



**Direction Régionale de l'Environnement**  
**CORSE**

**ECOMORPHOLOGIE DE LA SITTELLE CORSE :  
ADAPTATION DU BEC DES SITTELLES A LA PREDATION  
DES GRAINES DE PINS**

**ROGER PRODON<sup>1</sup> ET JEAN-CLAUDE THIBAUT<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> Biogéographie et Écologie des Vertébrés (École Pratique des Hautes Études), UMR 5175, CEFE, 1919 route de Mende, F-34293 Montpellier cedex 5

<sup>2</sup> Parc naturel régional de Corse, rue Major Lambroschini, B.P. 417, F-20184 Ajaccio

**Etude financée par la DIREN de Corse  
dans le cadre du plan de restauration  
approuvé par le CNPN en novembre 2001**

**(commande DIREN N° 581 du 10/11/2006)**

**Ecole Pratique des Hautes Etudes – Naturalia et Biologia**

**2007**

## I. Introduction

La morphologie est la science des formes. Pour les êtres vivants, cette science s'intéresse aux caractères externes (y compris la coloration) ou internes d'un taxon (Campbell & Lack 1985). On utilise aussi le terme « morphométrie » quand l'analyse porte sur les mesures quantitatives des caractères morphologiques. Lorsqu'on s'intéresse aux relations entre les caractéristiques morphologiques d'un animal et son écologie, on parle d'ecomorphologie. La présente étude concerne l'ecomorphologie des sittelles ; elle est basée sur une analyse morphométrique centrée sur la taille et la forme du bec. Le but est d'apprécier, par une analyse comparative des différentes espèces de la famille des Sittidés, le degré de spécialisation de la sittelle corse à sa ressource alimentaire principale. En effet, on sait que la forme du bec donne des indications précieuses sur le degré d'adaptation et de spécialisation des oiseaux à leur type de ressource alimentaire principal.

Vingt quatre espèces de sittelles constituent la famille des Sittidés (Dickinson 2003). Elles présentent à première vue une grande homogénéité de forme, chez les grandes comme chez les petites espèces. Les sittelles « forment un groupe très homogène : quand on en connaît une, n'importe quelle autre est instantanément reconnue comme appartenant au groupe » (Emile Clotuche, AVES). Elles ont toutes un long bec, une queue courte, des pattes courtes mais robustes, une silhouette longiligne. Néanmoins, de subtiles différences de formes peuvent être mises en évidence, qui ont d'ailleurs été utilisées à des fins de classifications (cf. par exemple Vaurie 1951, 1957). Indépendamment des relations taxonomiques entre espèces, on peut aussi classer celles-ci d'après leur écologie, et plus particulièrement d'après leur régime alimentaire dominant. On peut alors distinguer schématiquement deux grandes catégories parmi les sittelles. D'une part, les espèces généralistes qui se nourrissent d'aliments très variés tout au long de l'année ; c'est le cas par exemple de la **Sittelle torchepot** (*Sitta europaea*) commune en Europe, ou des sittelles qui habitent les forêts tropicales du sud-est asiatique. D'autre part, les espèces spécialistes des pins dont les graines constituent la ressource essentielle durant une partie de l'année. C'est le cas de la **Sittelle corse** (*Sitta whiteheadi*), mais également de la **Sittelle de Chine** (*Sitta villosa*), ou encore de la **Sittelle à poitrine rousse** (*Sitta canadensis*) nord américaine. Un des objectifs de la présente étude est d'apprécier dans quelle mesure le bec des sittelles présente des caractéristiques reflétant leur écologie alimentaire, ce qui supposerait des pressions évolutives sur la morphologie du bec, laquelle présenterait donc un caractère adaptatif permettant d'apprécier le degré de dépendance de l'espèce à sa ressource.

Nous nous pencherons plus particulièrement sur la sittelle corse de façon à apprécier en quoi son bec est adapté à la saisie des graines de pin laricio. Rappelons que cet oiseau endémique insulaire vit dans les forêts, entre 600 et 1 750 mètres d'altitude, occupant essentiellement les vieux peuplements de pins laricio, très localement de pins maritimes et de sapins pectinés. Cette préférence de l'oiseau pour ce pin, lui-même endémique insulaire, est liée au fait que les graines du laricio constituent sa nourriture principale en hiver. Les pins maritimes, également bien représentés dans l'île, ont des graines trop dures pour être facilement brisées par le bec de l'oiseau (Thibault *et al.* 2002). Les sittelles corses recherchent des peuplements avec de grands et vieux laricios, au diamètre important, avec un bon recouvrement de la canopée (Villard *et al.* 2007). Le système social est constitué par un couple monogame qui défend toute l'année un territoire d'une superficie de trois à dix ha. Le territoire est d'autant plus petit, et donc la densité du peuplement plus grande, que le peuplement est plus âgé et donc plus productif en cônes (Thibault *et al.* 2006).

## II. MATERIEL ET METHODES

### II.1 Mensurations des sittelles en collection

Toutes les mensurations des sittelles en collection ont été réalisées en juin 2006 sur les spécimens de la collection ornithologique du « Natural History Museum » (Tring, Royaume-Uni), une des plus importantes du monde. Seules les mesures de la **sittelle de Ledant** (*S. ledanti*) ont été réalisées à Paris dans la collection Vielliard.

Comme il existe un assez fort dimorphisme sexuel de taille chez les sittelles (Löhr 1988), nous avons mesuré seulement des mâles. Nous avons essayé de mesurer pour chaque espèce (occasionnellement sous-espèce) un échantillon d'une dizaine d'individus, ce qui n'a pas toujours été possible pour les plus rares insuffisamment représentées dans les collections. Malgré cela, notre échantillon est relativement bien représentatif de la famille des Sittidés puisque nous avons pu mesurer 20 espèces sur les 24 que comprend la famille (Tableau 1).

Pour deux espèces (*S. europaea* et *S. villosa*), nous avons mesuré et considéré séparément des taxons sub-spécifiques qui sont sensiblement différenciés et qui sont éventuellement susceptibles de vivre dans des habitats différents.

Les paramètres mesurés sur toutes les espèces par le même observateur (JCT) sont les suivants :

- AILE : longueur de l'aile pliée, mesurée à l'aide d'une réglette (précision au mm),
- CULMEN (= bec) : longueur du bec, de l'extrémité à la base (sous les plumes), mesurée à l'aide d'un pied à coulisse (précision au dixième de mm),
- CULMEN-NARINE : longueur du bec, de l'extrémité aux narines (précision au dixième de mm),
- HAUTEUR-CULMEN : hauteur du bec au niveau des narines (précision au dixième de mm),
- HAUTEUR-CULMEN A MI-LONGUEUR : hauteur du bec à mi-longueur du culmen (précision au dixième de mm),
- LARGEUR-CULMEN : largeur du bec au niveau de la narine (précision au dixième de mm),
- LARGEUR-CULMEN A MI-LONGUEUR : largeur du bec à mi-longueur du culmen (précision au dixième de mm).
- Pour le SEXAGE et l'AGE des individus mesurés, nous nous sommes fiés aux libellés des étiquettes

Voir tableau des specimens mesurés page suivante (tableau 1).

**Tableau 1. Liste des sittelles mesurées (noms des taxons d'après Dickinson (2003), noms français d'après Devillers *et al.* (1993), et abréviations utilisées dans les graphiques.**

Espèce	abréviation	nombre de spécimens mesurés	origine géographique
<i>Sitta azurea</i> Lesson	AZ	10	Malaisie et Indonésie
<b>Sittelle bleue</b>			
<i>Sitta canadensis</i> Linné	CN	20	Amérique du Nord
<b>Sittelle à poitrine rousse</b>			
<i>Sitta carolinensis</i> Latham	CR	10	Amérique du Nord (clades orientaux)
<b>Sittelle à poitrine blanche</b>			
<i>Sitta castanea</i> Lesson	CS	16	Asie (groupe de la Péninsule indienne)
<b>Sittelle à ventre marron</b>			
<i>Sitta europaea caesia</i> Wolf	EUc	15	Europe occidentale
<b>Sittelle torchepot</b>			
<i>Sitta e. europaea</i> Linné	EUe	10	De la Scandinavie et la Russie jusqu'au Japon
<b>Sittelle torchepot</b>			
<i>Sitta formosa</i> Blyth	FO	8	Péninsule indienne jusqu'à l'Asie du Sud-est
<b>Sittelle superbe</b>			
<i>Sitta frontalis</i> Swainson	FR	10	Inde et Asie du Sud-est
<b>Sittelle veloutée</b>			
<i>Sitta himalayensis</i> Jardine & Selby	HI	10	Himalaya jusqu'à l'Asie du Sud-est
<b>Sittelle de l'Himalaya</b>			
<i>Sitta krueperi</i> Pelzeln	KR	10	Europe, Moyen-Orient
<b>Sittelle de Krueper</b>			
<i>Sitta ledanti</i> Vieillard	LE	2	Afrique du Nord
<b>Sittelle de Ledant (kabyle)</b>			
<i>Sitta magna</i> Deignan	MA	8	Asie du Sud-est
<b>Sittelle géante</b>			
<i>Sitta nagaensis</i> Godwin-Austen	NA	10	Chine et sud-est de l'Asie
<b>Sittelle des Naga</b>			
<i>Sitta neumayer</i> Michahelles	NE	8	Des Balkans à l'Iran
<b>Sittelle de Neumayer</b>			
<i>Sitta pusilla</i> Latham	PU	10	Amérique du Nord
<b>Sittelle à tête brune</b>			
<i>Sitta pygmaea</i> Vigors	PY	10	Amérique du Nord
<b>Sittelle pygmée</b>			
<i>Sitta tephronata</i> Sharpe	TE	10	De la Turquie au Pakistan
<b>Sittelle de rochers</b>			
<i>Sitta villosa bangsi</i> Stresemann	BA	3	Chine
<b>Sittelle de Chine</b>			
<i>Sitta v. villosa</i> J. Verreaux	VL	8	De la Russie à la Chine
<b>Sittelle de Chine</b>			
<i>Sitta victoriae</i> Rippon	VC	6	Birmanie
<b>Sittelle du Victoria</b>			
<i>Sitta whiteheadi</i> Sharpe	WI	10	Corse
<b>Sittelle corse</b>			
<i>Sitta yunnanensis</i> Ogilvie-Grant	YU	7	Sud-ouest de la Chine
<b>Sittelle du Yunnan</b>			

## II.2 Mensurations des sittelles corses capturées dans la nature

Pour ce travail nous disposons d'un échantillon de mesures concernant 25 femelles et 143 mâles de **sittelles corses** qui ont été capturés vivants entre 1998 et 2005 dans le cadre d'un programme personnel du CRBPO (MNHN, Paris). Les sittelles ont été attirées vers un filet « japonais » grâce à la repasse de chants et de cris diffusés à l'aide d'un lecteur de cassette portable (Roché 1990). Une fois mesurées, les oiseaux étaient bagués, mesurés puis relâchés sur place. La sittelle corse est une espèce très territoriale qui supporte mal la présence d'intrus (Matthysen 1998). Les mâles réagissent vivement en toute saison à l'émission du chant de l'espèce, aussi a-t-il été possible d'en capturer la plupart des mois de l'année. Toutefois, par cette technique, on capture davantage de mâles que de femelles, car les femelles plus farouches restent davantage dans la frondaison des pins.

*Sexage* : le sexage des individus est aisé car le dimorphisme sexuel de coloration du plumage est important. Les mâles se distinguent des femelles par une calotte noire qui est acquise dès le premier plumage au stade poussin (Villard & Thibault 2001).

*Age* : les individus capturés étaient tous territoriaux ; il n'y a donc pas de jeunes individus dans notre échantillon. La sittelle corse peut se reproduire dès le printemps suivant l'envol. Les adultes muent à la fin de la reproduction et les jeunes de l'année dans le courant de l'été. Par leur plumage, adultes et juvéniles sont indistinguables à partir de l'automne.

Les paramètres mesurés *in natura* sur les sittelle corses sont les suivants :

- AILE : aile pliée mesurée à l'aide d'un réglet (précision au mm),
- CULMEN (= bec) : longueur de l'extrémité à la base (sous les plumes) à l'aide d'un pied à coulisses (précision au dixième de mm),
- TARSE : depuis le joint tibio-tarsal à la dernière écaille précédant les doigts à l'aide d'un pied à coulisses (précision au dixième de mm),
- ONGLE : depuis l'extrémité jusqu'à la limite de la peau du doigt externe à l'aide d'un pied à coulisses (précision au dixième de mm),
- POIDS : à l'aide d'une balance électronique portable (@ohaus LS 2000, précision au dixième de gramme).

## II.3 Analyses des données

### *Comparaisons inter-spécifiques*

Les noms des variables mesurées sur les différentes espèces et leurs abréviations utilisées dans les analyses sont les suivants :

- C = longueur culmen
- CN = longueur culmen-narine
- hCN = hauteur culmen au niveau de la narine
- hmCN = hauteur culmen à mi-longueur
- wCN = largeur culmen au niveau de la narine

wmCN = largeur culmen à mi-longueur

DIET = régime (généraliste = 1, à dominante de graines de conifères = 2)

Les espèces généralistes (DIET = 1) habitent les forêts tempérées de feuillus, les forêts tropicales humides, voire des régions asylvatiques. Les consommatrices de graines de conifères (DIET = 2) vivent presque exclusivement dans les forêts de conifères, au moins pendant une partie de l'année ; les graines de pins constituent pour elles une ressource importante. Par soucis d'homogénéité, toutes les références sur l'environnement et l'écologie des espèces ont été tirées de l'ouvrage de Harrap & Quinn (1996).

Un certain nombre de rapports ont été définis d'après ces mesures primaires. Ils présentent l'avantage de permettre d'analyser la forme des becs en s'affranchissant dans une large mesure des différences de taille entre espèces. Ces différences sont en effet importantes dans le genre *Sitta*, où la taille varie en gros du simple au double de la plus petite espèce à la plus grande. Ces rapports sont les suivants :

- rapports hauteur / longueur du bec : hCN / CN
- rapports hauteur / longueur du bec à mi-longueur de celui-ci : hmCN / CN
- rapports hauteur / hauteur du bec : hmCN / hCN
- rapports hauteur / largeur du bec : hCN / wCN
- rapports hauteur / largeur du bec à mi-longueur de celui-ci : hmCN / wmCN

Remarque : les ratios hCN / C et hmCN / C, très corrélés respectivement avec hCN / CN et hmCN / CN, ont été éliminés des analyses.

Trois groupes d'analyses ont été effectués :

1) Analyses des variations inter-spécifiques de la forme du bec dans le genre *Sitta*, en analysant le jeu de données réunies pour les espèces indiquées au Tableau 1. Nous avons réalisé des ANOVAS, des analyses en composantes principales (ACP), et des analyses discriminantes en utilisant soit le facteur "espèce" à 22 modalités (22 taxons), soit le facteur alimentation « DIET » à deux modalités (2 régimes).

2) Test de l'effet du sexe chez la sittelle corse : ANOVAS avec les données brutes (aile, tarse, bec ongle et poids corporel) et les mesures normalisées par la taille en divisant par la racine cubique du poids.

3) Test de l'effet de la saison sur le poids des mâles de la sittelle corse, pour lequel nous avons considéré trois périodes : a) l'hiver de novembre à mars (production des cônes), b) le printemps d'avril à juin (reproduction), et c) l'été de juillet à octobre (mue post-nuptiale).

Les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel « R » (Ihaka & Gentleman 1996) et notamment de la « librairie ade4 » pour les analyses multivariées.

### III. RESULTATS

#### III. 1 Variation spécifique de la taille et de la forme du bec chez les sittelles

##### III. 1. 1 Variation de la taille chez les sittelles

Comme nous l'avons dit dans l'introduction, les sittelles présentent une assez grande homogénéité de forme, mais une gamme de taille assez large. La plus petite espèce est la **Sittelle à tête brune** (*Sitta pusilla*) et la plus grande, la **Sittelle géante** (*Sitta magna*). Les différences apparaissent nettement quand on compare les longueurs de l'aile (Figure 1), qui est un standard de taille fréquemment utilisé chez les oiseaux. Elles sont du simple au double entre la plus petite espèce et la plus grande. L'espèce qui nous intéresse (la **sittelle corse** SIWI) se situe dans les « petites » espèces, au sein d'un groupe comprenant entre autres, la **Sittelle de Chine** (*Sitta villosa*) (SIVL, SIBA), la **Sittelle à poitrine rousse** (*Sitta canadensis*) et la **Sittelle du Yunnan** (*Sitta yunnanensis*).

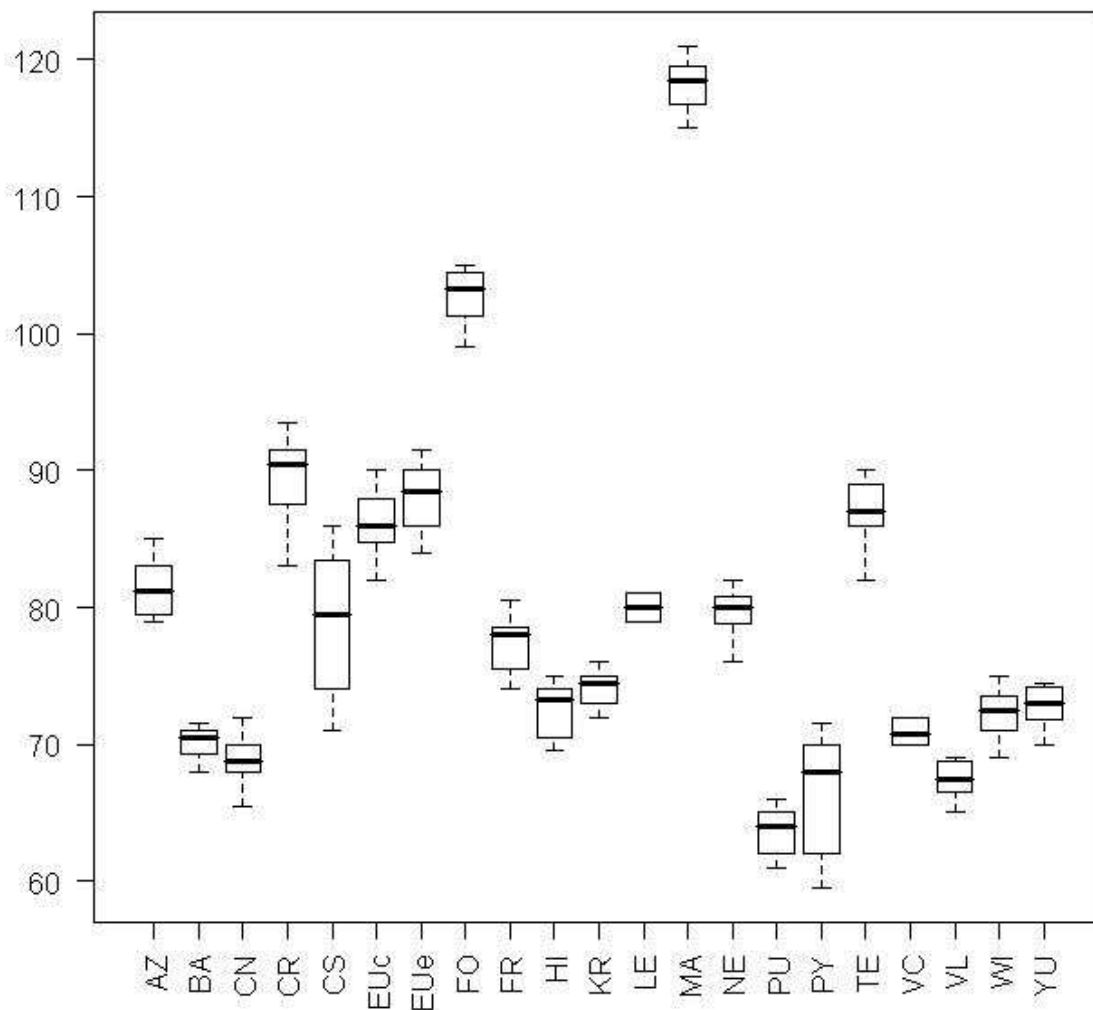
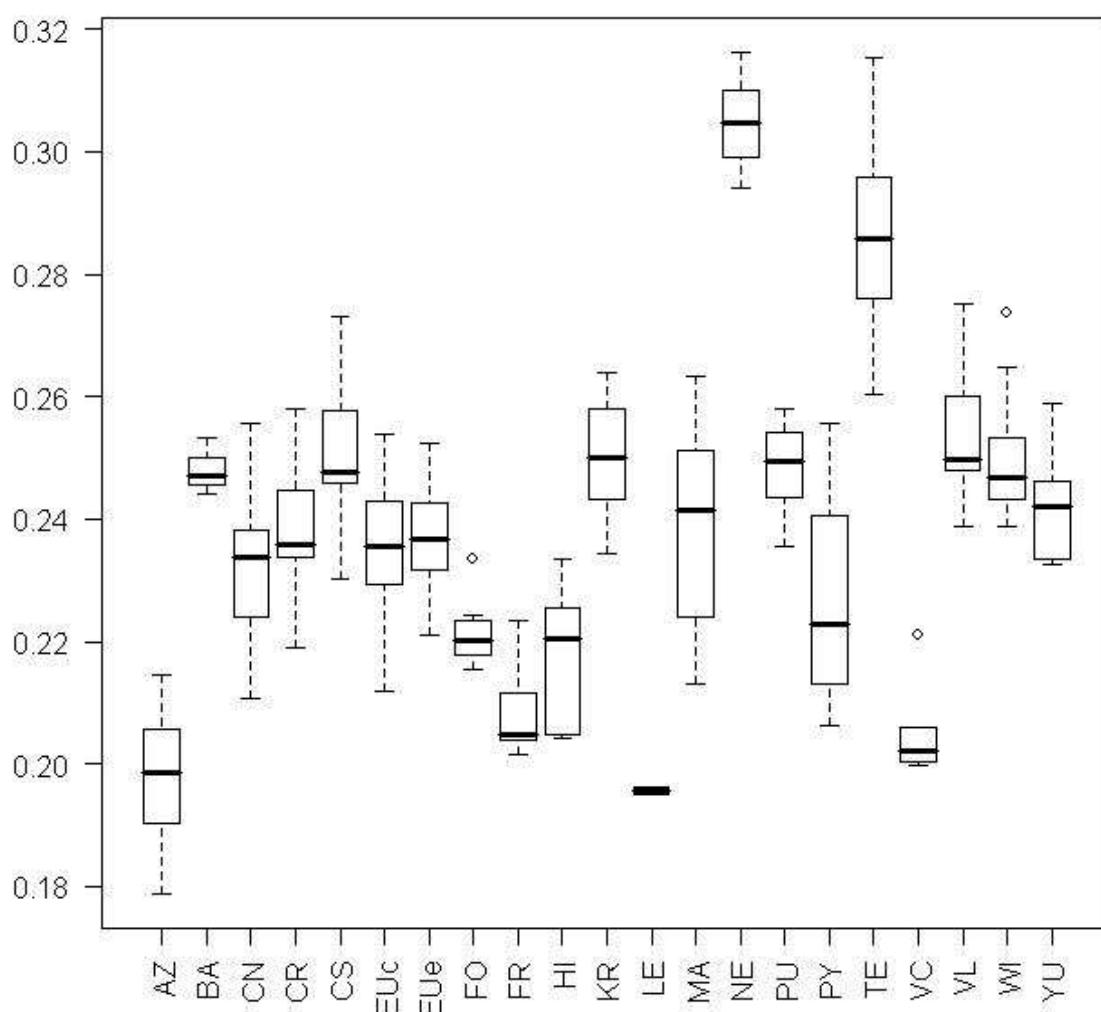


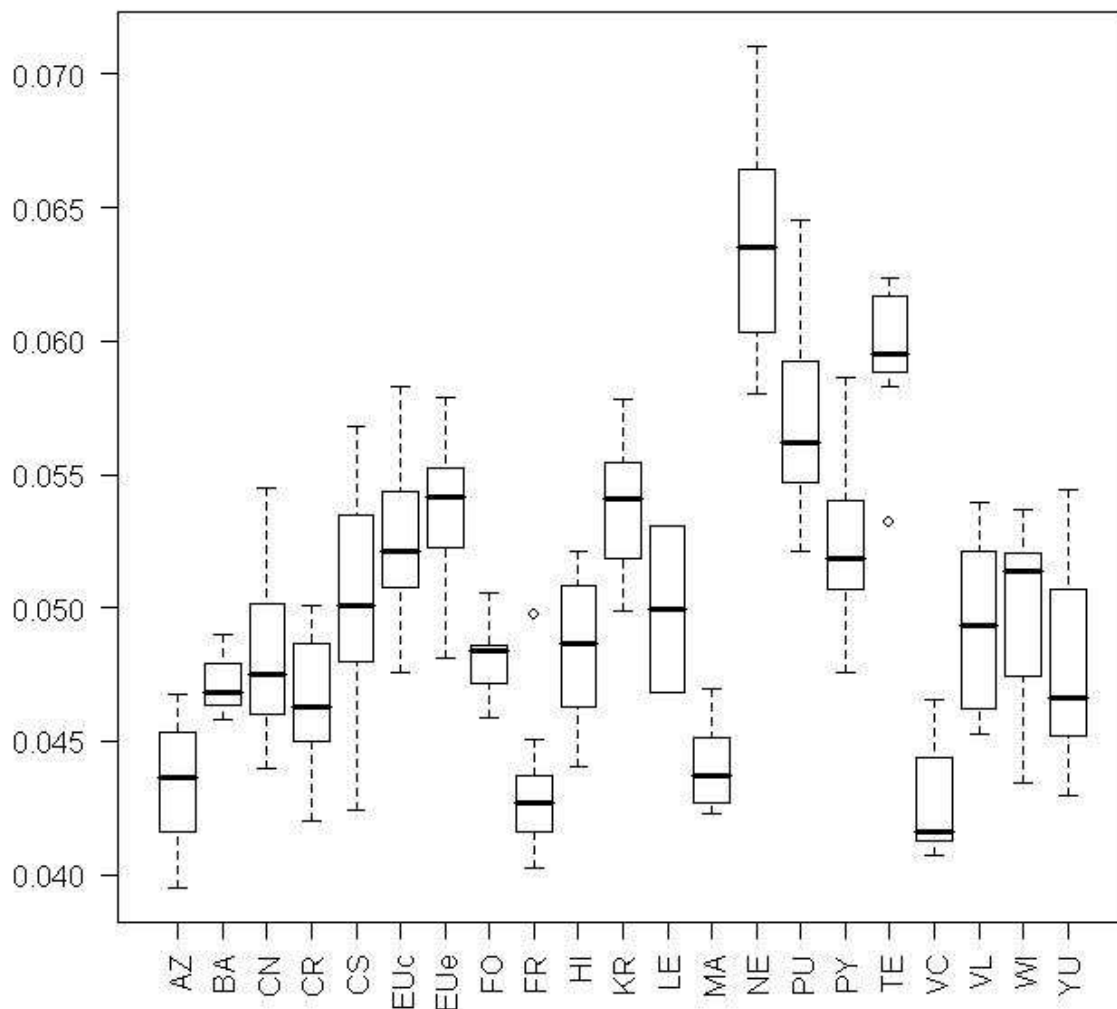
Fig. 1. Variations de la longueur d'ailes (en mm) chez les différentes espèces de sittelles

Dans les analyses, on peut éliminer une partie de l'effet taille en « normalisant » les mesures en les divisant par la longueur de l'aile. Dans ces conditions, les mesures du culmen, de la largeur du culmen et de la hauteur du culmen font apparaître des distributions différentes qui traduisent des différences de proportions du bec. Le culmen est particulièrement long, relativement à la longueur d'aile, chez *neumayer* et *tephronota*, particulièrement court chez *azurea*, *ledanti* et *victoriae* (Figure 2). Il est particulièrement haut chez la **Sittelle de Neumayer** (*Sitta neumayer*), la **Sittelle de rochers** (*Sitta tephronata*) et la **Sittelle à tête brune** (*Sitta pusilla*), particulièrement mince chez la **Sittelle du Victoria** (*Sitta victoriae*), la **Sittelle veloutée** (*Sitta frontalis*), la **Sittelle géante** (*Sitta magna*) et la **Sittelle bleue** (*Sitta azurea*) (Figure 3).



**Figure 2.** Variations de la longueur du culmen (normalisé par division avec la longueur de l'aile) chez les différentes espèces de sittelles (pour les abréviations : cf. tab. 1)





**Figure 3. Variations de la hauteur du culmen (normalisé par division avec la longueur de l'aile) chez les différentes espèces de sittelles (pour les abréviations : cf. tab. 1)**

### III. 1. 2 Variation de la taille et de la forme du bec en fonction du régime alimentaire

On cherche ici à savoir dans quelle mesure l'alimentation (consommateurs de graines de conifères une partie de l'année ou généraliste) peut expliquer les variations de la taille du bec des différentes espèces de sittelles.

#### III. 1. 2. 1 Analyse sur les dimensions du bec

L'analyse discriminante (sur les variables normées selon la longueur d'aile) en fonction du facteur « alimentation » montre que le régime granivore des sittelles des conifères est négativement corrélé à l'épaisseur du bec, c'est-à-dire à sa largeur et à sa hauteur. Il est aussi, mais plus faiblement, négativement corrélé à la longueur du bec (= culmen) (Tableau 2). Il y a

sans doute un effet taille encore sensible ici malgré la normalisation, qui amène à envisager une analyse sur les rapports entre mesures, c'est-à-dire sur les proportions.

**Tableau 2. Corrélations entre les scores canoniques et les variables dans l'analyse discriminante (mensurations brutes) avec le facteur « alimentation »**

variables	CS1 (score canonique 1)	DS1
C	-0.4504	-1.0570
CN	-0.1747	1.7013
wCN	-0.6974	-0.5132
wmCN	-0.7691	-0.2497
hCN	-0.6277	-0.5485
hmCN	-0.6361	0.1149

### III. 1. 2. 2 Analyse sur les proportions du bec

Les analyses qui suivent sont basées sur les rapports entre les différentes mensurations du bec (voir §3 de Matériel & Méthodes).

L'analyse discriminante sur les proportions du bec (rapports entre les variables primaires) indique que le facteur le plus discriminant est la hauteur relative du bec (valeurs surlignées du Tableau 3). Des coefficients positifs indiquent également que le bec tend à être relativement plus haut que large chez les espèces granivores, surtout à mi-longueur.

**Tableau 3 Corrélations entre les scores canoniques et les variables dans l'analyse discriminante (ratios) avec le facteur « alimentation »**

variables	valeurs
hCN/CN	-0.7460
hmCN/CN	-0.7217
hmCN/hCN	-0.2231
hCN/wCN	0.2360
hmCN/wmCN	0.4654

Le bec est donc plus fin chez les sittelles granivores, c'est à dire qu'il est moins haut par rapport à sa longueur. De plus, il tend à être particulièrement mince latéralement. Ce caractère semble plus net à mi-longueur qu'à la base.

Une ANOVAS également sur le facteur « alimentation » confirme la significativité pour les deux variables importantes (hauteur du culmen au niveau de la narine / longueur culmen-narine d'une part; hauteur du culmen à mi-longueur / longueur culmen-narine d'autre part). De même, le ratio hauteur/largeur semble différent entre les deux catégories trophiques, mais seulement à mi-longueur, et non pas à la base. Toutefois le test correspondant est moins bon que pour les rapports hauteur/longueur. Mais ces ratios sont des rapports de valeurs très petites ; la qualité de ces mesures délicates est limitée par l'état et l'ancienneté des spécimens mesurés, de sorte qu'il faut rester prudent à l'interprétation des résultats.

**Tableau 4. Résultats des ANOVAS sur les ratios du bec avec le facteur « alimentation »**

variable	ddl	Valeur de F	Pr(>F)	significativité
hCN.CN	1	30.507	9.915e-08	***
hmCN.CN	1	28.285	2.706e-07	***
hmCN.hCN	1	2.4058	0.1224	n.s.
hCN.wCN	1	2.6963	0.1021	n.s.
hCN.wCN	1	2.6963	0.1021	n.s.
hmCN.wmCN	1	10.892	0.001137	**

### III. 1. 3 Analyse des variations de la forme du bec selon les espèces

La question est ici de rechercher quelles différences de proportions du bec séparent le mieux les différentes espèces. Dans cette analyse, le facteur alimentation (à 2 modalités) est remplacé par le facteur espèce (à 22 modalités ; chaque espèce ou sous-espèce inclut, rappelons-le, 2 à 20 individus mesurés).

Le plan F1-F2 d'une analyse discriminante (mesures du bec normalisées sur la longueur d'aile), non figuré, montre encore un effet de la taille, et ce malgré la normalisation. Les grandes sittelles (**Sittelle géante *Sitta magna*, Sittelle de Neumayer *Sitta neumayer*, Sittelle de rochers *Sitta tephronata***) sont regroupées. La **sittelle corse** est regroupée avec d'autres petites espèces (**Sittelle à poitrine rousse *Sitta canadensis*, Sittelle de Chine *Sitta villosa*, Sittelle du Yunnan *Sitta yunnanensis***).

La longueur d'aile étant décidément un mauvais estimateur de la taille chez les sittelles (un meilleur estimateur de la taille globale comme la racine cubique du poids ne peut être utilisé ici sur des animaux mesurés en collection sous forme de peaux), il est plus efficace d'analyser les rapports entre les différentes mesures du bec, qui reflètent bien mieux les variations de forme de celui-ci. C'est pourquoi nous avons réalisé une analyse discriminante entre toutes les espèces en utilisant 5 rapports principaux :

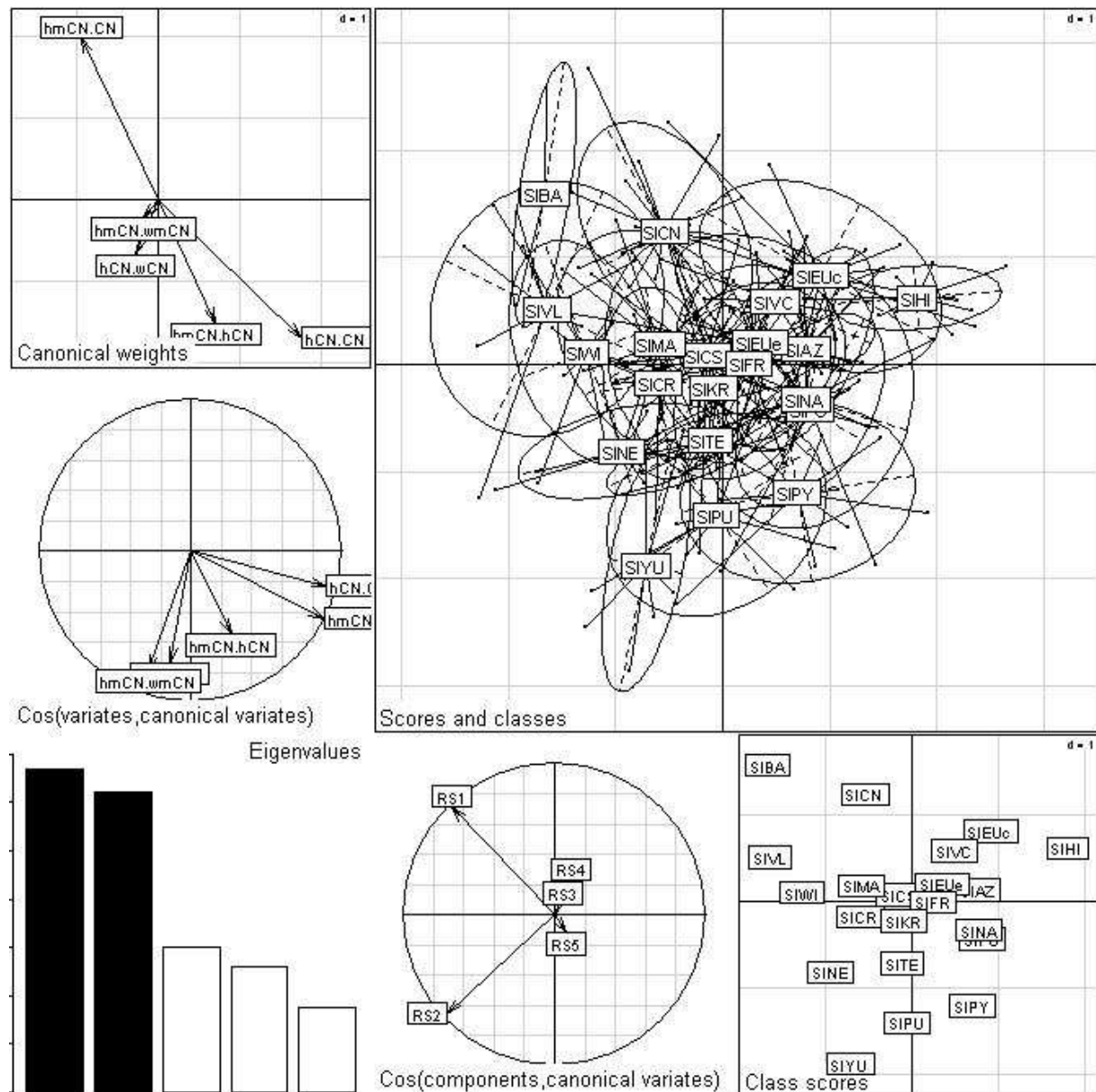
- hauteur / longueur du culmen
- hauteur à mi-longueur / longueur du culmen
- hauteur à mi-longueur / hauteur à la base du culmen
- hauteur / largeur du culmen
- hauteur / largeur à mi-longueur du culmen

**Tableau 5. Résultats de l'analyse discriminante sur les espèces. Corrélations entre les scores canoniques et les variables**

variable	CS1	CS2	CS3	CS4
hCN/CN	0.8941	-0.2280	-0.3418	-0.1645
hmCN/CN	0.8790	-0.4448	-0.0208	0.0576
hmCN/hCN	0.2614	-0.5485	0.6098	0.3528
hCN/wCN	-0.1397	-0.7349	-0.5954	-0.0674
hmCN/wmCN	-0.2845	-0.7873	0.0797	-0.4253

Les deux premiers axes de l'analyse sont très dominants, de sorte que la discrimination est bonne sur le plan A1-A2. On constate ici aussi que : (i) la hauteur relative du bec est le

caractère le plus discriminant et (ii) ce caractère est toujours corrélé négativement avec le rapport hauteur/largeur comme pour la discriminante avec le facteur «alimentation». Sur la représentation graphique (Figure 4), la **Sittelle corse** (*Sitta whiteheadi*) est regroupée avec la **sittelle à poitrine rousse** (*Sitta canadensis*), les **sittelles de Chine** (*Sitta villosa ssp*), et la **sittelle géante** (*Sitta magna*) : ces espèces ont un bec particulièrement fin. Un autre groupe se caractérise par l'importance du rapport hauteur / largeur ; il comprend les deux **sittelles des rochers** (*Sitta neumayer* et *Sitta tephronata*), la **sittelle à tête brune** (*Sitta pusilla*), et la **sittelle du Yunnan** (*Sitta yunnanensis*). Les espèces avec un bec large et épais se situent sur l'axe opposé (*Sitta europaea*, *Sitta victoriae*, *Sitta himalayensis*, *Sitta azurea*).



**Figure 4.** Analyse discriminante des 22 espèces ou sous-espèces de sittelles, réalisée à partir de 5 rapports de dimensions du bec (voir texte).

En haut à droite : position et ellipses de dispersion des différents taxons sur le premier plan (axe 1 horizontal, axe 2 vertical) de l'analyse.

En bas à droite : positions moyennes des différents taxons sur le premier plan (1-2) de l'analyse.

En haut à gauche : poids canoniques des variables de départ.

En bas à gauche : valeurs propres des 5 axes de l'analyse.

### III. 2 Effet du sexe sur la morphologie de la sittelle corse

On trouvera à l'annexe 1 le tableau avec les données moyennes pour chacun des sexes. Les résultats des ANOVAS avec les mesures brutes sont indiquées dans le Tableau 6. Les mensurations les plus différentes entre les sexes concernent l'aile et le poids (très significativement supérieurs chez les mâles), ainsi que la longueur du bec (significativement supérieur).

**Tableau 6. Comparaison de la taille entre les sexes. Résultats des ANOVAS avec les mesures brutes.**

variable	ddl	Valeur de F	Pr(>F)	significativité
aile	1, 164	73.727	6.626e-15	***
tarse	1, 164	3.1938	0.07577	n.s.
bec	1, 164	5.106	0.02516	*
ongle	1, 164	0.5162	0.4735	n. s.
poids	1, 164	18.745	2.592e-05	***

Cependant, en “normalisant” les mesures par la taille (plus précisément par la racine cubique du poids, une des estimations les plus intégratives du facteur taille), il apparaît que seule la longueur d'aile diffère d'une façon significative entre les mâles et les femelles à taille égale (Tableau 7).

**Tableau 7. Comparaison de la taille entre les sexes. Résultats des ANOVAS avec les mesures normalisées.**

variable	ddl	Valeur de F	Pr(>F)	significativité
aile	1, 164	12.121	0.0006389	***
tarse	1, 164	0.0271	0.8694	n.s.
bec	1, 164	1.6014	0.2075	n.s.
ongle	1, 164	0.0805	0.777	n.s.

On retiendra donc que, chez la sittelle corse, la longueur de l'aile est le meilleur critère discriminant entre les deux sexes. A taille égale, elle est nettement plus longue chez les mâles que chez les femelles.

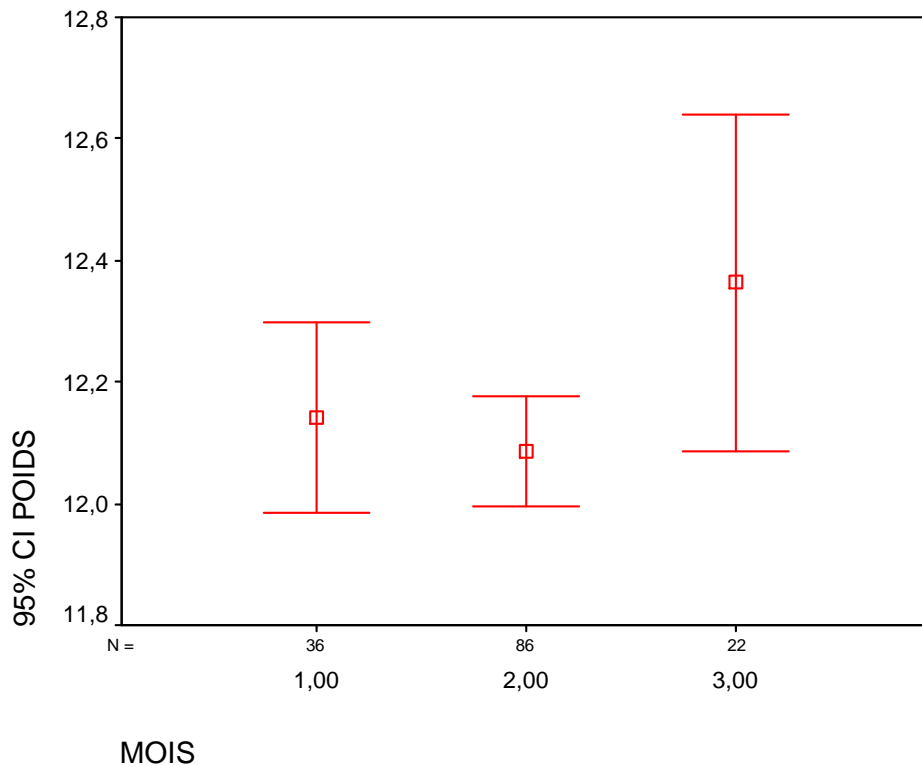
### III. 3 Variations de la masse corporelle de la sittelle corse selon les saisons

Nos captures ont été réparties en trois grandes saisons :

- 1) période hivernale : novembre à mars (période de production des cônes)
- 2) période de reproduction : avril à juin
- 3) période post-nuptiale : juillet à octobre

Il n'y a pas de différences significative de la masse corporelle des mâles de sittelle corse entre l'hiver ( $x = 12.14 \pm 0.46$ ,  $n = 36$ , 11.20-13.00 g) et la période de reproduction ( $x = 12.09 \pm 0.43$ ,  $n = 86$ , 11.10-13.10 g). Mais le poids durant la période post-nuptiale (qui, rappelons-le,

correspond à la mue) est significativement plus lourd et surtout plus variable ( $x = 12.4 \pm 0.62$ ,  $n = 22$ , 10.90-13.70 g).



**Figure 5. Variations de la masse corporelle (en g) des mâles de sittelle corse selon la saison (1 : période hivernale, 2 : période de reproduction, 3 : période post-nuptiale).**

## IV. DISCUSSION

### IV. 1. Signification écologique de la forme du bec chez les Sittidés

La forme du bec des différentes espèces de sittelles est à première vue, comme la forme du corps, relativement homogène : le bec est relativement long pour la taille de l'oiseau, et il est droit et pointu. Cependant, nos résultats montrent des différences dans les formes et les proportions qui permettent de distinguer des classes d'espèces. Nous allons tenter de mettre en relation ces différences avec l'écologie des espèces concernées, mais nous serons toutefois limités par le fait que les connaissances de la biologie de la plupart des espèces, notamment asiatiques, sont encore partielles et nos conclusions resteront donc prudentes. Cela dit, on peut distinguer cinq groupes :

**Groupe 1** : ce groupe comprend les espèces avec un bec long et fin (fort rapport hauteur / épaisseur du bec), particulièrement à son extrémité (**sittelle chinoise**, **s. corse**, **s. à poitrine rousse**, **s. géante**). Ces espèces habitent les forêts de conifères où elles se nourrissent de

graines qu'elles extraient des cônes. Le Tableau 8 présente quelques données disponibles concernant les différents conifères qu'elles exploitent. Il est évident que la finesse du bec à son extrémité est un caractère adaptatif qui facilite l'extraction des graines dès que l'écartement des écailles du cône est suffisant. Comme cet écartement est limité d'une part par le degré de maturation du cône et d'autre part par les conditions météorologiques (cf. Thibault *et al.* 2006), toute augmentation de finesse du bec a pour effet d'augmenter légèrement l'accessibilité des graines. On peut conjecturer que cette augmentation de finesse est elle-même limitée par la nécessité de lui conserver une robustesse suffisante, notamment en liaison avec le travail du bois et le creusement de cavités. Il y a probablement une relation entre la taille et la finesse du bec des différentes espèces et la dimension et les caractéristiques des cônes qu'elles exploitent. Constatant que la **sittelle à poitrine rousse** a un bec plus court que celui de la **s. corse** (Figure 2), Löhrl (1961) remarquait que cette dernière se nourrissait sur des cônes d'un volume plus important. Mais les données sur la morphométrie des cônes des différentes espèces de pins et de leurs écailles sont encore trop lacunaires pour vérifier numériquement si une telle relation a valeur générale.

**Tableau 8. Les conifères exploités par les sittelles du groupe 1 [d'après Fiebig (1992), Ghalambor & Martin (1999), Harrap & Quinn (1996), Mauersberger (1989), Thomas Parchman (inédit), Thibault *et al.* (2002)]. Les cônes et leurs graines sont tous de petite taille (respectivement < 10 cm et ≤ 6 mm) (d'après Richardson 1998 et Philips 1978).**

\* Fiebig (1992) indique que la sittelle chinoise habite également les conifères suivants : *Larix dahurica* et *Picea obovata*.

\*\* La sittelle à poitrine rousse habite également les mélanges de feuillus (bouleaux, chênes) et de résineux (*Picea* spp., *Abies* sp.).

Espèce de sittelle	Principales essences de conifères exploitées	Taille des cônes (cm)	Graines (mm)
S. chinoise	<i>P. densiflora</i> (Chine, Corée du nord) *	3-5	< 5
S. corse	<i>P. nigra laricio</i>	5.8-6.2	6.3 ± 0.6, n=60
S. à poitrine rousse	<i>P. ponderosa</i> (Arizona)**	5-15	5-7
S. géante	<i>P. kesiya</i>	5-9	5-6

**Groupe 2 :** les espèces de ce groupe ont un rapport hauteur / épaisseur du bec encore plus élevé. Leurs habitudes alimentaires sont néanmoins bien différentes du groupe précédent :

- les deux **sittelles des rochers** (*Sitta neumayer* et *Sitta tephronata*) explorent les failles et les anfractuosités où elles recherchent essentiellement les invertébrés; leur bec est particulièrement long,
- la **Sittelle à tête brune** (*Sitta pusilla*) présente une écologie alimentaire non décrite jusqu'ici chez d'autres espèces de sittelles : non seulement elle extrait les graines avec son bec comme les autres, mais elle se sert également d'un « outil » (un morceau d'écorce) pour fouiller les troncs de conifères (Withgott & Smith 1998),
- la **sittelle du Yunnan** (*Sitta yunnanensis*) vit dans les forêts de *Pinus yunnanensis* [ce pin a des cônes de volume réduit (3-7 cm)], mais son l'écologie alimentaire reste inconnue (Harrap & Quinn 1998). Son bec étant particulièrement long, fin et étroit (compressé dans le sens de la hauteur), il serait intéressant de vérifier si les interstices entre les écailles des cônes qu'elles exploitent ne seraient pas particulièrement profonds.

**Groupe 3 :** les espèces de ce groupe ont un bec plus épais (faible rapport hauteur / largeur); elles ont un régime alimentaire généraliste (**Sittelle torche-pot** *Sitta e. europaea*, **S. du**

**Victoria** *Sitta victoria*, **S. de l'Himalaya** *Sitta himalayensis*). Ce bec robuste leur permet de briser la coque des noix ou de graines volumineuses. On trouve également dans cette catégorie deux espèces vivant dans les forêts tropicales et sub-tropicales (**Sittelle des Naga** *Sitta nagaensis*, **Sittelle superbe** *Sitta formosa*). Dans les forêts tropicales de Malaisie, le régime alimentaire généraliste de la **sittelle bleue** (*Sitta azurea*) ne l'empêche pas de s'alimenter parfois dans les pins (Löhr 1988), sans que l'on sache cependant si elle est capable d'extraire des graines des cônes.

**Groupe 4** : le bec des espèces de ce groupe présente des proportions moyennes par rapport aux autres; il comprends :

- a) les **Sittelle veloutée** (*Sitta frontalis*) et **à ventre marron** (*Sitta castanea*), qui sont des généralistes,
- b) la **sittelle de Krüper** (*Sitta krueperi*) occupe des conifères de différentes espèces [pins, sapins, cèdres, et genévriers (Harrap & Quinn 1996)] ce qui implique l'exploitation de cônes de formes très différentes, et empêche probablement toute spécialisation. Dans le sud de la Turquie, à relativement basse altitude, cette sittelle habite les pins de Calabre *Pinus brutia* (Frankis 1992) dont les cônes et les graines sont relativement volumineux [respectivement 6-10 cm et ca. 10 mm (Frankis 1993)],
- c) l'écologie de la **sittelle à poitrine blanche** (*Sitta carolinensis*) est considérée comme assez proche de celle de la sittelle torchepot (Pravosudov & Grubb 1993) ; certaines populations habitent des forêts mixtes (feuillus-résineux), mais d'autres se trouvent isolées dans des peuplements de conifères (*Pinus ponderosa*) (Sierra Nevada, Montagnes Rocheuses etc...).

**Groupe 5** : il comprend une seule espèce, la **Sittelle pygmée** (*Sitta pygmaea*). Les caractéristiques de son bec l'opposent à celui des autres espèces. Alors que c'est la sittelle la plus petite en taille, elle peut habiter des forêts de pins aux graines relativement grosses.

**Tableau 8. Données sur les conifères exploités par la sittelle pygmée [d'après Richardson 1998]**

Principales essences de conifères exploitées ( <i>Pinus</i> spp.)	Taille des cônes (cm)	Graines (mm)
<i>P. jeffreyi</i>	15-30	8-10
<i>P. muricata</i>	4-9	5-6
<i>P. ponderosa</i>	5-15	5-7
<i>P. radiata</i>	7-15	5-6

## IV. 2. Absence de relation entre la phylogénie et la vie dans les conifères

Le confinement aux conifères, généralement lié à un mode de vie très territorial et sédentaire, s'observe chez plusieurs sittelles de taille différente, de la plus petite à la plus grande espèce (*contra* Matthysen 1998). Mais ce trait de vie n'est pas nécessairement en rapport avec la position taxonomique des espèces. Ainsi, au sein du groupe *canadensis* (Pasquet 1998), **sittelle corse** (*Sitta whiteheadi*) et **s. de Chine** (*Sitta villosa*) se nourrissent de graines de pins, alors que la **sittelle kabyle** (*Sitta ledanti*) se nourrit largement de glands de chênes zéens (*Quercus canariensis*) (Balatreche 1994, Isenmann & Moali 2000) (voir également § 5).



### IV. 3. Variation du poids selon la saison et de l'aile selon le sexe chez la sittelle corse

Nos analyses montrent que les mâles, après la reproduction, ont un poids moyen supérieur à celui mesuré en hiver et durant la reproduction. La période post-nuptiale correspond à la mue du plumage qui s'étale depuis les derniers jours de l'élevage des jeunes (généralement au cours du mois de juin) jusqu'au mois d'octobre. Une constatation assez similaire a été relevée chez la **sittelle torchepot** (*Sitta europaea*) dont les mâles ont un poids moyen supérieur durant la mue, période délicate durant laquelle la formation d'un nouveau plumage nécessite de disposer d'un surplus énergétique (Matthysen 1998). Quand au fait que les mâles aient une aile plus longue que les femelles, il est probablement à mettre en relation avec leur comportement territorial plus affirmé qui les amène à devoir se déplacer davantage et plus rapidement au sein de leur territoire pour répondre aux manifestations agonistiques des mâles périphériques et aux prétentions territoriales de jeunes mâles cherchant à s'installer.

### IV. 4. Y-a-t-il co-évolution entre la sittelle corse et le pin laricio ?

Les graines des pins sont insérées au centre des cônes, à la base des écailles. Celles-ci doivent donc être suffisamment ouvertes pour que les sittelles puissent y introduire leur bec et tirer sur l'ailette qui enveloppe la graine (voir Thibault *et al.* 2006). Ceci explique que les sittelles granivores aient un bec long, effilé et adapté à la forme de (s) l'espèce (s) de conifère qu'elles exploitent. De ce point de vue, le bec de la **sittelle corse** est un outil particulièrement bien adapté pour saisir les graines de pins. Il est long, mince latéralement, et fin en hauteur, caractère plus net à mi-longueur qu'à la base. L'aplatissement du bec dans son plan de symétrie pour sa moitié distale lui donne une allure légèrement en biseau. C'est probablement grâce à cette morphologie particulière qu'elle peut ouvrir son bec une fois qu'elle l'a introduit entre deux écailles, de façon à saisir les graines par leur ailette. Des observations dans la nature, qui demanderaient à être systématisées, montrent que le corps reste plus ou moins plaqué contre le cône, la tête étant inclinée de façon à ce que son plan de symétrie soit perpendiculaire à l'axe du cône, seule position qui lui permette d'ouvrir son bec dans la fente pour saisir l'ailette de la graine alors que celui est enfoncé assez profond dans la fente.

Parmi les facteurs de dispersion des graines des différentes espèces de pins (Lanner 1998), le vent semble être le principal moyen de dispersion des espèces dont les graines sont munies d'ailettes (Benkman 1995). C'est notamment le cas chez les pins du groupe *Pinus nigra* (Saïd 2000). Cependant, l'étude des relations entre certains conifères et des Corvidés a montré que ces derniers constituaient un mode de dispersion des graines, et qu'il pouvait y avoir un véritable phénomène de co-évolution entre les arbres et les oiseaux (Ligon 1978, Vander Wall & Balda 1981, Tomback & Linhart 1990). Ce phénomène a été également suggéré pour le cas de la **sittelle de Krüper** et du *Pinus brutia* (Frankis 1992). Mais la **sittelle corse** cache les graines sous les écorces des troncs et des branches. Nous n'avons pas de données sur le fait qu'elle pourrait cacher des graines dans le sol. Ainsi, cette espèce ne semble pas jouer de rôle de dispersion des graines de laricio. La **sittelle corse** dépend pour sa nourriture du pin laricio, mais la reproduction de ce dernier ne dépend pas de la sittelle. Cependant, nous ignorons si la prédation de la sittelle peut constituer une pression sélective sur le pin, comme c'est le cas avec les bec-croisés (Benkman 1999, Benkman *et al.* 2003). Nous ne savons pas si cette pression de prédation a opéré une sélection sur la morphologie des cônes et des graines. Les variations annuelles plus ou moins périodiques de la production en cônes, importantes chez le pin laricio, pourrait être une réponse. Les années de production

surabondante de graines, les oiseaux granivores comme les tarins des aulnes (*Carduelis spinus*) et les pinsons des arbres (*Fringilla coelebs*) sont attirés en grand nombre. Mais les années de faible production, les oiseaux sédentaires de la pinède comme le pic épeiche (*Dendrocopos major*), la mésange noire (*Parus ater*) et la **sittelle corse**, sont les seules espèces prédatrices de graines de pin laricio; elles exercent alors une forte pression de prédation sur celles-ci. La même situation se retrouve après les incendies d'été quand les cônes, massivement ouverts sous l'effet de la chaleur du front de flamme, attirent de nombreux oiseaux granivores (Thibault & Prodon 2006). Or après incendie, la régénération post-incendie des pins dépend complètement des graines contenues dans les cônes. Nous n'excluons pas un effet négatif de la prédation des graines par les oiseaux sur le recrutement des arbres.

#### IV. 5. Perspectives

Les analyses présentées ici ont un caractère très préliminaires et de nouveaux calculs sont en cours. Il est notamment prévu :

1°) D'étendre notre analyse aux quatre espèces qui n'ont pas été considérées ici (voir § Mesurations des sittelles), en considérant en outre des mesures additionnelles (tarse), ceci grâce à une nouvelle visite aux collections du Natural History Museum de Tring. Les analyses préliminaires présentées ci-dessus devront de toute façon être revues et affinées (notamment en prenant en compte les relations phylogénétiques entre espèces dans les tests). Il convient de mieux cerner et préciser le caractère adaptatif des différences de taille et de forme déjà mises en évidence, qui semblent traduire le degré de dépendance d'une espèce par rapport à sa ressource, particulièrement dans le cas des espèces spécialisées sur les graines de pins comme la Sittelle corse.

2°) D'analyser plus particulièrement et comparativement le cas de la **sittelle de Krüper** (*Sitta krueperi*) et de la **sittelle à poitrine blanche** (*Sitta carolinensis*) pour tester l'hypothèse que des adaptations de la forme du bec au mode d'alimentation aient pu s'opérer rapidement (au sens évolutif), comme réponse des oiseaux aux modifications intervenues dans la répartition des conifères durant le Pléistocène.

La sittelle de Krüper possède une vaste répartition, depuis l'île de Lesbos en Mer Egée jusqu'au Caucase à travers la Turquie (Cramp & Perrins 1993). Aucune variation géographique de taille n'a été relevée chez les spécimens étudiés (C.S. Roselaar *in* Cramp & Perrins 1993), mais aucune étude phylogéographique n'a encore été réalisée. Cependant, en raison de la présence de plusieurs espèces de conifères (*Pinus* spp., *Picea orientalis*, *Cedrus libani*, *Abies* spp., *Juniperus* spp.; synthèse bibliographique dans Kaya & Raynal 2001) dont les graines sont de caractéristiques différentes, il serait intéressant d'étudier si la forme du bec des différentes populations diffère selon l'essence dominante.

Résultats des grands bouleversements qui ont affecté la végétation de l'Amérique du Nord au Pléistocène, la sittelle à poitrine blanche possède des populations dont certaines se trouvent isolés dans des forêts de pins, notamment dans l'ouest (voir plus haut). Les spécimens examinés dans le présent travail proviennent de l'est des USA, appartenant à des populations vivant dans les chênes ou en mélanges feuillus-résineux (position relativement centrale dans l'analyse discriminante). Or il existe chez cette espèce une importante variation de la longueur du culmen (16 à 23 mm chez les mâles) [Philips (1986) cité par Pravosudov & Grubb (1993)], qu'il serait intéressant de mettre en relation avec l'habitat utilisé par les différentes populations.

3°) Dans le cadre d'un projet indépendant du présent programme (projet de programme franco-iranien déposée en juillet 2007 en collaboration avec M. Kaboli de l'Université de Téhéran), il est prévu de ré-examiner de façon critique l'hypothèse classique d'un déplacement de caractères entre la **Sittelle de Neumayr** (*S. neumayer*) et la **Sittelle des rochers** (*S. tephronota*) décrits par Vaurie en 1951. Ces deux espèces proches coexistent en Iran. Le phénomène de déplacement de caractères consiste ici en un changement de proportion du bec dans la zone de coexistence de ces deux espèces, qui sont par ailleurs très proches dans les régions situées loin de leur zone de contact. Ce phénomène est supposé traduire une différence de régime dans la zone de sympatrie, cette différence étant elle-même supposée y minimiser la compétition interspécifique. Cet exemple des sittelles est très fréquemment cité dans la littérature écologique depuis Lack (1971), mais il n'a jamais été confirmé par une étude critique de terrain qui prenne en compte le problème des ressources alimentaires et mesure objectivement cette éventuelle différence de régime.

**Remerciements** : Le travail de terrain sur la sittelle corse a été facilité par de nombreux collaborateurs. La visite des collections du Natural History Museum (Tring) a été possible grâce à une bourse européenne SYNTHESIS dont JCT et Alice Cibois (Musée d'histoire naturelle de Genève) ont bénéficié dans le cadre d'un autre programme concernant des oiseaux des îles de Polynésie. Il nous est agréable de remercier Robert Prys-Jones conservateur des collections ornithologiques du NHM de Tring, ainsi que Jacques et François Viellard qui nous ont donné la possibilité d'examiner les seuls spécimens de la sittelle de Ledant conservés en collection.

#### REFERENCES

- Bellatreche, M. 1994. *Ecologie et biogéographie de l'avifaune forestière nicheuse de la Kabylie des Babors (Algérie)*. Thèse de Doctorat, Univ. de Bourgogne. 154 pp.
- Benkman, C.W. 1999. The selection mosaic and diversifying coevolution between crossbills and lodgepole pine. *American Naturalist* 153 (suppl.): 75-91.
- Benkman, C.W., Parchman, T.L., Favis, A. & Siepielski, A.M. 2003. Reciprocal selection causes a coevolutionary arms race between crossbills and lodgepole pine. *American Naturalist* 162: 182-194.
- Campbell, B. & Lack, E. 1985. *A Dictionary of Birds*. T & AD Poyser, Calton.
- Cramp, S. & Perrins, C.M. (eds.) 1993. *The Birds of the Western Palearctic*. Vol. 7. Flycatchers to Shrikes. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Devillers, P., Ouellet, H., Benito-Espinal, E., Beudels, R., Cruon, R., David, N., Erard, C., Gosselin, M. & Seutin, G. 1993. *Noms français des oiseaux du Monde*. Éd. MultiMondes Inc., Sainte-Foy, Québec & Éd. Chabaud, Bayonne, France/
- Dickinson, E. (éd.) 2003. *The Howard and Moore complete checklist of the Birds of the World*. 3<sup>ème</sup> édition. Helm, Londres.
- Fiebig, J. 1992. Beobachtungen am Chinesenkleiber (*Sitta villosa* Verreaux) in Nordkorea und Nordostchina. *Mitt. Zool. Mus. Berl., Suppl. Ann. Orn.* 16 : 135-155.

- Frankis, M.P. 1992. Krüper's Nuthatch *Sitta krueperi* and Turkish pine *Pinus brutia* : an evolving association ? *Sandgrouse*, 13 : 92-97.
- Frankis, M. P. 1993. Morphology and affinities of *Pinus brutia*. Pp. 11-18 in O. Tashkin (éd.) *Papers International Symposium Pinus brutia*. Marmaris / Ankara.
- Harrap, S & Quinn, D. 1996. *Tits, nuthatches and treecreepers*. Christopher Helm, London.
- Ihaka, R., Gentleman, R. 1996. R: a language for data analysis and graphic. *J. Comput. Graphic Stat.* 5: 299-314.
- Isemann, P. & Moali, A. 2000. *Oiseaux d'Algérie*. Société d'Etudes Ornithologiques de France, Paris.
- Kaya, Z. & Raynal, D.J. 2001. Biodiversity and conservation of Turkish forests. *Biological Conservation* 97: 131-141.
- Löhrl, H. 1961. Vergleichende Studien über Brutbiologie und Verhalten der Kleiber *Sitta whiteheadi* Sharpe und *Sitta canadensis* L. II. *Sitta canadensis*, verglichen mit *Sitta whiteheadi*. *Journal für Ornithologie* 102 : 111-132.
- Löhrl, H. 1988. Etho-ökologische Untersuchungen an verschiedenen Kleiberarten (Sittidae). Eine vergleichende Zusammenstellung. *Bonner Zoologische Monographien* 26 : 1-208.
- Matthysen, E. 1998. *The Nuthatches*. T & AD Poyser, Londres.
- Mauersberger, G. 1989. Zur Ernährungsweise des Chinesenkleibers, *Sitta villosa* Verreaux. *Acta ornithoecol.* 2: 79-86.
- Pasquet, E. 1998. Phylogeny of the nuthatches of the *Sitta canadensis* group and its evolutionary and biogeographic implications. *Ibis* 140 : 150-156.
- Phillips, R. 1978. *Trees of North America and Europe. A photographic guide to more than 500 trees*. Random House, New York.
- Pravosudov, V.V. & Grubb, T.C., Jr. 1993. White-breasted Nuthatch (*Sitta carolinensis*). In *The Birds of North America*, No. 54 (A. Poole & F. Gill, éd.). The Birds of North America, Inc., Philadelphia, PA, USA.
- Quézel, P. & Médail, F., 2003. *Ecologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*. Elsevier, Paris : 571 p.
- Richardson, D.M. 1998. *Ecology and Biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Roché, J.-C. 1990. *Tous les oiseaux d'Europe en 4 CD*. Vol. 4. Ed. Sittelle, La Mure.
- Saïd, S. 2000. Modélisation spatio-temporelle de la dynamique de la végétation dans l'aire naturelle du pin laricio en Corse. Thèse de doctorat, Université de Corse, Corte, France.
- Spellman, G.M. & Klicka, J. 2007. Phylogeography of the white-breasted nuthatch (*Sitta carolinensis*): diversification in North American pine and oak woodlands. *Molecular ecology* 16: 1729-1740.
- Thibault, J.-C., Prodon, R, Villard, P. & Seguin, J.-F. 2006. Habitat requirements and foraging behaviour of the Corsican nuthatch (*Sitta whiteheadi*). *Journal of Avian Biology*. 37: 477-486.
- Thibault, J.-C., Seguin, J.-F., Villard, P. & Prodon, R. 2002. Le Pin laricio (*Pinus nigra laricio*) est-il une espèce clé pour la sittelle corse (*Sitta whiteheadi*) ? *Revue d'écologie (Terre & Vie)* 57 : 329-341.
- Vaurie, C. 1951. Adaptive differences between two sympatric species of nuthatches (*Sitta*). *Proc. 10<sup>th</sup> Int. Orn. Congr., Uppsala* 10: 163-166.
- Vaurie, C. 1957. Systematic Notes on Palearctic Birds. No. 29. The Subfamilies Tichodromadinae and Sittinae. *American Museum Novitates* 1854 : 1-26.

- Villard, P. & Thibault, J.-C. 2001. Données sur les nids, la croissance des poussins et les soins parentaux chez la Sittelle corse *Sitta whiteheadi*. *Alauda* 69 : 465-474.
- Villard, P., Besnard, A., Prodon, R., Thibault, J.-C., 2007. Le choix de l'habitat par la Sittelle corse dans des forêts de production. Rapport DIREN-NEB-EPHE, 28 p..
- Withgott, J.H. & Smith, K.G. 1998. Brown-headed Nuthatch (*Sitta pusilla*). In *The Birds of North America*, No. 349 (A. Poole & F. Gill, éds.). The Birds of North America, Inc., Philadelphia, PA, USA.

## ANNEXES

Annexe 1. Données descriptives sur la structure du bec des trois espèces du groupe *canadensis* habitant le Paléarctique (in Cramp & Perrins 1993).

Espèce	Caractéristiques du bec
Sittelle corse	"Bill rather long, slightly shorter than head length ; slender, straight, tip sharply pointed, somewhat compressed laterally ; culmen with fairly distinct ridge"
Sittelle de Ledant (kabyle)	"Bill rather short and slender, sharply pointed, culmen and cutting edges virtually straight, lower mandible with distinct kink at base of gonys; bill-tip often appears to be curved upwards"
Sittelle de Krüper	"Bill rather long, c. $\frac{3}{4}$ of head length; rather heavy at base, sharply pointed at tip; cutting edges straight, culmen straight or slightly decurved at tip, lower mandible slightly kinked upwards in middle"

Annexe 2. Mensurations (moyennes et écarts-types) de sittelles corses vivantes (par sexe et exprimées en mm).

Sexe	aile	tarse	Bec (culmen)	ongle	poids
Mâle (n=143)	71,76 ± 0,96	17,53 ± 0,52	16,59 ± 0,92	8,04 ± 0,82	12,14 ± 0,48
Femelle (n=25)	69,94 ± 1,29	17,33 ± 0,48	16,19 ± 1,05	7,70 ± 1,68	11,69 ± 0,45

Annexes photographique : 5 planches couleur  
(fichier « Ecomorphologie\_sittelle\_planches.pdf »)