrocopos leucotos lilfordi* (Sharpe et Dresser) nidifica nel Parco Nazionale degli Abruzzi. *Riv. Scienze Naturali « Natura »*, vol. 50: 77-79.
- MOLTONI (E.) 1959b. Escursione ornitologica al Parco Nazionale degli Abruzzi (23-31 maggio 1959). *Riv. Ital. Orn.*, 29: 129-169.
- MOLTONI (E.) & BRICHETTI (P.) 1977. Osservazioni ornitologiche in Corsica alla fine del maggio 1977. *Riv. Ital. Orn.*, 47: 149-205.
- MOMIYAMA (T.) 1927. On the specimens of birds collected on Quelpart Island, south of Korea. *Tori*, 5: 111-124 (en Japonais).
- MONTALTI (D.) & SALIBIÁN (A.) 2000. Uropygial gland size and avian habitat. *Ornitologia Neotropical*, 11: 297-306.
- MOODY (N.M.), VIVLAMORE (E.K.) & FUXJAGER (M.J.) 2022. Woodpecker drum evolution : an analysis of co-variation in elements of a multi-component acoustic display among and within species. *Evolution*, 76-7 : 1469-1480.
- MOORE (W.S.) & MIGLIA (K.) 2009. Woodpeckers, Toucans, Barbets and allies (Piciformes), pp. 445-450 In: *The Timetree of life*, S.B. HEDGES & S. KUMAR Edts. Oxford University Press.
- MORIOKA (H.), DIKINSON (E.C.), HIRAOKA (T.), ALLEN (D.) & YAMASAKI (T.) 2007. Types of Japanese birds. *National Science Museum Monographs N° 28*, Tokyo.
- MÖRNER (T.) & PETERSSON (L.) 1999. Lead Poisoning in Woodpeckers in Sweden. *Journal of Wildlife Diseases*, 35 (4) : 763-765.
- MOURER-CHAUVIRÉ (C.) 1979. Les oiseaux de la fin des temps glaciaires en France. La disparition des espèces froides. In: SONNEVILLE-BORDES (D.) : *La fin des temps glaciaires en Europe*. Colloques Internationaux CNRS 271: 105-111.
- MOURER-CHAUVIRÉ (C.) 1980. La faune d'oiseaux du Pléistocène en Europe occidentale. In: CHALINE (J.) : *Problèmes de stratigraphie quaternaire en France et dans les pays limitrophes*. *Suppl. Bull. Assoc. fr. Et. Quat.*, NS 1: 353-358.
- MÜLLER (J.) & BÜTLER (R.) 2010. A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations in European forests. *Eur. J. Forest Res.*, 129: 981-992.
- MYCZKO (L.), ROSIN (Z.M.), SKORKA (P.) & TRYJANOWSKI (P.) 2014. Urbanization level and woodland size are major drivers of woodpecker species richness and abundance. *e. PLoS ONE* 9 (4) : e94218. doi : 10.1371/journal.pone.0094218.
- MYCZKO (L.), MIZEROVA (Z.), KUBICKA (A.M.), SPARKS (T.H.) & HROMADA (M.) 2020. Bill morphology and biometrics of three sibling woodpecker species from sympatric populations. *Bird Study*, Doi : 10.1080/00063657.2020.1726873.
- NAM (H.Y.), KIM (E.M.), CHOI (C.Y.) & KANG (C.W.), 2019. Avifauna of Gungdae Oreum and its seasonal changes in the Jeju Eastern Oreum Group in Jeju Island, Korea. *Journal of Asia-Pacific Biodiversity*, 12: 515-521.
- NAGEL (T.A.), FIRM (D.), PISEK (R.), MIHELIC (T.), HLADNIC (D.), DE GROOT (M.) & ROZENBERGAR (D.) 2017. Evaluating the influence of integrative forest management on old-growth habitat structures in a temperate forest region. *Biological Conservation*, 216: 101-107.
- NAGER (R.G.), MONAGHAN (P.), GRIFFITHS (R.), HOUSTON (D.C.) & DAWSON (R.) 1999. Experimental demonstration that offspring sex ratio varies with maternal condition. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 96 : 570-573.
- NAVARRO-SIGÜENZA (A.G.), VASQUEZ-MIRANDA (H.), HERNANDEZ-ALONSO (G.), GARCIA-TREJO (E.A.) & SANCHEZ-GONZALEZ (L.A.) 2017. Complex biogeographic scenarios revealed in the diversification of the largest woodpecker radiation in the New World. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 112: 53-67.
- NEWTON (A.) 1881. The White-backed woodpecker not a British bird. *The Zoologist* : 399-401.
- NEWTON (I.) 1994. The rôle of nest sites in limiting the numbers of hole-nesting birds-a review. *Biological Conservation*, 70: 265-276.
- NEWTON (I.) 2003. *The speciation and biogeography of birds*. Academic Press, London.
- NI (J.), YU (G.), HARRISON (S.P.) & PRENTICE (I.C.), 2010. Paleovegetation in China during the late Quaternary : biome reconstructions based on a global scheme of plant functional type. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 289: 44-61.
- NOGUÉS BRAVO (D.) & MARTÍNEZ-RICA (J.P.) 2006 El efecto de factores de escala biogeográfica y paisajística en la distribución del Pico dorsiblanco, *Dendrocopos leucotos*, en Navarra. Rapport inédit.
- NOVAL (A.) 1977. Pico dorsiblanco in NOVAL (A.) *El Libro de la Fauna Iberica*, vol. 7. Ediciones Naranco, Oviedo.

- NUORTEVA (M.), PATOMÄKI (J.) & SAARI (L.) 1981. Large poplar Longhorn *Saperda cacharias* (L.) as food for White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos* (Bechst.). *Sylva Fennica*, 15: 208-221.
- ODA (J.), SAKAMOTO (J.) & SAKANO (K.) 2007. Mechanical evaluation of the skeletal structure and tissue of the woodpecker and its shock absorbing system. *JSME International Journal, Serie A*, 49 (3) : 390-396.
- O'DANIELS (S.T.), KESLER (D.C.), MIHAIL (J.D.), WEBB (E.B.) & WERNER (S.J.) 2018. Visual cues for woodpeckers : Light reflectance of decayed wood varies by decay fungus. *Wilson J. Ornithol.*, 130: 200–212.
- OGAWA (M.) 1907. Notes on M. Alan Owston's collection of birds from the islands lying between Kiushu and Formosa. *The Zoological Society of Japan*: 175-232.
- OGILVIE-GRANT (W.R.) & LA TOUCHE (J.D.D.) 1907. On the Birds of the Island of Formosa. *Ibis* : 151-198.
- OH (T.H.), HEO (J.W.), BAEK (C.Y.), JUNG (J.W.), YOUM (K.S.), NO (S.H.) & CHO (S.R.) 2017. Study of the use of habitats by the Woodpecker (*D. kizuki*, *D. leucotos*, *D. major* and *Picus canus*) in Gyeryong Mountain, Korea. *The Korean journal of Ornithology*, 23 (2) : 29-38.
- OLSON (S.L.) 1987. The fossil record of birds. In: FARNER (D.S.), KING (J.R.) & PARKES (K.C.) (ed.) : *Avian Biology*, Vol. 8.– Academic Press, Orlando, Floride.
- ORNITHOLOGICAL SOCIETY OF JAPAN, 2012. *Check-list of Japanese Birds, 7th revised edition*.
- OUELLET (H.) 1977. Relationships of woodpecker genera *Dendrocopos* KOCH and *Picoides* LACEPEDE (Aves : Picidae). *Ardea*, 65:165-183.
- PACLIK (M.) & WEIDINGER (K.) 2007. Microclimate of tree cavities during winter nights-implications for roost site selection in birds. *International Journal of Biometeorology*, 51: 287-293.
- PACLIK (M.), MISIK (J.) & WEIDINGER (K.) 2009. Nest predation and nest defence in European and North-American Woodpeckers: a review. *Ann. Zool. Fennici*, 46: 361-379.
- PALLAS (P.S.) 1811. *Zoographia rosso-asiatica, sistens omnium animalium in extenso imperio rossico et adjacentibus maribus observatorum recensionem, domicilia, mores et descriptiones, anatomen atque icones plurimorum*.
- PAPADOPOL (A.) 1973. Contributions à la connaissance complexe des Pics (Picidae) en Roumanie. *Extrait travaux Museum Histoire Naturelle Grigore Antipa*, 13: 387-408.
- PARAU (L.) & WINK (M.) 2021. Common patterns in the molecular phylogeography of western opaleartic birds : a comprehensive review. *Journal of Ornithology*, 162 : 937-959.
- PARIS (P.) 1913. Recherches sur la Glante uropygienne des oiseaux. *Archives de zoologie expérimentale et générale*.
- PARIS (P.) 1921. *Faune de France*, Tome 2. Paris.
- PARK (C.R.), KIM (E.M.) & KANG (C.W.) 2011. The Characteristics of Bird Community at Hannam Area of Jeju Experimental Forests. *Kor. J. Env. Eco.* 25 (6) : 828-835 (en Coréen avec résumé anglais).
- PARK (H.S.) & WON (P.O.) 1980. A survey of birds in Jeju (Quelpart) Island. *Journal of the Yamashina Institute for Ornithology*, 12 (1) : 14-39.
- PASINELLI (G.), HEGELBACH (J.) & REYER (H.U.) 2001. Spacing behaviour of the Middle spotted Woodpecker in Central Europe. *Journal of Wildlife Management*, 65 (3) : 432-441.
- PATRIKKEEV (M.) 2003. *The Birds of Azerbaijan*. Russian Nature Press.
- PATTANAVIBOOL (A.) & EDGE (W.D.) 1997. Single tree selection silviculture affects cavity resources in mixed deciduous forests in Thailand. *J. Wildl. Manag.*, 60: 67-73.
- PAUTROT (C.) 2009. La collection de Pics du Muséum de Metz. *Bull. Soc. Hist. Nat. de Moselle*, 51: 165-188.
- PAVLIK (S.) 1999. Breeding ecology of the whitebacked woodpecker *Dendrocopos leucotos* in an oak forest. *Biologia Bratislava*, 54-2: 187-194.
- PECHACEK (P.) & KRISTIN (A.) 1993. Nahrung der Spechte im Nationalpark Berchtesgaden. *Die Vogelwelt*, 114 (4) : 165-177.
- PECHACEK (P.), MICHALEK (K.G.), WINKLER (H.) & BLOMQUIST (D.) 2007. Monogamy with exceptions : social and genetic mating system in a bird species with high paternal investment. *Behaviour*, 142 (8) : 1093-1114.
- PECHACEK (P.), MICHALEK (K.G.), WINKLER (H.) & BLOMQUIST (D.) 2007. Classical polyandry found in the Three-toed Woodpecker *Picoides tridactylus*. *J. Ornithol.*, 147: 112-114.
- PECSICS (T.), SEGESDI (M.), FARAGO (S.), GORMAN (G.) & CSÖRGO (T.) 2023. Diversity of cranial shape in European Woodpecker species (Picidae). *Ornis Hungarica*, 31 (1) : 111-125.
- PEDROCCHI-RENAULT (C.) 1987. Fauna Ornitica del Alto Aragon Occidental. *Monographias del Instituto Pirenaico de Ecologia* n° 1, 210 p.
- PEKLO (A.M.) 2011. Materials on feeding of the birds of Northwest Caucasus. Report 2. Galliformes, Piciformes. *Berkut*, 20 (1-2) : 29-36.
- PERKTAS (U.) & QUINTERO (E.) 2013. A wide geographical survey of mitochondrial DNA variation in the Great spotted woodpecker complex, *Dendrocopos major* (Aves : Picidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 108: 173-188.
- PERONACE (V.), CECERE (J.G.), GUSTIN (M.) & RONDININI (C.) 2012. Lista rossa 2011 degli Uccelli nidificanti in Italia. *Avocetta*, 36: 11-58.
- PERRINS (C.M.) 1997. Eggs, egg formation and timing of breeding. *Ibis*, 138: 2-15.

- PERRY (M.C.) (ed.), 2007. The Washington Biologists' Field Club: Its Members and its History (1900-2006). *The Washington Biologists' Field Club*, Washington, D.C. PERUSEK (M.) 1991. Balkan Woodpecker *Dendrocopos lilfordi* breeds also in Slovenia. *Acrocephalus*, 12 : 14-17.
- PERUSEK (M.) 2007. *The influence of some ecological and other factors on the distribution of selected birds in kočevsko forests*. Thèse Université de Ljubjana (en Slovène).
- PETROPAVLOVSK-KAMCHATSKY, 2000. *Catalog of vertebrates of Kamchatka and adjacent waters*. Russian Academy of Sciences, Far-Eastern branch. Kamchatka Institute of Ecology (en Russe). 166 p.
- PHILIPON (P.) & CHEDDADI (R.) 2007. Des forêts venues du froid. *La Recherche* 385: 44-47.
- PIECHOCKI (R.) 1958. *Beiträge zur avifauna Nordund-Nordost Chinas (Mandschurei)*. Ställt. Museum für Tierkunde, Bd. 24, Dresden.
- PINCHERA (E.) & PELLEGRINI (M.) 1999. Spaziatura e densità dei siti di riproduzione di *Picidae* in due aree dell'Appennino Centrale. *Riv. Ital. Orn.*, 69: 105-113.
- PIKE (T.W.) & PETRIE (M.) 2003. Potential mechanisms of avian sex manipulation. *Biological Review*, 78: 553-574.
- PONS (J.-M.) 2014. *Différentiation génétique des pics à dos blanc des Pyrénées (Dendrocopos leucotos lilfordi)*. Rapport inédit.
- PONS (J.-M.) 2017. *Différentiation génétique des pics à dos blanc des Pyrénées (Dendrocopos leucotos lilfordi). Etat d'avancement au 1^{er} décembre 2017*. Rapport inédit.
- PONS (J.-M.), CAMPION (D.), CHIOZZI (G.), ETTWEIN (A.), GRANGÉ (J.-L.), KAJTOCH (L.), MAGJASKI (T.D.), RAKOVIC (M.), WINKLER (H.) & FUCHS (J.) 2021.
- Phylogeography of a widespread Palaearctic forest bird species : The White-backed Woodpecker (Aves, Picidae). *Zoologica Scripta*, 50 (12) : 155-172.
- POTENA (G.), PANELLA (M.), SAMARRONE (L.), ALTEA (T.), MANCINELLI (A.), MUSILLI (G.) & POSILICO (M.) 2009. Il Picchio dorsobianco *Dendrocopos leucotos lilfordi* e la struttura forestale in fagetta. *Alula*, 16 (1-2) : 381-383.
- POTT (R.) 2000. Palaeoclimate and vegetation-longterm vegetation dynamics in central Europe with particular reference to beech. *Phytocoenologia*, 30 (3-4) : 285-333.
- POWYS (T.L.) 1860. Notes on birds observed in the Ionian Islands and the provinces of Albania proper, Epirus, Arcania and Montenegro. *Ibis*, 2 (3) : 228-239.
- PRICE (R.D.) 1964. *Colpocephalum (Mallophaga: Menoponidae)* from the Piciforms. *Journal of the New-York Entomological Society*, 72: 162-167.
- PRICE (T.) 2018. Foreword pp. VII-X. In: TIETZE (D.T.) (Editor) : *Bird species how they arise, modify and vanish*. Springer.
- PRUM (R.O.), BERV (J.S.), DORNBERG (A.), FIELD (D.J.), TOWNSEND (J.P.), MORIARTY LEMMON (E.) & LEMMON (A.R.) 2017. A comprehensive phylogeny of birds (Aves) using targeted next-generation DNA sequencing. *Research Letters* : 1-5.
- PUGACEWICZ (E.) 2011. Estimation of number of the White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos* and the Three-toed Woodpecker *Picooides tridactylus* in physiographic plot in the Białowieża Forest, using active searching. *Dubelt*, 3: 45-75 (en Polonais).
- PÜHRINGER (N.) & SULZBACHER (B.) 2009. Erhebung von Spechten und Eulen im Nationalpark Kalkalpen im Jahr 2008. Annual meeting of the Working Group of the German Ornithologists Society on Woodpeckers. *Series of the National Park Kalkalpen*, Volume 10.
- PURROY (F.J.) 1972. El Pico dorsoblanco (*Dendrocopos leucotos*) del Pirineo. *Ardeola*, 16: 145-158.
- PUZOVI (S.), SIMI (D.), SAVELJIĆ (D.), GERGELJ (J.), TUČAKOV (M.), STOJNIĆ (N.), HULO (I.), HAM (I.), VIZI (O.), ŠČIBAN (M.), RUŽIĆ (M.), VUANOVIĆ (M.) & JOVANOVIĆ (T.) 2017. Birds of Serbia and Montenegro - breeding population estimates and trends : 1990-2002. *Ciconia*, 12: 35-120.
- PYLE (P.) & HOWELL (S.N.G.) 1997. Flight-feathers molt patterns and age in North-American Woodpeckers. *J. Field Ornithology*, 66 (4) : 564-581.
- RADDE (G.F.R.) 1884. *Ornis Caucasica. Die Vogelwelt des Kaukasus : systematisch und biologisch- geographisch beschrieben*. Cassel.
- RADU (S.) 2007. 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*. Editions Tec. Et Doc., Paris.
- RAJKOVIĆ (D.), RADIŠIĆ (D.) & RADAKOVIĆ (M.) 2018. White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos*. In RADIŠIĆ et al., (eds): *Red Book of Fauna of Serbia III - Birds*. Institute for Nature Conservation of Serbia, University of Novi Sad, Faculty of Sciences Department of Biology and Ecology & Bird Protection and Study Society of Serbia, Belgrade, Serbia. Pp 363-366.
- RANIUS (T.) & FAHRIG (L.) 2007. Targets for maintenance of dead wood for biodiversity conservation based on extinction thresholds. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 21: 201-208.
- RANKKA (E.) 2021. *Factors influencing the White-backed Woodpeckers (Dendrocopos leucotos) choice of feeding trees in the Umeå region*. Thèse, Umeå University, Faculty of Science and Technology.
- RED'KIN (Y.A.) 2017. On subspecies affinity of certain species of woodpeckers from the Amur region and Primorski Krai.
- REDOLFI DE ZAN (L.), BATTISTI (C.), & CARPANETO (G.M.), 2014. Bird and beetle assemblages in relict beech forests of central Italy : A multi-taxa approach to assess the importance of dead wood in biodiversity conservation. *Community Ecology*, 15 (2) : 235-345.
- REEBER (S.), KAYSER (Y.) & le CHN, 2017. Les Oiseaux rares en France en 2017. *Ornithos*, 23-6: 300-329.
- REMM (J.) & LOHMUS (A.) 2011. Tree-cavities in forests : the broad distribution pattern of a keystone structure for biodiversity. *Forest Ecology and Management*, 262: 579-585.

- REPASKY (R.), BLEUE (R.J.) & DOERR (P.D.) 1991. Laying Red-cockated Woodpeckers cache bone fragments. *The Condor*, 93: 458-461.
- RESANO-MAYOR (J.), FERNANDEZ-MARTI (A.), HERNANDEZ-GOMEZ (S.), TORANZO (I.), ESPAÑA (A.), GIL (J.A.), DE GABRIEL (M.), REUTSKY (N.) 2014. An annotated list of the birds of the Astrakhan region indicating their distribution by nature-territorial complexes. *Astrakhan Bulletin of Ecological Education*, 2 (28) : 121-159 (en Russe).
- REZANOV (A.G.) 1997. The use by Great Spotted Woodpecker *Dendrocopos major* and White-backed Woodpecker *D. leucotos* the method of on-ground hollowing out of the food-containing substratum. *The Russian Journal of Ornithology*, 6 (8) : 19-20 (en Russe).
- ROA-ALVAREZ (I.), STRINELLA (E.), HOBSON (K.A.), HECKELL (G.) & ARLETTAZ (R.) 2017. Integrating genetic and stable analyses to infer the population structure of the White-winged Snowfinch *Montifringilla nivalis* in Western Europe. *J. Ornithol.*, 158 (2) : 395-405.
- ROA-ALVAREZ (I.), STRINELLA (E.), HOBSON (K.A.), HECKEL (G.) & ARLETTAZ (R.) 2017. Integrating genetic and stable isotope analyses to infer the population structure of the White-winged Snowfinch *Montifringilla nivalis* in Western Europe. *Journal of Ornithology*, 158: 395-405.
- ROBERGE (J.M.), MIKUSINSKI (G.) & SVENSSON (S.) 2008. The White-backed Woodpecker : Umbrella species for forest conservation planning? *Biodivers. Conserv.*, 17: 2479-2494.
- ROBERGE (J.M.), ANGELSTAM (P.) & VILLARD (M.A.) 2008. Specialised woodpeckers and naturalness in hemiboreal forests – Deriving quantitative targets for conservation planning. *Biological Conservation*, 141: 997-1012.
- ROCHÉ (J.E.), MULLER (Y.) & SIBLET (J.-P.) 2013. Une méthode simple pour estimer les populations d'oiseaux communs nicheurs en France. *Alauda* 81: 241-268.
- ROCHET (F.) 2008. *Inventaire des Picidés en haute vallée d'Ossau, quelles mesures de gestion et protection pour les forêts ?* Rapport de stage PNP, Secteur Ossau, inédit.
- RODRIGUEZ-MUÑOZ (R.), MIROL (P.M.), SEGELBACHER (G.), FERNÁNDEZ (A.) & TREGENZA (T.) 2007. Genetic differentiation of an endangered capercaillie (*Tetrao urogallus*) population at the southern edge of the species range. *Conserv. Genet.*, 8: 659-670.
- RODRIGUEZ-SANCHEZ (F.), HAMPE (A.), JORDANO (P.) & ARRAYO (J.) 2010. Past tree range dynamics in the Iberian Peninsula inferred through phylogeography and paleodistribution modelling: a review. *Review of Paleobotany and Palynology*, 162: 507-521.
- ROMERO (J.L.) & PEREZ (J.) 2008. Two cooperative breeding cases in Lesser Spotted Woodpecker *Dendrocopos minor*. *Journal of Ornithology*, 149-1: 67-74.
- ROMERO ROMERO (J.L.) 2017. Note sur le comportement antiprédateur du Pic de Lilford *Dendrocopos leucotos lilfordi* en présence d'un écureuil roux *Sciurus vulgaris* proche de la cavité de reproduction. *Le Casseur d'Os*, 16: 116.
- ROSSMANITH (E.), BLAUM (N.), HÖNTSCH (K.) & JELTSCH (F.) 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.
- ROY (L.) & CHAUVÉ (C.M.) 2007. Historical review of the genus *Dermanyssus* Dugès, 1834 (Acari : Mesostigmata: Dermanyssidae). *Parasite*, 14: 87-100.
- RUCZYNSKI (I.) & BOGDANOWICZ (W.) 2007. Roost cavity selection by *Nyctalus noctula* and *N. leisleri* (Vespertilionidae, Chiroptera) in Białowieża primeval forest, Eastern Poland. *Journal of Mammalogy*, 86 (5) : 921-930.
- RUGE (K.) & WEBER (W.) 1974. Biotopwahl und Nahrungsgebiet beim Weißrückenspecht (*Dendrocopos leucotos*) in den Alpen. *Vogelwelt*, 95: 138-147.
- RUGGIERI (L.) & FESTARI (I.) 2007. *A Birdwatcher's Guide to Italy*. Lynx Edicions, Barcelone.
- SAARI (L.) & NUORTEVA (M.) 1997. Winter ecology of a female White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos* (Bechstein). *Silva Fennica*, 30-1: 73-76. SABATINI (F.M.) et al. 2018. Where are Europe's last primary forests ? *Diversity and Distribution*, 24 : 1426-1439.
- SACHTBEN (H.) 1919. Eine neue Spechtforn aus Lithauen. *Verhandlungen-Ornith.*, 14 (2) : 181.
- SAETERSDAL (M.), GJERDE (I.) & HEEGAARD (E.) 2019. Woodpeckers in western Norway: the White-backed Woodpecker is still the most common species. *Ornis Norvegica*, 42: 28-35.
- SAITOH (T.), SUGITA (N.), SOMEYA (S.), IWAMI (Y.), KOBAYASHI (S.), KAMIGAICHI (H.), HIGICHI (A.), ASAI (S.), YAMAMOTO (Y.) & NISHIUMI (I.) 2015. DNA barcoding reveals 24 distinct lineage as cryptic bird species candidates in and around the Japanese Archipelago. *Molecular Ecology Resources*, 15 : 177-186.
- SAKATA (J.T.) & WOOLLEY (S.C.) 2022. The rôle of parvalbumin neurons in the evolution of skilled behaviours. *Plos. Biol.*, 20 (9) : e3001795.
- SALTRÉ (F.), SAINT-AMANT (R.), GRITTI (E.S.), BREWER (S.), GAUCHEREL (C.), DAVIS (B.A.S.) & CHUINE (I.) 2013. Climate or migration: what limited european beech post-glacial colonization ? *Global Ecology and Biogeography*, 22: 1217-1227.
- 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 (2) : 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 (1) : 75-81.
- SANGSTER (G.), MARTIN COLLINSON (J.), CROCHET (P.A.), KIRWAN (G.M.), KNOX (A.G.), PARKIN (D.T.) & VOTIER (S.C.) 2017. Taxonomic recommendations for western palearctic birds : 11th report. *Ibis*, 158-1: 206-212.
- SANGSTER (G.) 2018. Integrative taxonomy of birds : the nature and delimitation of species, pp. 9-37. In: TIETZE (D.T.) (Ed.) : *Bird species how they arise, modify and vanish*. Springer.
- SANGSTER (G.), GAUDIN (J.) et FUCHS (J.) 2022. A newly taxon for Sasia and Verreauxia (Picidae). *Bull. B.O.C.*, 142 (4) : 478-479.
- SARKANEN (S.) 1974. Notes on the breeding biology of the White backed woodpecker. *Lintumies*, 9: 77-84 (en Finnois).

- SARKANEN (S.) 1978. Behaviour of the White-backed Woodpecker in the breeding season. *Ornis Fennica*, 55: 158-163 (en Finnois).
- SAUBERER (N.), HAUCHBICHLER (E.), MILASOWSKI (N.), PANAGOITIS (B.) & SACHSLEHNER (L.) 2007. *Nachhaltiges Waldbiomassenmanagement im Biosphärenpark Wienerwald*. Verlag der Österreichischen Akademie der Wissenschaften. Wien. 150 pp.
- SAVI (P.) 1873. *Ornitologia Italiana*, Vol. 1. Firenze.
- SCHAAF (A. A.) 2020. Effects of sun exposure and vegetation cover on woodpecker nest orientation in subtropical forests of South America. *Journal of Ethology*,
- SCHEPPE (J.), LOHR (S.) & MARTIN (T.E.) 1999. Does tree hardness influence nest-tree selection by primary cavity nesters ? *The Auk*, 116 (3) : 658-665.
- SCHERZINGER (W.) 1982. *Die Spechte im Nationalpark Bayerischer Wald*. Schriftenreihe des Bayerischen Staatsministeriums für Ernährung, Band 9.
- SCHERZINGER (W.) 1990. Is competition by the Greatspotted Woodpecker the cause for White-backed Woodpecker rarity in Bavarian forest National Park? pp. 81-91. In : CARLSON (A.) & AULEN (A.) (ed.) : *Conservation and management of woodpecker populations*. Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala.
- SCHERZINGER (W.) 2003. Niche separation in European woodpeckers reflecting natural development of woodland pp. 139-153. In: PECHACEK (P.) & D'OLEIRE-OLTMANN (W.) : *International Woodpecker Symposium, Proceedings. Forschungsbericht 48, Nationalparkverwaltung Berchtesgaden*.
- SCHLEICHER (K.) 2010. White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotus* foraging on bone marrow. *Vogelwelt*, 131: 213-215.
- SCHOLER (M.N.), LEU (M.) & BELTHOFF (J.R.) 2018. Patterns of co-occurrence in woodpeckers and nocturnal cavity-nesting owls within an Idaho forest. *Avian Conservation and Ecology*, 13 (1) : 18.
- SCHUPPE (E.R.), PETERSEN (J.O.) & FUXJAGER (M.J.), 2018. Woodpecker drumming behaviour is linked to the elevated expression of genes that encode calcium handling proteins in the neck musculature. *Journal of Experimental Biology*, 221: jeb180190.doi.
- SCHUPPE (E.R.), RUTTER (A.R.), ROBERTS (T.J.) & FUXJAGER (M.J.) 2021. Evolutionary and Biomechanical Basis of Drumming Behavior in Woodpeckers. *Front. Ecol. Evol.* 9 :649146.
- SCHUPPE (E.R.), TOBIANSKI (D.), GOLLER (F.) & FUXJAGER (M.J.) 2022a. Specialized androgen synthesis in skeletal muscles that actuate elaborate social displays. *Journal of Experimental Biology*, 225, jeb243730.
- SCHUPPE (E.R.), CANTIN (L.), CHAKRABORTY (M.), BIEGLER (M.T.), JARVIS (E.R.), CHEN (C.C.) *et al.* 2022b. Forebrain nuclei linked to woodpecker territorial drum display mirror those that enable vocal learning in songbirds. *PLoS Biol.* 20 (9) : e3001751.
- SCHWAIGER (S.) & LAUTERBACH (M.) 2019. Verbreitung, Bestandssituation und Habitatansprüche von Dreizehenspecht *Picoides tridactylus* und Weißrückenspecht *Dendrocopos leucotus* in den Bayerischen Alpen. *Ornithol. Anz.*, 57: 228-242.
- SCHWENDNER (O.), CÁRCAMO (S.), SENOSIAIN (A.) & GARMENDIA (A.) 2014. Key habitat factors and threshold values for White-backed woodpecker in the south-western limit of its range: implications for a conservation-aimed forest management. *Woodpeckers in a Changing World 7th International Conference on Conservation and Ecology of Woodpeckers*, Vitoria-Gasteiz.
- ŠČIBAN (M.), RAJKOVIĆ (D.), RADIŠIĆ (D.), VASIĆ (V.) & PANTOVIĆ (U.) 2017. *Birds of Serbia - Critical list of species*. Institute for Nature Conservation of Vojvodina Province and Bird Protection and Study Society of Serbia, University of Novi Sad.
- SEKIEWICZ (K.), CANELIA (I.), FARZALIYEV (V.), GHOLOZADEH (H.), ISKULO (G.), NAQUINEZHAD (A.), RAMEZANI (E.), THOMAS (P.E.), THOMASZEWSKI (D.), WALAS (L.) & DERING (M.) 2022. Past climatic refugia and landscape resistance explain spatial genetic structure in Oriental Beech in the South Caucasus. *Ecology and Evolution*,
- SENOSIAIN (A.) 1977. Observaciones de Pico dorsiblanco (*Dendrocopos leucotus*) en el Pirineo navarro y primera nidificación comprobada en la península ibérica. *Ardeola*, 24: 236-242.
- SENOSIAIN (A.) 1987. Pico dorsiblanco Okil gibel nabarra *Dendrocopos leucotus* p. 105. In Elosegui Aldasoro (J.) : *Navarra Atlas de Aves Nidificantes*. Caja de Ahorros de Navarra, Pamplona.
- SENOSIAIN (A.) 2017. Prédation au nid de Pic épeiche *Dendrocopos major* par une Martre des pins *Martes martes* dans les pré-Pyrénées navarraises (Espagne). *Le Casseur d'Os*, 16: 114-115.
- SHAKYA (S. B.), FUCHS (J.), PONS (J.-M.) & SHELDON (F.H.) 2017. Tapping the woodpecker tree for evolutionary insight. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 116: 182-191.
- SHARPE (R.B.) & DRESSER (H.E.) 1871. On two undescribed species of European birds. *Annals & Magazine of Natural History*, 8: 436-437.
- SHCHERBAKOV (B.V.) 2012. White-backed woodpeckers *Dendrocopos leucotus* nest in a column of power lines in Kalbinsky Highlands. *The Russian Journal of Ornithology*, 21: 787.
- SHIELDS (G.F.), JARRELL (G.H.) & REDRUPP (E.) 1982. Enlarged Sex Chromosomes of Woodpeckers (Piciformes). *The Auk*, 99: 767-771.
- SHIMOKORIYAMA (S.) 1918. *Catalogue of Korean Bird Specimens in Li Wong Museum*. Seoul (en Coréen).
- SHORT (L.L.) 1970. Reversed sexual dimorphism in tail length and foraging differences in woodpeckers. *Bird Banding*, 41-2: 85-92.
- SHORT (L.L.) 1977. In memoriam: Charles VAURIE. *The Auk*, 93: 620-625.
- SHORT (L.L.) 1978. Sympatry in Woodpeckers of Lowland Lalayan forest. Vol. 10 (2) : 122-133.
- SHORT (L.L.) 1979. Burdens of the Picid hole-excavating habit. *Wilson Bulletin*, 91-1: 16-28.
- SHORT (L.L.) 1982. *Woodpeckers of the World*. Delaware Mus. Nat. Hist. Monogr. Series 4.

- SHORT (L.L.) & HORNE (J.F.M.) 1990 Woodpeckers: a world perspective and conservation concerns, pp. 5-12. In: CARLSON (A.) & AULEN (G.) (Ed.), *Conservation and Management of Woodpecker populations*. Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala.
- SHORT (L.L.) & HORNE (J.F.M.) 2002. Family Indicatoridae (Honeyguides) pp. 274-295. In: DEL HOYO (J.), ELLIOTT (A.) & SARGATAL (J.) (ed). *Handbook of the Birds of the World. Vol. 7, Jacamars to Woodpeckers*. Lynx Edicions, Barcelone.
- SHUNK (S.A.) 2017. *Peterson Reference Guide to Woodpeckers of North America*. Houghton Miffling Harcourt Publishing Company, New York.
- SHURULINKOV (P.), STOYANOV (G.), KOMITOV (E.), DASKALOVA (G.) & RALEV (A.) 2012. Contribution to the knowledge on distribution, number and habitat preferences of rare and endangered birds in the western Rhodopes Mts., Southern Bulgaria: Strigiformes and Piciformes. *Acta zool. Bulg.*, 64 (1) : 43-56.
- SHURULINKOV (P.), DASKALOVA (G.), KIROV (D.), BORIZOV (B.), SPASOV (L.), RALEV (A.), STOEV (I.) & MECHEV (A.) 2018. Avifauna of Bulgarka Nature Park (Bulgaria) with distribution, population size and breeding density data for the species of conservation importance. *Forestry Ideas*, 24-1: 3-22.
- SIBLEY (C.G.) 1957. The abbreviated inner primaries of nestling woodpeckers. *The Auk*, 74 : 102-103.
- SIELMANN (H.) 1959. *My year with the woodpeckers*. Barrie & Rockliff, Londres.
- SIKORA (A.), NEUBAUER (G.) & SULEJ (A.) 2017. Valuable breeding bird species and the importance of the Special Protection Area Borecka Forest. *Ornis Polonica*, 57: 12-28 (en Polonais).
- SIMPSON (S.F.) & CRACRAFT (J.) 1981. The phylogenetic relationships of the Piciformes (Class Aves). *The Auk*, 98: 481-494.
- SKIERCZYNSKI (M.), STACHURA-SKIERCZYNSKA (K.), STRZELINSKI (P.) ; TUMIEL (T.), ZAWADZKA (D.) & OSOJCA-KRASINSKI (G.) 2011. Predictive mapping-a practical method to identify potential habitats for specialized forest species. *Studia I Materialy CEPL W Rogowie*, 2 (27) : 166.
- SKORACKI (M.), UNSOELD (M.), KAVETSKA (K.) & KASZEWSKA (K.) 2014. Quill mites of the subfamily Picobiinae (Acari : Syringophilidae) associated with woodpeckers (Aves : Piciformes : Picidae). *Acta Parasitologica*, 59-1: 68-79.
- SNYDER (N.F.R.), BROWN (D.E.) & CLARK (K.B.) 2009. *The travail of two woodpeckers Ivory-bill & Imperials*. University of New Mexico Press, Albuquerque.
- SOCIETATEA ORNITOLOGICA ROMANA, 2018. *Pasari din Romania: ecologie, distributie si conservare*.
- SO HYUNG (E.) 2017. Complete mitochondrial genome of White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos* (Piciformes, Picidae) and its phylogenetic position. *Mitochondrial DNA, Part B*, 2-2: 451-452.
- SONDAAR (P.Y.) 1971. Palaeozoogeography of the Pleistocene mammals from the Aegean. In: STRID, A. (Ed.) : *Evolution in the Aegean*. *Opera Botanica* 30: 65-70.
- SONDAAR (P.Y.) & BOEKSCHOTEN (G.J.) 1967. Quaternary mammals in the south Aegean island arc. *Proc. Koninkl. Nederland. Akad. Wetensch. Ser. B* 70 (5) : 556-576.
- SOUZA (D.) 2007. *All the birds of Brazil*. Subbuteo Natural History books.
- SPIRIDONOV (G.), GEORGIEV (D.) & ZLATANOV (T.) 1997. White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos* pp. 370-371. In : *Atlas of the breeding birds in Bulgaria*. T. & A.D. Poyser.
- SPIRIDONOV (G.) & GEORGIEV (D.) 2007. Whitebacked woodpecker pp. 370-371. In: IANKOV (P.) (ed.) *Atlas of breeding birds in Bulgaria*. Sofia, Bulgarian Society for the Protection of Birds, Conservation series, Book 10.
- SPIRIDONOV (G.), GEORGIEV (D.) & ZLATANOV (T.) 2011. White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos lilfordi* In: BOTEV (B.). *Red data book of the People Republic of Bulgaria, Vol. 2 119 Animals*. Sofia, 183 p.
- SPRING (L.W.) 1967. Climbing and pecking adaptations in some North-American Woodpeckers. *The Condor*, 67: 457-488.
- STEGMANN (B.) 1930. Die Vögel des dauro-mandschurischen Uebergangsgebietes. *Journal für Ornithologie*, 78-4: 389-471.
- STEGMANN (B.) 1937. Die Vögel des nördlichen Baikal. *Journal für Ornithologie*, 84: 58-140.
- STEJNEGER (L.) 1887. Review of Japanese birds. *Proceedings of United States National Museum*. 642 p.
- STENBERG (I.) 1990. Preliminary results of a study in Møre and Romsdal county, Western Norway. In: CARLSON (A.) & AULÉN (G.) (ed.), *Conservation and management of woodpecker populations*. Report 17. Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala: 67-79.
- STENBERG (I.) 1998. Growth and development of White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos* nestlings. *Cinclus*, 21: 93-107.
- STENBERG (I.) 2004. Bestandsestimat og utbreiing av kvitryggspett *Dendrocopos leucotos* i Noreg. *Ornis Norvegica*, 27: 94-105.
- STENBERG (I.) & HOGSTAD (O.) 2004. Sexual dimorphism in relation to winter foraging in the whitebacked woodpecker (*Dendrocopos leucotos*). *Journ. Ornithol.* 145: 321-326.
- STENBERG (I.) & HOGSTAD (O.) 1992. Habitat use and density of breeding woodpeckers in the 1990's in Møre og Romsdal county, western Norway. *Cinclus*, 15 : 49-61.
- STEVERDING (M.) 2003. *Spechte als ökologische Indikatoren in naturund Wirtschaftswäldern im Bialowieza-wald (Ostpolen)*. Thèse, 227 p. Université de Cassel, Allemagne.
- STEWART (J.R.) & LISTER (A.M.) 2001. Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota. *Trends in Ecology & Evolution*, 16 (11) : 608-613.

- STEWART (J.R.), LISTER (A.M.), BARNES (I.) & DALEN (L.) 2010. Refugia revisited: individualistic responses of species in space and time. *Proc. R. Soc. B*, 277: 661-671.
- STIGHÄLL (K.), ROBERGE (J.-M.), ANDERSSON (K.) & ANGELSTAM (P.) 2011. Usefulness of biophysical proxy data for modelling habitat of an endangered forest species : The white-backed woodpecker *Dendrocopos leucotos*. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 26: 576-585.
- STIGHÄLL (K.) 2017. *Habitat composition and restocking for conservation of the white-backed woodpecker in Sweden*. Örebro Study in Life Science, 14.
- STYRSKY (J.D.) & STYRSKY (J.N.) 2003. Golden fronted Woodpecker provisions nestlings with small mammal prey. *Wilson Bull.*, 115 (1) : 97-98.
- SUGIMURA (K.), YAMADA (F.) & MIYAMOTO (A.) 2003. Population trend, habitat change and conservation of the unique wildlife species on Amami Island, Japan. *J. Global Environment Research*, 7: 79-89.
- SUNDEVALL (C.J.) 1867. *Conspectum Avium Picinarum*. Stockholm.
- SUORSA (P.), HELLE (H.), HUHTA (E.), JÄNTTI (A.), NIKULA (A.) & HAKKARAINEN (H.) 2003. Forest fragmentation is associated with primary brood sex ratio in the Treecreeper (*Certhia familiaris*). *Proc. R. Soc. Lond. B*, 270 : 2215-2222.
- SUTTER (E.) 1974. Längenverhältnisse der juvenilen handschwinger bei Europäischen spechten (Picidae). *Revue Suisse de Zoologie*, 81 : 684-689.
- SWEET (P.R.), DUCKWORTH (J.W.), TROMBONE (T.J.) & ROBIN (L.) 2007. The Hall collection of birds from Wonsan, Central Korea in spring 1903. *Forktail*, 23: 129-134.
- SWIERCZEWSKI (E.V.) & RAIKOW (R.J.) 1981. Hind limb morphology, phylogeny and classification of the Piciformes. *The Auk*, 98: 466-480.
- SWIFT (O.) 2020. *Analyse des cris et tambourinages du Pic de Lilford dans les Pyrénées-Atlantiques*. 11 p., Rapport inédit. 11 p.
- SWINHOE (R.) 1863. The Ornithology of Formosa, or Taiwan. *Ibis*, 20: 377-435.
- SWINHOE (R.) 1871. A revised catalogue of the birds of China and its islands, with descriptions of new species, references to former notes, and occasional remarks. *Proceedings of the Zoological Society of London*: 337-423.
- SZASZ (E.), KISS (D.) & ROSIVALL (B.) 2012. Sex ratio adjustment in birds. *Ornis Hungarica*, 20 (1): 26-36.
- TABERLET (P.), FUMAGALLI (L.), WUST SAUCY (A.G.) & COSSONS (J.-F.) 1998. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Mol. Ecol.*, 7: 453-464.
- TACZANOWSKI (M.L.) 1887. Contributions à la faune ornithologique du Caucase. *Bull. Soc. Zool. France*, 12: 618-626.
- TACKZANOWSKI (M.L.) 1887. Liste des oiseaux recueillis en Corée par Monsieur Jean Kalinowski. *Proc. Zool. Soc. Lond.* : 596-611.
- TACKZANOWSKI (M.L.) 1893. *Faune ornithologique de la Sibérie orientale. Seconde partie*. Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de Saint-Petersbourg, 39.
- TARKHNIHVILI (D.), GAVASHELISHVILI (A.) & MUMLADZE (L.) 2012. Paleoclimatic models help to understand current distribution of Caucasian forest species. *Biological Journal of the Linnean Society*, 105: 231-248.
- TCHIKVISHVILI (I.D.) 1928. *Dryobates leucotos caucasicus* subs. Nov. *Bulletin of the State Museum of Georgia*, 4: 281-282.
- TCHIKVISHVILI (I.D.) 1941. Systematics and bioecology of woodpeckers of Georgia. *Proceedings of the Zoological Sector*, 3: 91-103.
- TEMMINCK (C.J.) 1817. *Manuel d'ornithologie ou Tableau systématique des oiseaux qui se trouvent en Europe*. Amsterdam et Paris.
- THE ORNITHOLOGICAL SOCIETY OF JAPAN, 2012. *Checklist of Japanese Birds, 7th revised edition*. Ornithological Society of Japan, Sanda.
- THORUP (K.) & HAANING NIELSEN (H.) 2000. Rare birds in Denmark and Greenland in 1999. Report N° 29 from the Rarities Committee. *Dansk Orn. Foren Tidsskr.*, 94 : 157-170.
- THIBAUT (J.-C.) 1983. *Les Oiseaux de la Corse: histoire et répartition aux XIX^e et XX^e siècles*. Parc Naturel Régional Corse, Ajaccio. De Gerfau Impression, Paris.
- THIBAUT (J.-C.) & BONACCORSI (G.) 1999. *The birds of Corsica, a checklist*. BOU. 171 p.
- THIBAUT de MAISIÈRES (C.) 1940. Les Pucidés du Mont Bükk (Nord de la Hongrie). *Alauda*, 12: 17-65.
- THIOLLAY (J.-M.) 1963. Quelques précisions sur le Pic à dos blanc (*Dendrocopos leucotos lilfordi*) dans les Pyrénées. *Alauda*, 31: 32-35.
- THORN (S.), SEIBOLD (S.), LEVERKUS (A.B.), MICHLER (T.), MÜLLER (J.), NOSS (R.F.), STORK (N.), VOGEL (S.) & LINDENMAYER (D.B.) 2020. The living dead : acknowledging life after tree death to stop forest degradation. *Front. Ecol. Environ.*, 9 : 505-512.
- TIAINEN (J.) 1990. Distribution changes and present status of *Dendrocopos leucotos* in Finland In CARLSON (A.) & AULEN (G.) *Conservation and management of Woodpecker populations*. Swedish University of Agricultural Science, Report 17. Uppsala.
- TIBOR (C.) & NOÉMI (T.) 2008. Post-juvenile and postnuptial moult in Woodpeckers. *Ornis Hungarica*, 15-16: 79-80.
- TICEHURST (C.B.) & WHISTLER (H.) 1932. On the ornithology of Albania. *The Ibis*, 2 (1, 3) : 71-74.
- TISCHLER (F.) 1927. *Dryobates leucotos* (Bechst.) und *Picus canus* Gm. In OstPreussen. *Ornithologische Monatsberichte*, 33: 71-72.
- TOBALSKE (B.W.) 1997. Scaling of muscle composition, wing morphology and intermittent flight behaviour in woodpeckers. *The Auk*, 113 (1) : 151-177.

- TOJO (H.) 2009. Breeding bird community of the Ogawa forest-reserve, an old-growth deciduous forest in Central Japan. *Ornith. Sci.*, 8: 105-117.
- TOMAS (G.), RUIZ-CASTELLANO (C.), RUIZ-RODRIGUEZ (M.) & SOLER (J.J.) 2020. Smaller distance between nest contents and cavity entrance increase risk of ectoparasitism in cavity-nesting birds. *J. Avian Biology*, 51 (7) :
- TOMEK (T.) 1999. *The birds of North Korea*. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 42-1: 1-217.
- TOMIAŁOJCZAK (L.) 2000a. An east-west gradient in the breeding distribution and species richness of the European woodland avifauna. *Acta Ornithol.*, 35: 3-17.
- TOMIAŁOJCZAK (L.) 2000b. Did White-backed Woodpeckers ever breed in Britain? *Brit. Birds* 93: 453-456.
- TROUËSSART (E.L.) 1867. *Catalogue des oiseaux d'Europe: pour servir de complément et de supplément à l'Ornithologie européenne de DEGLAND et GERBE*. Paris.
- TRZCINSKI (M.K.), COKLE (K.), NORRIS (A.R.) & MARTIN (K.) 2021. Woodpeckers and other excavators maintain the diversity of cavity-nesting vertebrates. *Journal of Animal Ecology*, 91 (6) : 1251-1265.
- TUMIEL (T.), BIAŁOMYZY (P.), GRYGORUK (G.), KORNILUK (M.), WITKOCHOWSKI (P.), WERESZCZUK (M.) & SKIERCZYŃSKI (M.) 2013. Valuable and scarce breeding birds of the Special Protection Area Knyszyn Forest. *Ornis Polonica*, 54: 170-186.
- TURNER (K.) & GORMAN (G.) 2021. The instrumental signals of the Eurasian Wrenneck (*Jynx torquilla*). *Ornis Hungarica*, 29 (1) : 98-107.
- TYRBERG (T.) 1991. Arctic, montane and steppe birds as glacial relicts in the west Palaearctic. *Ornithol. Verh.*, 25: 29-49.
- TYRBERG (T.) 1998. *Pleistocene birds of the Palearctic : a catalogue*. Nuttall Ornithological Club, Cambridge, Massachusetts.
- TYRBERG (T.) 2008. *Pleistocene birds of the Palearctic : an update*. web.telia.com/~u11502098/pleistocene.
- UNNO (A.) 2017. Comparison of Black Woodpecker and White-backed Woodpecker foraging sites during winter. *Japanese Journal of Ornithology*, 65-2: 143-152.
- URAMOTO (M.) 1961. Ecological study of the bird community of the broad-leaved deciduous forest of Central Japan. *Mits. Rep. Yamashina Inst. Orn. And Zool.*, B: 1-32.
- URBINA-TOBIAS (P.) & GRANGÉ (J.L.) 2024. Molt strategies and morphometric precisions in the Lilford's woodpecker *Dendrocopos (leucotos) lilfordi* *Avocetta* (à paraître).
- URKJIO-LETONA (A.), CARCAMO (S.), PEÑA (L.), FERBANDEZ DE MANUEL (B.), ONAINDIA (M.) & AMETZAGA-ARREGI (I.) 2020. Key Elements of the White-Backed Woodpecker's (*Dendrocopos leucotos lilfordi*) habitat in its European south-western limits. *Forests*, 11: 831.
- UTAMARO (K.) 1790. *The bird book*. www.fitzmuseum.cam.ac.uk/gallery/utamaro.
- VALKAMA (J.), PERTTI (S.), LEHIKONEN (A.), LEHIKONEN (E.), PIHA (M.), SOLA (P.) & VELMALA (W.) 2014. *The Finnish Bird ringing Atlas vol. II*. Finnish Museum of Natural History and Ministry of Environment, Helsinki (en Finnois).
- VAN DER HOEK (Y.), GAONA (G.V.) & MARTIN (K.) 2017. The diversity, distribution and conservation status of the tree-cavity-nesting-birds of the world. *Diversity and Distributions*, 23:1120-1131.
- VAN IJZENDOORN (E.J.) & DE HEER (P.) 1985. Review of the Dutch Avifaunistic List. *Limosa*, 58 : 65-72.
- VAN SPANJE (T.M.) 1974. Observation of a White-backed Woodpecker near Overveen. *Limosa*, 47 (3-4) : 155-156.
- VAN WASSENBERGH (S.), ORTLIEB (E.J.), MIELKE (M.), BOHMER (C.), SHADWICK (R.E.) & ABOURACHID (A.) 2022. Woodpeckers minimize cranial absorption of shocks. *Current Biology*, 32 : 3189-3194.
- VAURIE (C.) 1951. Adaptive differences between two sympatric species of nuthatches (*Sitta*). *Proc. X Int. Orn. Congr.* :163-166.
- VAURIE (C.) 1959. Systematic notes on Palearctic birds N° 35 *Picidae*: the genus *Dendrocopos* (Part 1). *American Museum Novitates*, 1946: 1-29.
- VAZQUEZ (L.) & RENTON (K.) 2017. High density of tree-cavities and snags in tropical dry forest of Western Mexico raise questions for a latitudinal gradient. *PLoS ONE*, 10:e0116745
- VEGARA-TABAREZ (D.L.), LAMMERTINK (M.), VERGA (E.G.), SCHAAF (A.A.) & NORI (J.) 2018. Gone with the forest : assessing global woodpecker conservation from land-use patterns. *Diversity and Distribution*: 1-12.
- VEHRENCAMP (S.L.) & QUINN (J.S.) 2004. Joint laying systems pp. 177-196. In: KOENIG (W.) & DICKINSON (J.) (ed.) : *Ecology and evolution of cooperative breeding in birds*. Cambridge University Press.
- VELKAVRH (M.) 2018. *Importance of deadwood in White-backed Woodpecker's (Dendrocopos leucotos lilfordi) habitat*. Thèse, Ljubljana University, Slovénie (en Slovène).
- VIDALLER TRICAS (R.) 1994. De los nombres de las aves en aragones. *Rocin, Anuario Ornitológico de Aragón 1991-1992*: 60-67.
- VILLANUA (D.), CAMPION (D.), ELOSEGI (M.) & ARIZAGA (J.) 2021. Wing-feather moult of the White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos lilfordi*. *Ring and Migration*,
- VILLANUA (D.), ELOSEGI (M.) & CAMPION (D.) 2023. Distribution of the White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos lilfordi* in the southern Pyrenees. *Munibe, Ciens. Nat.* 71 :
- VILLARD (P.) 1991. *Ecologie alimentaire comparée de Pics en régions paléarctique et néarctique*. Thèse, Dijon.
- VILLARD P., 1999. *Le Pic de la Guadeloupe*. SEOF, 136 pages.

- VILLARD (P.) & CUISIN (J.) 2004. How do woodpeckers extract grubs with their tongues ? À study of the Guadeloupe Woodpecker (*Melanerpes herminieri*) in the French West Indies. *The Auk*, 121 (2) : 509-514.
- VINCZE (O.), VAGASI (C.), KOVACS (I.), GALVAN (I.) & PAP (P.L.) 2013. Sources of variation in uropygial gland size in European birds. *Biological Journal of the Linnean Society*, 110: 543-563.
- VIRKKALA (R.) 2007. Why study woodpeckers ? The significance of woodpeckers in forest ecosystems, pp. 82-85. In : *Proceedings of the 6th International Woodpecker Symposium*, Mekrijärvi, Finlande.
- VIRKKALA (R.), ALANKO (T.) & LAINE (T.) 1992. Breeding and occurrence of Finnish white-backed woodpeckers in 1990 and 1991. *Lintumies*, 3: 88-95 (en Finnois).
- VIRKKALA (R.), ALANKO (T.), LAINE (T.) & TIAINEN (J.) 1993. Population contraction of the White-Backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos* in Finland as a consequence of habitat alteration. *Biol. Conserv.* 66: 47-53.
- VIRKKUNEN (I.) 1967. Ethological observations on wintering woodpeckers with special reference on the interactions between different species. *Ornis Fennica*, 44: 73-77.
- VOELKER (G.) 2010. Repeated vicariance of Eurasian songbird lineages since the Late Miocene. *Journal of Biogeography*, 37: 1251-1261.
- VOOUS (K.H.) 1947. On the history of the genus *Dendrocopos*. *Limosa*, 20: 1-142.
- VRESEC (A.), DE GROOT (M.), KOBLER (M.), MIHELIC (T.), CAS (M.) & TOME (D.) 2014. Ecological characteristics of habitats and potential distribution of selected qualification forest bird (*Aves*) species in the scope of Natura 2000 network in Slovenia: the first modelling approach. *Gozdarski vestnik*, 72, vol. 10: 472-492 (en Slovène avec résumé anglais).
- VYMAZAL (M.) 2013. *White-Backed Woodpecker (Dendrocopos leucotos) habitat requirements in the Hostýn Hills (Czech Republic)*. Thèse, Olomuc (en Tchèque).
- WADA (H.), KRIENGWATANA (B.P.), STEURY (T.D.) & MACDOUGALL-SHAKLETON (S.A.) 2018. Incubation temperature influences sex-ratio and offspring-body's composition in Zebra Finches (*Taeniopygia guttata*). *Revue Canadienne de Zoologie*, 96 (9) : 1010-1015.
- WAHBY (A.) 1937. Recherches sur les poids du coeur, de l'encéphale et du gésier par rapport à celui du corps chez quelques oiseaux. *Alauda*, IX (2) : 143-150.
- WALANKIEWICZ (W.), CZESZCZEWIK (D.), TUMIEL (T.) & STANSKI (T.) 2011. Woodpeckers abundance in the Białowieża forest- a comparison between deciduous, strictly protected and managed stands. *Ornis Polonica*, 52: 161-168.
- WALLACE (R.A.) 1974. Aberrations in the tongue structure of some melanerpine woodpeckers. *The Wilson Bull.*, 86 (1) : 79-82.
- WALLER (R.) 1717. The description of the woodpecker tongue. *The Philosophical Transactions*, 5: 55-62.
- WALSH (E.S.), VIERLING (K.T.), STRAND (E.), BARTOWITZ (K.) & HUDIBURG (T.W.) 2019. Climate change, woodpeckers and forests : current trends and future modeling needs. *Ecology and Evolution*, 9 (4) : 1-15.
- WALTER (L.A.), VIVERETTE (C.) & BULLUK (L.) 2022. Parental care in a sexually monomorphic Picid, the Red-headed Woodpecker. *Journal of Field Ornithology*, 93 (2) :
- WALTERS (M.) 2003. *A concise history of Ornithology*. Christopher Helm, Londres.
- WALTERS (J.R.) 2022. Cavities excavated by woodpeckers limit populations of other cavity-nesting birds. *Journal of Animal Ecology*, 91 : 1052-1055.
- Van Wassenbergh (S.), Ortlieb (E.J.), Mielke (M.), Bohmer (C.), Shadwick (R.E.) & Abourachid (A.) 2022. Woodpeckers minimize cranial absorption of shocks. *Current Biology*, 32 : 3189-3194.
- WANG (L.), TAK-MAN CHEUNG (J.), PU (F.), LI (D.), ZHANG (M.) & FAN (Y.) 2011. Why do woodpeckers resist head impact injury : a biomechanical investigation. *Plos One*, 6-10: 1-8.
- WANG (L.), LU (S.), LIU (X.), NIU (X.), WANG (C.), NI (Y.), ZHAO (M.), FENG (C.), ZHANG (M.) & FAN (Y.) 2013. Biomechanism of impact resistance in the woodpecker's head and its application. *Sci China Life Sci.*, 56-8: 715-719.
- WANG (S.), XU (X.), SHRESTHA (N.), ZIMMERMANN (N.E.), TANG (Z.) & WANG (Z.) 2017. Response of spatial vegetation distribution in China to climate changes since the Last Glacial Maximum (LGM). *PLoS ONE* 12 (4) : e0175742.
- WANG (H.), MAQSOOD (I.), ZHOU (S.), TENG (W.) & RONG (K.) 2019. New knowledge about phylogeography of woodpecker (Picidae). *Acta Ecologica Sinica*, 39 : 2-9.
- WATTEL (J.) & PRINS (T. G.) 2002. In memoriam Karel Hendrick Voous (1920-2002). *Ardea*, 90 (1) : 189-200.
- WEATHERS (W.W.), KOENIG (W.D.) & STANBACK (M.T.) 1990. Breeding energetics and thermal ecology of the Acorn Woodpecker in Central coastal California. *The Condor*, 92: 341-359.
- WEBB (D.M.) & MOORE (W.S.) 2007. A phylogenetic analysis of woodpeckers and their allies using 12S, Cyt B and COI nucleotide sequence (class *Aves*, order *Piciformes*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 36: 233-248.
- WEESIE (D.M.) 1987. Preliminary report on the Pleistocene birds from Crete. In: Mourer-Chauviré, C. (ed.) : *L'évolution des oiseaux d'après le témoignage des fossiles*. Table Ronde Internationale du CNRS. Docum. Lab. Géol. Lyon 99: 197-200.
- WĘGRZYŃ (E.) & LENIOWSKI (K.) 2020. Middle-spotted Woodpecker territory owners distinguish between stranger and familiar floaters based on their vocal characteristics. *The European Zoological Journal*, 87 (1) : 58-72.
- WĘGRZYŃ (E.), WĘGRZYŃ (W.) & LENIOWSKI (K.) 2021. Contact calls in woodpeckers are individually distinctive, show significant sex differences and enable mate recognition. *Scientific Reports*, 11 : 22769.

- WEIBLE (A.C.) & MOORE (W.S.) 2002. A test of a mitochondrial gene-based phylogeny of Woodpeckers (genus *Picoides*) using an independent nuclear gene, fibrinogen intron7. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 22: 247-257.
- WEIR (J.T.) & SCHLUTER (D.) 2004. Ice sheets promote speciation in boreal birds. *Proc. R. Soc. Lond., B*: 1881-1887.
- WEISMAR (W.) & PÜHRINGER (N.) 2017. Population density and habitat selection of woodpeckers in mountain forests of the Northern Limestone Alps (Austria). *Denisia*, 36, neue serie, 164: 113-134.
- WESOŁOWSKI (T.) & TOMIAŁOJCZAK (L.) 1987. The breeding ecology of woodpeckers in a temperate primeval forest-preliminary data. *Acta Ornithologica*, 22-1: 2-21.
- WESOŁOWSKI (T.) 1989. Nest-sites of hole-nesters in a primeval temperate forest (Białowieża National Park, Poland). *Acta Ornithologica*, 25: 321-351.
- WESOŁOWSKI (T.) 1997. Ecology and behaviour of White-backed Woodpecker (*Dendrocopos leucotos*) in a primeval temperate forest (Białowieża National Park, Poland). *Vogelwarte*, 38: 61-75.
- WESOŁOWSKI (T.) 2007. Lessons from long-term holocene studies in a primeval temperate forest. *Journ. Ornithol.*, 148: 385s-405s.
- WESOŁOWSKI (T.) 2011. "Lifespan" of woodpeckermade holes in a primeval temperate forest : A thirty year study. *Forest Ecology and Management*, 262:1846-1852.
- WESOŁOWSKI (T.) 2012. « Lifespan » of non-excavated holes in a primeval temperate forest : a 30 years study. *Biological Conservation*, 153: 118-126.
- WESOŁOWSKI (T.) & MAZIARZ (M.) 2012. Dark tree cavities : a challenge for hole-nesting birds ? *Journal of Avian Biology*, 43: 454-460.
- 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.
- WESOŁOWSKI (T.), HEBDA (G.) & ROWIŃSKI (P.) 2021. Variation in timing of breeding of five woodpeckers in a primeval forest over 45 years: role of food, weather, and climate. *Journal of Ornithology*, 162: 89-108.
- WEST (R.J.D.) 2014. The evolution of large brain size in birds is related to social, not genetic, monogamy. *Biological Journal of the Linnean Society*, 111: 668-678.
- WHARTON (H.T.) 1877. Notes on the ornithology of Corsica. *Ibis*, 18-1: 17-29.
- WHARTON (H.T.) 1881. On the proper generic designation of the European Woodpeckers. *Ibis*, 23 (2) : 253-258.
- WHITEHEAD (J.) 1887. Ornithological notes from Corsica. *Ibis*, 27-1 : 24-48.
- WIEBE (K.L.) 2005. Asymmetric costs favor female desertion in the facultatively polyandrous Northern Flicker (*Colaptes auratus*) : a removal experiment. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 57 : 429-437.
- WIEBE (K.L.) 2007. A review of adult survival rates in Woodpeckers. *Ann. Zool. Fennici*, 43: 112-117.
- WIEBE (K.L.) 2007. Hypoxia probably does not explain short incubation periods of woodpeckers. *The Condor*, 109: 976-979.
- WIEBE (K.L.) 2009. A supplemental function of the avian egg tooth. *The Condor*, 112-1: 1-7.
- WIEBE (K.L.) 2023. Northern Flickers allocate female offspring to last-laid eggs consistent to the intrabrood sharing-out hypothesis. *Animal Behaviour*, 199 : 51-57.
- WIEBE (K.L.), KOENIG (W.D.) & MARTIN (K.) 2007. Evolution of Clutch Size in Cavity-Excavating Birds : The Nest Site Limitation Hypothesis Revisited. *The American Naturalist*, 167-3: 343-353.
- 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: 209-2017.
- WIKBERG (E.), NYGREN (E.), LARSSON (K.) & LOMQUIST (L.) 2017. Animal Collection Census 2017.– *Nordens Ark, Annual report 2015*: 4-15.
- WIKTANDER (U.), OLSSON (O.) & NILSSON (S.G.) 2000. Parental care and social mating system in the lesser spotted woodpecker *Dendrocopos minor*. *Journ. Avian Biol.*, 31: 447-456.
- WILEY (G.) & MILLER (M.J.) 2020. A Highly Contiguous Genome for the Golden-Fronted Woodpecker (*Melanerpes aurifrons*) via Hybrid Oxford Nanopore and Short Read Assembly. *Genes, Genomes, Genetics*, 10 : 1829-1836.
- WINKLER (H.) & SHORT (L.) 1978. A comparative analysis of acoustical signals in pied woodpeckers (Aves, *Picoides*). *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 160: 1-109.
- WINKLER (H.), CHRISTIE (D.A.) & NURNEY (D.) 1997. *Woodpeckers, a guide to the Woodpeckers, Piculets and Wrynecks of the world*. Pica Press.
- WINKLER (H.) & CHRISTIE (D.A.) 2002. Family *Picidae* (Woodpeckers) pp. 296-555. In : DEL HOYO (J.), ELLIOTT (A.) & SARGATAL (J.) (ed.) *Handbook of the Birds of the World, vol. 7 Jacamars to Woodpeckers*. Lynx Edicions, Barcelona.
- WINKLER (H.), KOTAKA (N.), GAMAUF (A.), NITTINGER (F.) & HARING (E.) 2007. On the phylogenetic position of the Okinawa Woodpecker (*Sapheopipo noguchii*). *Journ. Orn.*, 146 (1) : 103-110.
- WINKLER (H.), GAMAUF (A.), NITTINGER (F.) & HARING (E.) 2014. Relationships of old world woodpeckers (Aves, *Picidae*) : new insights and taxonomic implications. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*, B, 116: 69-86.
- WINKLER (H.) 2017. Phylogeny, biogeography and systematics. *Denisia*, 36, neue serie, 164: 7-35.
- WINKLER (H.) & WINKLER (V.) 2017. The brains of woodpeckers. *Denisia*, 36, neue serie, 164: 55-61.

- WINKLER (R.) 1999. Avifaune de Suisse. Nos Oiseaux, supplément 3.
- WITT (K.) 2010. Mittelspecht *Dendrocopos medius* und Buntspecht *D. major* brüten gleichzeitig im selben Baum. *Die Vogelwelt*, 131-4: 253-255.
- WOJTON (A.) & KRASON (K.) 2017. Utilisation of deciduous patches by the stenotopic woodpeckers in the scots pine dominated forests of south eastern Poland. *Sylwan*, 161 (11) : 940-948.
- WÜBBENHORST (J.) & SÜDBECK (P.) 2002. Woodpeckers as Indicators for Sustainable Forestry ? First results of a study from lower Saxony. National park Berchtesgaden, *Forschungsbericht*, 48 (*International Woodpecker Symposium*) : 179-192.
- WYGNANSKI-JAFFE (T.), MURPHY (C.J.), SMITH (C.), KUBAI (M.), CHRISTOPHERSON (P.), ETHIER (C.R.) & LEVIN (A.V.), 2007. Protective ocular mechanisms in woodpeckers. *Eye*, 21: 83-89.
- YAMASHINA (Y.) 1931. Six new additions to the list of Japanese birds. *Tori*, 7: 1-5.
- YAMASHINA (Y.), 1931. Der Vögel der Kurilen. *Journal für Ornithologie*, 79: 491-541.
- YAMASHINA (Y.) 1939. On the specimens of Korean birds collected by Mr. H. Orii in 1937. *Tori*, 7: 446-544.
- YANG (S.N.), KIM (Y.H.) & OH (H.S.) 2009. Food Resources of Jeju White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos queipartensis* in Breeding Season. *The Korean journal of Ornithology*, 16 (1) : 29-35.
- YANG (S.N.) 2009. *Study of the use of habitats by the White-backed Woodpecker, Dendrocopos leucotos queipartensis on Jeju Island, Korea.* Department of Environmental Graduate School, Jeju National University (in Korean with English abstract).
- YI (Y.) STEELE (M.A.) & SHEN (Z.) 2014. Manipulation of walnuts to facilitate opening by the Great-spotted Woodpecker (*Picooides major*) : is it tool use? *Animal Cognition*, 17: 157-161.
- YOM TOV (Y.) & AR (A.) 1993. Incubation and fledging duration of woodpeckers. *Condor*, 95: 282-287.
- ZABKA (H.) 1980. Zur funktionellen Bedeutung der instrumentallaute europäischer Spechte unter besonderer Berücksichtigung von *Dendrocopos major* (L.) und *D. minor* (L.). *Mitt. Zool. Mus. Berlin*, 56-4 : 51-76.
- ZAHNER (V.) & BAUER (B.) 2014. Predation in vertebrate communities of Black Woodpecker (*Dryocopus martius*) cavities and the behavioral response to predation risk In 7th *International Conference "Woodpeckers in a changing world "*, Vittoria.
- ZANG (R.Z.) 2004. Relict distribution of land vertebrates and Quaternary glaciation in China. *Acta Zoologica Sinica*, 50 (5) : 841-851.
- ZAVIALOV (E.V.) & TABACHISHIN (V.G.) 2007. The dynamics of white-backed woodpecker (*Dendrocopos leucotos*) distribution in the north of the Lower Volga Region. *Biology Bulletin*, 34-2: 205-207.
- ZAWADZKA (D.), DROZDOWSKI (S.), ZAWADZKI (G.) & ZAWADZKI (J.) 2016. The availability of cavity trees along an age gradient in fresh pine forests. *Silva Fennica*, vol. 50 (3) : article id 1441.
- ZELENKOV (N.V.) 2007. The structure and probable mechanism of evolutionary formation of the foot in Piciform birds (Aves : Piciformes). *Paleontological Journal*, 41 (3) : 56-63.
- ZHAODAN (Z.), WEI (Z.) & CHENGWEI (W.) 2014. Energy conversion in the woodpecker on successive peckings and its role on anti-shock protection of the brain. *Science China Technological Science*, 57 (7) : 1269-1275.
- ZINK (R.M.), DROVETSKI (S.V.) & ROHWER (S.) 2002a. Phylogeographic patterns in the Great Spotted Woodpecker *Dendrocopos major* across Eurasia. *Journ. Avian Biol.*, 33: 175-178.
- ZINK (R.M.), ROHWER (S.), DROVETSKI (S.), BLACKWELLRAGO (R.C.) & FARRELL (S.L.) 2002b. Holarctic phylogeography and species limits of Three-toed Woodpeckers. *Condor*, 104: 167-170.
- ZINK (R.M.), KLICKA (J.) & BARBER (B.R.) 2004. The tempo of avian diversification during the Quaternary. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, B 359: 215-220.

ANNEXES

CHOROLOGIE DU GENRE *DENDROCOPOS*

K. Voous, en 1947, mentionnait le fait que le genre *Dendrocopos* (pris dans le sens « classique ») soit 22 espèces, avait son origine en Asie de Sud-Est : Birmanie, Péninsule Indochinoise. La chorologie des 11-12 espèces constituant actuellement ce genre (FIG. 3) montre que la majorité se trouve en Inde du Nord, Birmanie, Chine et Péninsule Indochinoise avec de 5 à 7 espèces. Cette constatation est encore accentuée par le fait que, hors Chine, les 2 espèces qui ont la plus large distribution Paléarctique (Pic épeiche et Pic à dos blanc dans leur acception actuelle) sont absentes de ces pays.

La diffusion depuis ce centre d'origine suit un gradient d'appauvrissement au sud et à l'est très prononcé : une seule espèce à Sumatra et à Taïwan, aucune plus à l'est. Vers le nord et le nord-est 3 à 4 espèces sont toujours présentes (dont les 2 espèces ubiquistes).

Le genre *Dendrocopos* n'est plus représenté que par 2 à 3 espèces en Scandinavie, Europe centrale et occidentale avec l'apparition du Pic syriaque et la présence des Pics épeiche et à dos blanc (ce dernier à répartition lacunaire). Le Maghreb n'est atteint que par le Pic épeiche qui est également présent aux îles Canaries. Ces constatations sont à affiner avec des études génétiques des populations de Pic épeiche montrant que le Paléarctique hébergerait 4 « bonnes espèces » (PERKTAS & QUINTERO, 2013) et de celles de J.-M. PONS (du MNHN de Paris) concernant le « complexe *leucotos* » constitué lui, de 3 à 4 lignées.

Plus globalement, l'origine des *Picinae* (« vrais Pics ») est eurasiennne tropicale selon FUCHS *et al.* (2007), certains genres, tels *Dendrocopos* ayant conquis les zones tempérées à la faveur de changements climatiques et tectoniques postérieurs.

**PORTRAITS DE NATURALISTES
EN RAPPORT AVEC LE
PIC À DOS BLANC**



Johann Matthäus BECHSTEIN (1757-1822). Naturaliste allemand, il fut nommé directeur de l'Académie forestière en 1800. Il nomma 170 espèces « nouvelles » dont bien peu de désignations sont valides aujourd'hui : il était un nomenclateur relativement insouciant puisque de très nombreuses espèces nom-

mées par lui l'avaient en fait déjà été par d'autres auteurs (en anglais principalement) (HAFFER *et al.*, 2013) Il décrivit le Pic à dos blanc sous le nom de *Picus leucotos* dans un ouvrage intitulé *Manuel d'Ornithologie ou description de tous les Oiseaux d'Allemagne*, publié en 1802 à Leipzig (HILDEBRANDT, 1933 ; MEY, 2003) et cette « insouciance » est peut-être à l'origine de ce terme spécifique de *leucotos* en lieu et place de *leuconotos*.



Lord LILFORD, Thomas LITTLETON POWIS (1833-1896). Naturaliste anglais, il voyagea régulièrement dans les pays méditerranéens pour collecter des spécimens. Il redécouvrit le Goéland d'Audouin *Larus audouinii*, fut le premier à signaler la présence de l'Élanion blanc *Elanus caeruleus* en Espagne en 1865 et collecta en 1857 en Grèce le spécimen-type ayant servi à la description du taxon *lilfordi*. Il collecta également plusieurs Lynx ibériques *Lynx pardinus* en Andalousie. Il fut co-fondateur et président de la *British Ornithologists' Union* (BOU).

Richard Bowdler SHARPE (1847-1909). Zoologiste britannique, spécialiste de taxinomie, il occupa des fonctions importantes au British Muséum pour le-



Lord LILFORD, collecteur du spécimen-type.

quel il écrivit un Catalogue de ses collections ornithologiques. Il fut le co-auteur, avec H.E. DRESSER et d'autres, d'un ouvrage intitulé *History of the Birds of Europe*. C'est avec ce même DRESSER qu'il décrivit le Pic de Lilford en 1871, dédiant ce taxon à



Henry Eales DRESSER (1838-1915). Collecteur impénitent, il voyagea beaucoup dans le Paléarctique grâce à sa profession dans le commerce du bois. Il termina l'ouvrage collectif *History of the Birds of Europe* et écrivit *Eggs of the Birds of Europe* (1905-10). Il co-signa avec R.B. SHARPE la note décrivant le Pic de Lilford en 1871.



Alfred MALHERBE (1804-1866) est l'auteur de « *Monographie des Pucidés ou Histoire naturelle des Pucidés, Picumminés, Yuncinés ou Torcols* » et publié en quatre tomes en 1861 à Metz, constitue la première monographie de cette famille; esthétiquement, il s'agit d'un grand format, totalement inconnu de nos jours, avec deux tomes de magnifiques lithographies de près de 290 espèces (au nombre de 120 et réalisées par C. DELEHAYE, A. MESNEL et P. OUDART, sous la direction d'A. MALHERBE), le texte d'introduction (caractères généraux des Pucidés, distribution, nombre d'espèces, classification) est, pour l'époque, très documenté et

exact, les diverses rubriques spécifiques sont une mine de renseignements (biométrie, description des divers plumages, distribution, biologie lorsqu'elle est connue). Tiré à seulement 120 exemplaires, cet ouvrage comporte la description de 291 espèces, soit une bonne cinquantaine de plus que celles reconnues actuellement, car, habitude de l'époque, il subdivise à l'excès certains taxons; cependant, la plupart des espèces connues aujourd'hui l'étaient déjà de lui! Créateur de nombreux genres nouveaux, certains ressuscités récemment, il a décrit le taxon *uralensis* du Pic à dos blanc dans cet ouvrage, toujours valide pour la plupart des auteurs actuels. Sa collection de Pucidés était l'une des plus importantes au monde et comprenait des spécimens précieux de Pic impérial *Campephilus imperialis* et de Pic à bec d'ivoire *Campephilus principalis*, aujourd'hui disparus et le type de *D. l. uralensis*, ce dernier ne se trouvant plus dans les spécimens légués au Muséum de Metz (PAUTROT, 2009).



Victor Jean-François LOCHE (1806-1863) effectua une carrière militaire qui l'amena en divers pays, dont l'Algérie qu'il explora officiellement; il y découvrit plusieurs espèces: Dromoïque du Sahara *Scotocerca saharae*, Fauvette naine *Sylvia (nana) deserti*, Chat des sables *Felix margarita* et y signala la présence du Léopard *Panthera pardus*. C'est lors d'une affectation à Tarbes qu'il excursionna dans les Pyrénées occidentales et y rencontra le Pic de Lilford. Les résultats de ces collectes figurent dans une courte note, publiée en 1852, contenant des observations très intéressantes pour la région: Pipit de Richard *Anthus richardi*, Alouette haussecol *Eremophila alpestris*, Traquet oreillard *Oenanthe hispanica*, Fauvette orphée *Sylvia hortensis*, Phragmite aquatique *Acrocephalus paludicola*, parmi d'autres. Des remarques intéressantes sur les Vautours fauves *Gyps fulvus* et moines *Aegyptius monachus* et le Gypaète *Gypaetus barbatus* sont également présentées. Deux des trois Pics de Lilford collectés en 1851 à Urdos (Pyrénées-Atlantiques) se trouvent au MHN de Grenoble.



John GOULD (1804-1881) était un naturaliste anglais spécialisé dans la taxidermie et l'illustration employé par la Zoological Society de Londres. Très prolifique, il décrivit des centaines d'espèces, en particulier des colibris auxquels il consacra une monographie et des espèces australiennes dont il fut un spécialiste (MEARNS & MEARNS, 1998 ; BEOLENS & WATKINS, 2003). Il décrivit le taxon *insularis* du Pic à dos blanc qui habite Taïwan (anciennement Formose) en 1863 dans *The Proceedings of Zoological Society* (volume daté de 1862). Ce fut lui qui déterminait les spécimens récoltés par Charles Darwin lors de son voyage sur le Beagle et qui montra que les Pinsons de Darwin des Galapagos *Geospiza* sp., étaient constitués de plusieurs espèces ; il en fut de même pour les Rhéas collectés en Amérique du Sud.



Robert SWINHOE (1836-1877) était un diplomate anglais qui vécut et explora la côte est de la Chine et Taïwan (Formose) durant plusieurs années ; il dressa une liste des oiseaux de la Chine qui atteignait 675 espèces en 1871 (MEARNS & MEARNS, 1988). Il y découvrit quasiment une nouvelle espèce par mois durant son séjour (BEOLENS & WATKINS, 2003) dont le taxon *insularis* du Pic à dos blanc, endémique de Taïwan, qu'il découvrit en 1861 et qui fut décrit par J. GOULD en 1863.



Thomas Wright BLAKISTON (1832-1891) homme d'affaires et naturaliste anglais qui séjourna et explora le Japon durant 23 ans ; on lui doit « *A Catalogue of the Birds of Japan* » (1878) écrit en collaboration avec H. PRYER, la découverte en 1883 du Grand-Duc de Blakiston

Ketupa blakistoni- *Bubo blakistoni* à Hokkaido et la mise en évidence d'une « Blakiston line », division zoogéographique entre Hokkaido et les îles plus au sud (BEOLENS & WATKINS, 2003). Il se procura le premier spécimen de Pic à dos blanc originaire d'Hokkaido en octobre 1881 et collecta deux femelles en juin 1882 qui servirent de type pour la description du taxon *subcirris* par L. STEJNEGER en 1886. En 1882, il publia, toujours avec H. PRYER, une description d'un Pic à dos blanc collecté au NO de Hondo (île au sud d'Hokkaido) en septembre 1876 qu'il rapportait à *D. leucotos* : ce spécimen fut ré-examiné par L. STEJNEGER et lui servit pour la description du taxon *namieyi* en 1886.

Pierre Louis JOUY (1856-1894) diplomate et naturaliste américain qui collecta au Japon et en Corée dans les années 1880-90. Sa collection de 554 spécimens fut inventoriée par A. H. CLARK (1907, 1910) qui décrit le taxon *coreensis* à partir de deux individus collectés par P. L. JOUY à Fusan en automne 1885 (CLARK, 1807) ; ce taxon a été supplanté, dès que décrit, par *ussuriensis* (Buturlin, 1907) pour cause de priorité et rattaché aujourd'hui à *sinicus* ou *leucotos* selon les auteurs.



Alan OWSTON (1853-1915), businessman anglais, basé au Japon était un naturaliste amateur et collecteur : de nombreuses espèces portent son nom telle la Civette palmiste d'Owston *Chrotogale owstoni* et plusieurs poissons dont le Requin lutin *Mitsukurina owstoni* ; il envoya deux collecteurs M. OSA and T. OSADA, en 1904 sur les îles Ryu Kyu. Ils en rapportèrent 1669 spécimens dont 124 espèces et sous-espèces (OGAWA, 1905 ; KAWADA, 2016). Parmi elles, le le Pic d'Amami que M. OGAWA décrit comme bonne espèce en 1905 sous le nom de *Picus owstoni*.



Minori OGAWA était un naturaliste japonais qui décéda prématurément entre 1905 et 1908, date où fut publiée de façon posthume sa « *Hand-List of the Birds of Japan* ». Il décrivit six espèces nouvelles des îles

RyuKyū en 1905 dont le Pic d'Owston *Dendrocopos l. owstoni*, récemment considéré comme espèce à part entière (HACHISUKA, 1942).

John David Dignes La TOUCHE (1861-1935), d'origine française, il vécut en Chine de 1882 à 1921 en tant que représentant britannique du Chinese Custom Service et écrivit un « *Handbook of the birds of Eastern China* » en 2 volumes ((BEOLENS & WATKINS, 2003). Il collecta des spécimens de Pic à dos blanc dans les montagnes du Fohkien (Sud-Est de la Chine) en 1886 et 1887 et les décrivit comme appartenant à *insularis* de Taïwan (La TOUCHE, 1900); BUTURLIN, en 1908, en fit un taxon subsppécifique à part entière sous le nom de *fohkiensis* mais le rattacha à *insularis* et non à *leucotos*.



Leonhard STEJNEGER (1851-1943), d'origine norvégienne, passa sa vie professionnelle aux États-Unis. Il explora l'Arctique suivant les pas de G. W. STELLER qu'il admirait et auquel il consacra une biographie; il collecta et décrivit de nombreux organismes de ces contrées encore mal connues dans ses 411 publications dont 146 portaient sur les oiseaux (PERRY, 2007). Dans son travail « *Review of Japanese Birds* » de 1886, il décrivit les taxons *subcirris* et *namieyi*, toujours valides aujourd'hui.



Sergei Alexandrovich BUTURLIN (1872-1938) est un naturaliste russe, né en Suisse. Il découvrit le premier les sites de reproduction de la Mouette de Ross *Rhodostethia rosea* lors d'une expédition en Sibérie du NE en 1905. Durant sa carrière, il décrivit 202 nouvelles espèces ou sous-espèces, 15 genres et sous-genres et 2 sous-familles dont 3 taxons de l'Ours brun *Ursus arctos* (*kolymensis*, *yeniseensis* et *baikalensis*) et 4 taxons de Grand tétras (*volgensis*, *kureikensis* pour *Tetrao urogallus* et *turensis* et *kolimensis* pour *T. parvirostris*) (COUTURIER, 1954, 1980). Il est l'auteur de « *Complete*

Identification Guide to the Birds of the USSR » publié entre 1934 et 1941 en 4 volumes avec G. P. DEMENTIEV (MC GHIE & LOGUNOV, 2005). Concernant le Pic à dos blanc, il fut tout aussi prolifique puisqu'il est l'auteur de la description de 7 taxons nouveaux dont seul *fohkiensis* est reconnu à ce jour.

Sten BERGMAN (1895-1975) est un explorateur-naturaliste suédois qui visita la Corée, le Kamchatka et les îles Kouriles où il collecta de nombreux spécimens dont près de 900 oiseaux (MASUDA *et al.*, 2008). En 1931, il créa un nouveau taxon pour la population de Pics à dos blanc des îles Kouriles sous le nom de *D. leucotos yamashinae*, non reconnu par les auteurs suivants qui le rattachent à *D. l. subcirris*.



Yoshimaro YAMASHINA (1900-1989) est un zoologiste japonais qui fonda un laboratoire de zoologie en 1932, prédécesseur du très riche Yamashina Institute for Ornithology (environ 69 000 spécimens dont 1862 Picidés et 251 Pics à dos blanc de 8 taxa différents). Il est surtout connu pour avoir étudié les chromosomes des oiseaux et avoir proposé une taxinomie basée sur leur cytologie (source: www.yamashina.or.jp). Il est notamment l'auteur de « *Japanese Birds and their ecology* ». Il collecta de nombreux spécimens dont des Pics à dos blanc sur l'île de Sakhaline qu'il décrivit sous le nom subsppécifique de *Dryobates leucotos saghalinensis* en 1931. Cette population est aujourd'hui rattachée à *D. l. leucotos*. S. BERGMAN l'honora en nommant les individus des îles Kouriles *D. l. yamashinae*.



Charles VAURIE (1906-1975), né en Corrèze, vécut dès son jeune âge aux États-Unis. Il devint associé de l'American Museum of Natural History sous la houlette d'Ernst MAYR en 1946 pour en devenir conservateur quelques années plus tard. Il se consacra à l'étude systématique de

l'avifaune paléarctique en publiant en deux volumes « *Birds of the Palearctic Fauna* » suivis de ses « *Systematic notes on Palearctic birds* » au nombre de 53 et parues dans la revue *American Museum Novitates*. Le numéro 35 de ces *Notes*, paru en 1959, traite du genre *Dendrocopos* en détail et fait encore autorité pour le traitement des taxons de *D. leucotos* (SHORT, 1976).



Nagamichi KURODA (1889-1978) est un ornithologiste japonais qui a décrit le Tadorne de Corée *Pseudotadorna cristata* en 1917 (placé aujourd'hui dans le genre *Tadorna*) et dont la dernière observation date de 1964 ! Il est l'auteur de « *Birds of Korea and Manchouria* » en 1917 et il décrivit 73 sous-espèces nouvelles dont les taxons *stejnegeri*, *takahashii*, *quelpartensis* et *intermedius* (ce dernier non reconnu aujourd'hui) du Pic à dos blanc (HACHISUKA, 1942; AUSTIN, 1948).

Tamezo MORI (1884-1962) naturaliste japonais qui vécut en Corée de 1909 à 1945 est l'auteur d'une *List of vertebrate animals of Korea* en 1916. Il collabora avec N. KURODA pour décrire les taxons *quelpartensis* et *takahashii* du Pic à dos blanc qui ont été collectés par E. TAKAHASHI, l'un de ses assistants, dans deux petites îles coréennes (HACHISUKA, 1942; AUSTIN, 1948).

Tso Hsin CHENG (1906-1998) est un naturaliste chinois qui fonda en 1934 la Société Zoologique de Chine et devint conservateur du département d'ornithologie de l'Institut de Zoologie de Pékin où il fonda le MHN de cette ville en 1951. Il publia plusieurs ouvrages importants sur l'avifaune chinoise : « *A Synopsis of the Avifauna of China* », « *Fauna Sinica Aves* » parmi d'autres ; il décrivit 15 nouvelles sous-espèces dont le taxon *tangi* du Pic à dos blanc en 1956 (HSU, 1999; LEI & SONG, 2020).

Karel Hendrick VOOUS (1920-2002) travailla au Zoological Museum d'Amsterdam et, en 1947, il présenta sa thèse intitulée « *On the history of the distribution of the genus Dendrocopos* » pour laquelle il examina 1200 spécimens de Piciés de provenance de



Muséums du monde entier ; il devint conservateur de ce même Muséum peu après. Il publia en 1960 un « *Atlas of European Birds* » qui, à l'époque, était le seul ouvrage où trouver des cartes de distribution de toutes les espèces européennes (WATTEL & PRINS, 2002; DRENT *et al.*, 2002).

Lester Leroy SHORT naturaliste américain né en 1933, il travailla pour l'American Museum of Natural History et se spécialisa dans l'étude des Piciiformes. Il publia une monographie des Piciés « *Woodpeckers of the World* » et de nombreux articles sur la biologie de cette famille (PERRY, 2007). Dans cet ouvrage, il examine les divers taxons du Pic à dos blanc dont il n'en retient que dix. Il fut le co-auteur, avec Hans WINKLER d'une étude remarquable et très détaillée sur les émissions vocales des pics des genres *Dendrocopos* et *Picoides* : « *A comparative analysis of acoustical signals in pied woodpeckers (Aves, Picoides)* ». Il vit depuis plusieurs décennies en Afrique où il s'est retiré.

Hans WINKLER éthologue et ornithologue autrichien, né en 1945, est, à l'heure actuelle, le meilleur connaisseur des Piciés et l'auteur de nombreux travaux sur cette famille dont « *Woodpeckers, a guide to the Woodpeckers, Piculets and Wrynecks of the world* » publié en 1995 et de la partie « *Picidae* » dans le *Handbook of the Birds of the World*, publié en 2002. L'un de ses dernières publications (2014) traite de la taxonomie des Pics du Paléarctique : « *Relationships of old world woodpeckers (Aves, Picidae) : new insights and taxonomic implications* ». Il travaillait au Konrad LORENZ Institute of Ethology de Vienne (Autriche) dont il devint le directeur après avoir étudié cette famille sur le terrain et dans de nombreux pays. Il nous a fait l'honneur d'analyser des échantillons biologiques des premiers Pics de Lilford capturés par le GOPA.

Bengt Gustaf AULÉN, ornithologue et écologiste suédois né en 1950 obtint un doctorat en écologie en 1988 avec sa thèse intitulée « *Ecology and distribution of the White-backed Woodpecker Dendrocopos leucotos in Sweden* ». Il exerça plusieurs fonctions

importantes au sein de la Société suédoise d'Ornithologie et fut un temps à la tête du Conseil International pour la Préservation des Oiseaux. Son travail de thèse est la seule monographie concernant *Dendrocopos leucotos leucotos*, en particulier la population scandinave et aborde des thèmes jusqu'alors ignorés tels l'utilisation de l'habitat, la taille des proies et leur valeur énergétique, l'évaluation du métabolisme basal de l'espèce en sus d'aspects plus classiques de biologie animale.

Mauro BERNONI est un biologiste et ornithologue italien qui, le premier, a consacré une courte monographie au Pic de Lilford, spécialement à la population des Abruzzes dans son travail de 1994 intitulé « *Il Picchio dorsobianco (Picoïdes leucotos lilfordi) nel Parco Nazionale d'Abruzzo* ». Pour la première fois, il y estime le nombre de couples par pays de façon réaliste, après enquête auprès de connaisseurs de l'espèce, synthétise les données biométriques publiées et décrit la biologie de reproduction de l'espèce.

LE PIC À DOS BLANC DANS LES COLLECTIONS MUSÉOLOGIQUES

Parmi plus d'une centaine de Muséums consultés, 76 possèdent des spécimens de Pic à dos blanc *lato sensu* dans leurs collections soit 2986 individus, plus de la moitié appartenant à la forme nominale *Dendrocopos leucotos leucotos* (1801 spécimens y compris *sinicus*).

Les Muséums en possédant le plus grand nombre sont le Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences de Saint-Pétersbourg (354 spécimens), le Zoological Museum M. V. Lomonosov Moscow State University (353 spécimens) et le Yamashina Institute of Ornithology (265 spécimens).

Concernant le nombre de sous-espèces représentées, le British Muséum et le Harvard Muséum of comparative Zoology en possèdent 10 chacun, suivis des Muséums de Vienne (Autriche), Munich, Berlin (Allemagne), Stockholm (Suède) et le YIO (Japon) avec 8 taxons chacun.

Le taxon *lilfordi* est représenté dans 34 Muséums par 301 spécimens (GRANGÉ, 2020). Les 2 plus anciens datent de 1842 (Muséums de Pise et de Liverpool). Deux taxons sont très rares dans les collections muséologiques : *tangi* avec 16 spécimens (1 au British Museum et 3 à la Chinese Academy of Science de Pékin dont les 2 spécimens-types utilisés pour la description (CHENG TSCHIN, 1956) et 12 paratypes à Wuhan University (**Planche 30**) et *takahashii* avec 4 spécimens conservés au Yamashina Institute of Ornithology (**Planche 31**) et à l'AMNH de New-York (spécimen daté du 20 avril 1919). Le spécimen-type avait été déposé à la Higher Common School à Séoul – KURODA & MORI, 1920⁵².

TABLEAU X.– Liste des spécimens de *Dendrocopos leucotos sensu lato* présents dans les collections muséologiques

<i>leucotos</i> 1801 (dont 374 <i>sinicus</i>)	<i>uralensis</i> 297	<i>subcirris</i> 191	<i>quelpartensis</i> 48	<i>takahashii</i> 4	<i>stejnegeri</i> 91 (+ 1?)
<i>namieyi</i> 40 (+ 1?)	<i>insularis</i> 98	<i>fohkiensis</i> 32	<i>tangi</i> 16	<i>lilfordi</i> 301	<i>owstoni</i> 67

En sus, 9 spécimens du Japon (quel taxon?) et 1 de Roumanie (*leucotos* ou *lilfordi* ?) sont conservés au *Staatliches Museum für naturkunde* de Stuttgart.

52 M. Eizo TAKAHASHI collecta 7 spécimens sur l'île Ulleung en avril 1920 dont le type décrit par KURODA. Les collections de ce dernier ont été détruites lors de la Seconde guerre mondiale comme celles de la Common High School de Séoul lors de la guerre de Corée.

LE PIC À DOS BLANC EN PHILATÉLIE



Planche 32.– Timbres représentant le Pic à dos blanc. De haut en bas et de gauche à droite : Corée, Lettonie, Mongolie (*uralensis*), Pays-Bas, Finlande (x 2), Suède, Russie, Biélorussie, Bulgarie (*lilfordi* ?), Slovénie (*lilfordi*), Japon (*owstoni*), Azerbaïdjan (*leucotos*).