

DEUX FOSSILES D'OISEAUX DE L'OLIGOCÈNE INFÉRIEUR DU LUBERON

Thierry ROUX*

RÉSUMÉ :

Deux fossiles d'oiseaux du Luberon (France) sont étudiés dans cet article. Ils ont été trouvés dans la formation des calcaires de Vachères (Stampien, Oligocène inférieur), sur les communes de Viens et de Céreste. Le fossile de Viens est rattaché à l'ordre des Charadriiformes et à la famille des Scolopacidae. C'est le plus ancien Scolopacidae décrit en Europe et le deuxième de cet âge dans le Monde. Il confirme que cette famille existait déjà au Paléogène. Le fossile de Céreste est un Threskiornithidae. La présence d'un Threskiornithidae à cette époque en Europe n'est pas surprenante car cette famille existait déjà à l'Éocène moyen de Messel (Allemagne). Ces deux oiseaux vivaient sur les vasières des bords des lacs du Luberon il y a 30 millions d'années.

Mots-clés :

oiseau fossile, Scolopacidae, Threskiornithidae, Oligocène, ostéologie, paléoécologie.

ABSTRACT :

Two birds from the early oligocene of Luberon.

Two fossils of birds are studied in this paper. They come from the Stampian of Luberon in France. They have been found in the formation of calcaires de Vachères in two localities: Viens and Céreste. The fossil from Viens is a Scolopacidae, order Charadriiformes. This fossil is the oldest European record of Scolopacidae and there is only one other Scolopacidae from the same age in the world. So, this fossil confirms that the Scolopacidae existed since the early Oligocene. The fossil from Céreste is a Threskiornithidae. The first reliable record of this family is from the middle Eocene of Messel (Germany), so the record of a Threskiornithidae in the Luberon is not surprising. These two birds lived around the Luberon lakes thirty million years ago.

Keywords :

bird, fossil, Scolopacidae, Threskiornithidae, Oligocene, osteology, paleoecology

* UMR 5125 « Paléoenvironnements et paléobiosphère », Université Claude Bernard Lyon I, 24-43, boulevard du 11 novembre 1918, 69100 VILLEURBANNE CEDEX.

I. INTRODUCTION

Cet article est issu d'un mémoire de DEA (Diplôme d'études approfondies) de paléontologie réalisé à l'Université Claude Bernard Lyon I (Roux, 2002). Il constitue une étude préliminaire sur l'avifaune fossile du parc du Luberon. Le Luberon est un haut lieu de la paléontologie du Tertiaire d'Europe, avec notamment les sites de Vachères, Céreste et Viens, connus depuis longtemps pour l'abondance des poissons qu'ils renferment. Mais de nombreux autres vertébrés y ont été trouvés : amphibiens, crocodiles, tortues, mammifères (siréniens, chiroptères, rongeurs, ongulés) et oiseaux. Malgré une préservation souvent exceptionnelle, les oiseaux du Luberon ont été très peu étudiés, et ce n'est que depuis quatre ans qu'ils ont commencé à être décrits. Ainsi, Mayr a identifié en 1999 un Trogonidae, puis en 2000, deux nouveaux genres de Charadriiformes appartenant à la nouvelle famille des Turnipacidae (Mayr, 1999 et 2000). Les deux fossiles présentés dans cet article proviennent de deux localités différentes : Céreste et Viens. Ils ont tous deux été trouvés dans la formation des calcaires de Vachères datés du Stampien (Oligocène inférieur) (Ducieux *et al.*, 1985). Les calcaires de Vachères sont des calcaires laguno-lacustres. Ils se sont déposés dans des lacs et lagunes plus ou moins saumâtres situés dans une région au paysage ouvert et semi aride (Mayr, 2000, d'après Lutz, 1984 ; Stemvers Van Bommel, 1984 ; Schmitt-Kittler & Storch, 1985) sous un climat plus chaud et plus sec qu'actuellement. Jusqu'à présent, la connaissance de l'avifaune du Paléogène d'Europe repose essentiellement sur les études menées dans les gisements de London Clay (Éocène inférieur, Angleterre), de Messel (Éocène moyen, Allemagne) et des phosphorites du Quercy (Éocène supérieur à Oligocène supérieur, France). À cette époque, l'avifaune était très différente de l'avifaune actuelle et de nombreux groupes d'oiseaux qui sont actuellement dominants (Passériformes, Scolopacidae...) n'existaient pas encore ou venaient tout juste d'apparaître.

Qu'en est-il de l'avifaune du Luberon ? Pour l'instant, la présence d'un Trogonidae est en accord avec ce que l'on retrouve ailleurs en Europe à la même période. Quant aux Charadriiformes, il n'est pas étonnant d'en rencontrer dans un milieu lacustre.

Dans cet article, une étude systématique est réalisée pour chacun des deux fossiles, puis leurs implications paléobiogéographiques et paléoenvironnementales sont discutées. Les noms français des familles, genres et espèces sont donnés en annexe et les termes d'ostéologie sont légendés sur les figures.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODE

Matériel

Les deux oiseaux sont fossilisés à plat sur des dalles calcaires. L'avantage d'un tel mode de fossilisation est que les éléments du squelette sont restés en connexion. Par contre, les os ne sont visibles que sur une seule face et par conséquent, d'éventuels critères importants pour l'identification ne sont pas accessibles.

Ces deux fossiles appartiennent au Parc naturel régional du Luberon et sont exposés à la Maison du Parc à Apt.

Méthode

Les fossiles sont comparés avec des familles actuelles et fossiles déjà décrites.

Pour le Scolopacidae, les squelettes d'oiseaux actuels proviennent de la collection de l'UFR Sciences de la terre de l'Université Claude Bernard Lyon I (Scolopacidae, Charadriidae, Glareolidae, Haematopodidae, Recurvirostridae, Burhinidae, Laridae, Sternidae, Stercoraridae, Alcidae), de la collection du Muséum national d'histoire naturelle de Paris (Dromadidae, Rynchopidae) et du National museum of natural history of Washington (Thinocoridae, Jacanidae, Rostratulidae, Ibidorhynchidae, Chionidae).

Les squelettes de Pedionomidae et de Turnicidae ont été visualisés sur des illustrations (Bock & Mc Evey, 1969 ; Olson, 1981).

Les Turnipacidae sont décrits par Mayr (2000).

Du fait d'une préservation moins bonne du Threskiornithidae, la méthode utilisée pour identifier ce fossile est légèrement différente. N'ayant pas accès aux détails fins, on s'est contenté, dans un premier temps, de comparer la forme globale de certaines

empreintes (en particulier le bréchet), puis dans un second temps, on a comparé les proportions des différents os longs du fossile avec celles de certaines familles par la technique des diagrammes de Simpson (Simpson, 1941). Ce fossile se prête bien à l'élaboration de diagrammes de Simpson car à part le coracoïde, les 6 principaux os longs sont présents et mesurables. Le matériel de comparaison mesuré provient des collections de Lyon (*Platalea leucorodia*, *Geronticus eremita*, *Eudocimus ruber*, *Pseudibis papillosus*) et de Paris (*Eurypyga helias*). Les mesures de *Messelornis cristata* proviennent de Hesse (1990), celles de *Rhynchaeites messelensis* de Peters (1983), celles de *Plegadis paganus* de Cheneval (1984) et celle de *Palaelodus ambiguus* de Cheneval (1983). Les mesures de *Lophotibis cristata*, de *Bostrichia hagedash* et de *Threskiornis aethiopica* m'ont été communiquées par C. Mourer-Chauviré.

Seules les différences importantes entre courbes ont été prises en considération car la variation intra spécifique n'est pas accessible, vu le trop faible nombre d'individus mesurés pour chaque espèce.

Pour les deux fossiles, les mesures sont données en mm et correspondent à la longueur maximale de l'os pris dans son axe longitudinal.

Les phalanges sont numérotées de la plus proximale vers la plus distale.

Enfin, la nomenclature utilisée provient de Milne-Edwards (1867-1868), de Baumel & Witmer (1993) et de Howard (1980).

III. ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

I- Fossile de Viens

Charadriiformes (Huxley, 1867)
Scolopacidae (Vigors, 1825)

a- Description

Une vue générale du fossile est présentée par la figure 1. Les éléments suivants du squelette post-céphalique sont conservés :

- le bréchet,
- le tarsométatarse droit (face interne et antérieure

+ 4 doigts),

- l'extrémité distale du tibiotarse droit (face interne),
- la scapula (face antérieure),
- le coracoïde (face antérieure),
- l'humérus droit (face antérieure) sauf l'extrémité distale,
- la furcula gauche (face supérieure),
- le coracoïde gauche (face antérieure),
- le carpométacarpe et les 3 doigts gauches,
- l'humérus, l'ulna et le radius gauche (face antérieure),
- le carpométacarpe et les 3 doigts gauches face interne,
- des restes du synsacrum, des vertèbres caudales, thoraciques et cervicales, des côtes et des fragments des autres os longs.

Une analyse de chacun de ces éléments du squelette fait apparaître les caractères suivants :

Tibiotarse (fig. 2) :

Seule l'extrémité distale de la face interne est visible. Le condyle interne est saillant vers l'avant.

Tarsométatarse (fig. 2) : l = 55 mm

Il est fin et allongé. La trochlée interne est en arrière et plus haute que la trochlée médiale.

Phalanges de la patte (fig. 2) :

Sur le 4^e doigt (doigt externe), la 4^e phalange est plus courte que la 3^e phalange.

Coracoïde (fig. 3) : L = 27 mm

Seule est visible la face ventrale.

Extrémité humérale : la tubérosité brachiale est incurvée vers l'extrémité sternale. Elle forme un toit au canal triosséal qui est ainsi bien marqué, mais celui-ci reste non clos.

Extrémité sternale : la facette sternale est grande et le processus sternocoracoïdien est net et effilé. Le foramen supracoracoïdien n'est pas visible.

Sternum (fig. 4) :

Le bréchet est haut et l'apex carinae est arrondi et bien saillant vers l'avant. La crista lateralis carinae est bien marquée. La ligne intermusculaire est nette et

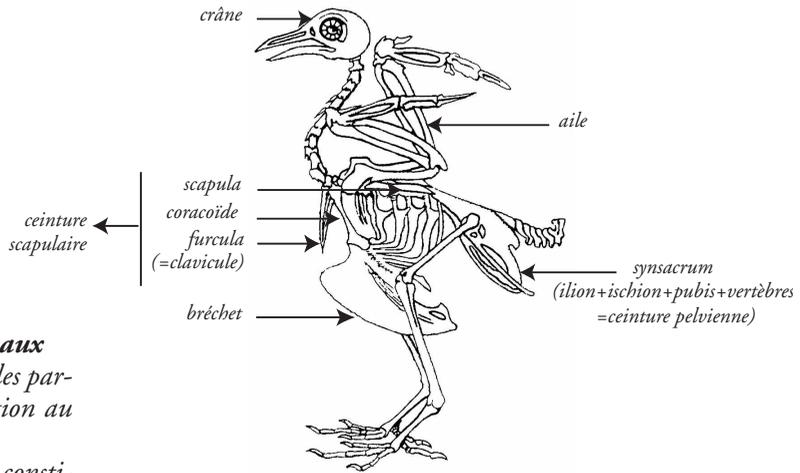


Fig. a: squelette d'oiseau (modifié d'après Platel et al., 1991).

Éléments d'ostéologie des oiseaux

le squelette des oiseaux présente des particularités uniques dues à l'adaptation au vol:

- la demi-ceinture scapulaire est constituée de 3 os: le coracoïde, la scapula et la furcula. les 2 furculas sont soudées en une fourchette claviculaire. Cette ceinture scapulaire est en relation étroite avec le sternum. Celui-ci présente une lame osseuse proéminente qui permet l'insertion des muscles et des ailes. Cette structure s'appelle le bréchet.

- La ceinture pelvienne est constituée par un os unique, le synsacrum. Cet os provient de la soudure du pubis, de l'ilion, de l'ischion et de vertèbres. Il constitue une structure rigide résistante aux chocs occasionnés lors de l'atterrissage.

- Le membre antérieur est transformé en aile. On y retrouve un humérus, un radius et une ulna (cubitus) comme chez les autres vertébrés. En revanche, l'extrémité de l'aile est très transformée: seuls les carpiens proximaux sont libres. Les carpiens distaux sont soudés avec les métacarpiens pour former un seul os, le carpométacarpe. Enfin, seul les doigts II, III et IV sont présents.

- Le membre postérieur présente un fémur comme chez les autres vertébrés. Par contre, le tibia est fusionné avec des os tarsiens (tibial, astragale, calcanéum) pour former le tibiotarse. Les autres os tarsiens sont fusionnés avec les métatarsiens II, III et IV et forment le tarsométatarse. Le doigt V est toujours absent.

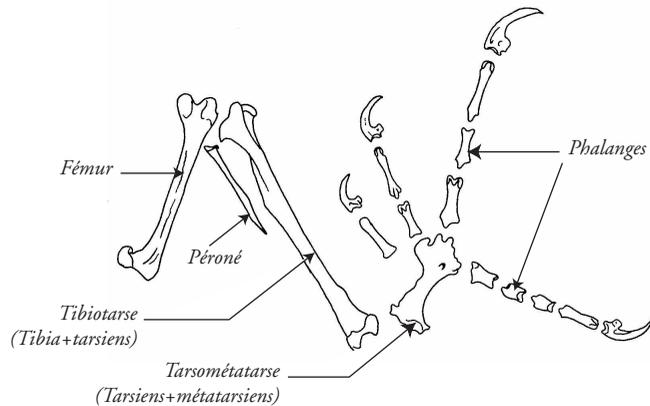


Fig. b: patte d'oiseau (modifié d'après Miles Albert, 1981).

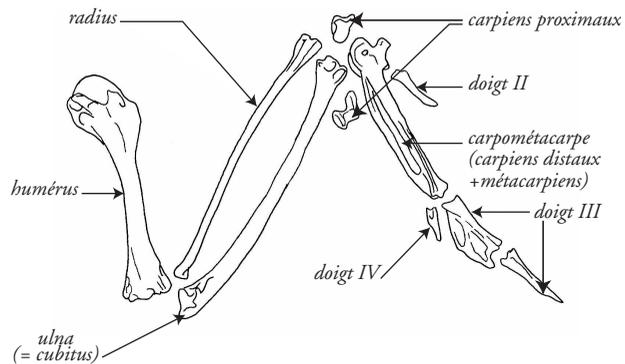


Fig. c: aile d'oiseau (modifié d'après Miles Albert, 1981).

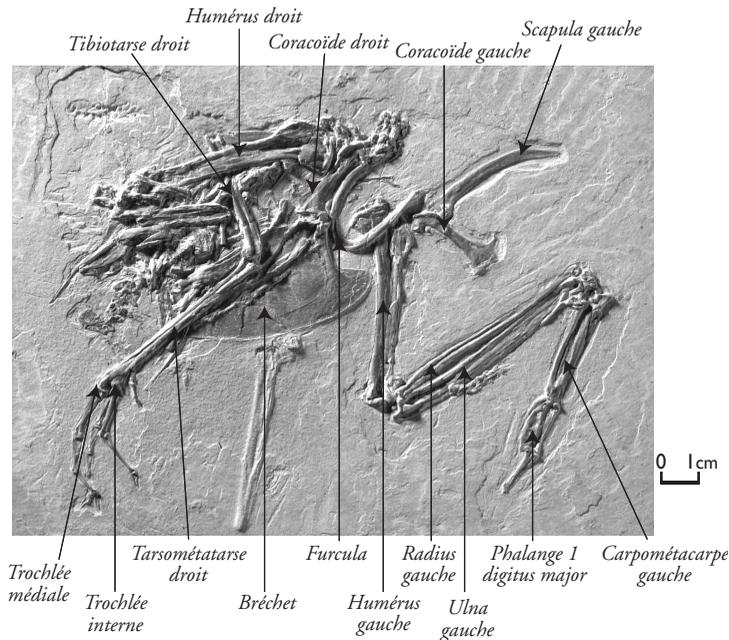


Fig. 1: vue générale du fossile de Viens.

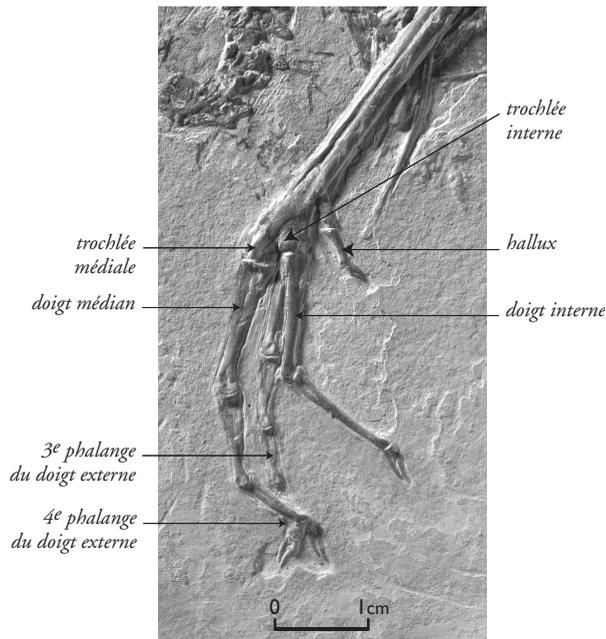


Fig. 2: détails du tarsométatarse et des phalanges de la patte droite.

parallèle au bord inférieur.

Scapula (fig. 4): elle est en forme de U. L'apophyse furculaire est pointue.

Furcula: elle est longue et effilée, non élargie au milieu et se terminant en pointe.

Humérus (fig. 4): L = 56 mm

Seule est visible la face ventrale.

Il est long et peu incurvé. Le corps de l'os est assez robuste.

Extrémité proximale: la tête humérale est arrondie, la tubérosité externe est petite, la crête deltoïde est grande, de même que la crête et la surface bicapitale. Cette dernière est délimitée par un sillon (sulcus nervus coracobrachialis cranialis). Enfin, le sillon ligamentaire est bien marqué, malgré l'écrasement de l'os.

Extrémité distale: le processus supracondylaris dorsalis est très saillant. Le condyle interne est en position plus distale que le condyle externe et que l'entépicondyle.

Ulna (fig. 4 et 5): L = 63 mm

L'olécrane est court. Le cotyle interne est de taille moyenne. La proéminence du ligament articulaire antérieur est bien marquée. Enfin, la tubérosité carpal est proéminente.

Carpométacarpe (fig. 5): L = 34 mm

Il est droit et la tubérosité intermétacarpienne est absente.

b- Diagnose

4 critères permettent de rattacher le fossile à l'ordre des Charadriiformes:

- La 4^e phalange du 4^e doigt est plus courte que la 3^e phalange.

Ceci ne se rencontre que chez les Charadriiformes (sauf les Alcidae) et chez quelques taxons comme les Turnicidae (Mayr, 2000). Cependant, Les Turnicidae ont un coracoïde complètement différent de celui du fossile.

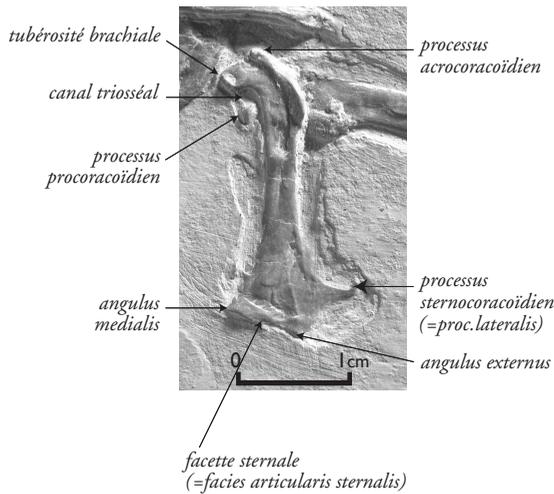


Fig. 3: détails du coracoïde gauche, face antérieure.

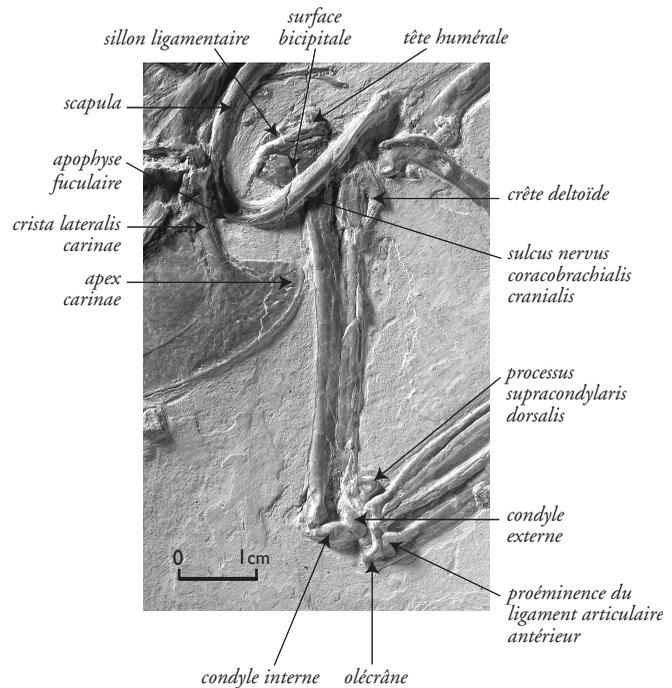


Fig. 4: détails du bréchet, de l'humérus, de la scapula et de l'ulna gauche.

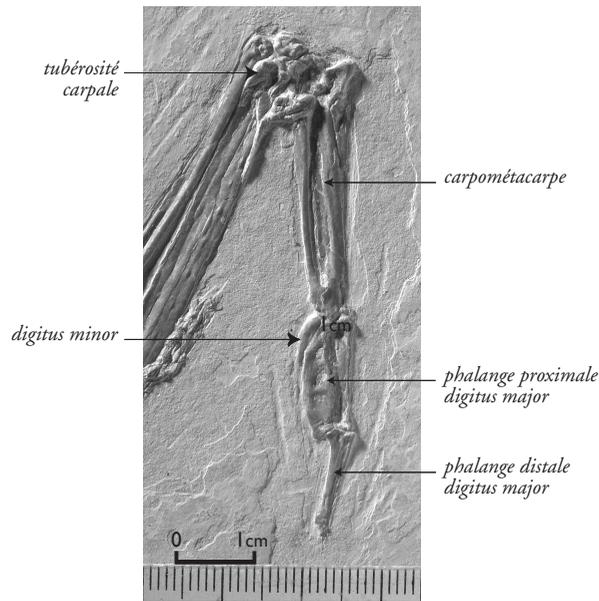


Fig. 5: détails de l'ulna, du carpométacarpe et des doigts de l'aile gauche.

- **Le sulcus nervus coracobrachialis dorsalis cranialis de l'humérus.**

Ce sillon qui est en fait un canal partiellement clos ne se rencontre que chez certaines familles de Charadriiformes. C'est donc un caractère typique de cet ordre (Olson, 1981).

- **Le processus supracondylaris de l'humérus.**

Seuls les Charadriiformes ont un processus supracondylaris aussi saillant (sauf les Burhinidae, les Jacanidae et les Alcidae).

- **Le coracoïde:** une tubérosité brachiale proéminente et incurvée, une facette sternale large ainsi qu'un processus sterno-coracoïdien bien marqué et effilé caractérise le coracoïde des Charadriiformes.

Enfin, les autres observations ostéologiques ne sont pas incompatibles avec ce que l'on retrouve chez les Charadriiformes.

Les Charadriiformes possèdent 18 familles actuelles et 1 famille fossile, les Turnipacidae (Mayr, 2000) connue uniquement à Céreste. Strauch(1978) a établi

3 groupes monophylétiques au sein de l'ordre des Charadriiformes en utilisant une méthode d'analyse de caractères ostéologiques compatibles :

- les Scolopacii : Jacanidae, Rostratulidae, Thinorcoridae et Scolopacidae.

- les Charadrii : Stercoraridae, Laridae, Sternidae, Rynchopidae, Dromadidae, Burhinidae, Glareolidae, Chionidae, Charadriidae, Ibidorhynchidae, Haematopodidae et Recurvirostridae.

- les Alcidae.

Sibley & Ahlquist (1990) ont établi une nouvelle classification phylogénique basée sur une technique d'hybridation ADN/ADN (mesure du degré de similarité génétique entre taxons). Ils ont ainsi confirmé le caractère monophylétique des Scolopacii tout en leur rajoutant les Pedionomidae d'Australie qui auparavant étaient classés dans l'ordre des Gruiformes. En revanche, les Alcidae ont été rattachés aux ex Charadrii.

L'étape suivante consiste à définir le rang systématique au niveau de la famille. Il faut alors comparer le fossile avec les 18 familles actuelles de Charadriiformes et la famille fossile des Turnipacidae.

Turnipacidae : les Turnipacidae sont caractérisés entre autre par (Mayr, 2000) :

- l'absence de foramen supracoracoïdeum.
- un processus procoracoïdeum venant presque rencontrer la tubérosité brachiale, ce qui fait que le canal triosséal est presque fermé.
- un processus supracondylaris dorsalis de l'humérus petit.
- le doigt médian à peu près aussi long que le tar-

sométatarse.

Ces 4 caractères ne se retrouvent pas réunis chez le fossile donc celui-ci n'est pas un Turnipacidae.

Alcidae : l'humérus et l'ulna sont fortement comprimés antéro-postérieurement (adaptation à la nage). Le processus supracondylaris est absent et la crête deltoïde est peu développée. Le processus procoracoïdeus du coracoïde est orienté en arrière. Il forme ainsi un angle droit avec le plan antérieur de l'os, de sorte que ce processus est invisible quand on regarde l'os de face (il n'y a pas de canal triosséal). Enfin, la 4^e phalange du 3^e doigt est plus longue que la 3^e phalange. Le fossile ne présente pas ces caractères donc celui-ci n'est pas un Alcidae.

Laridae, Sternidae, Stercoraridae, Rynchopidae :

Chez ces 4 familles, la phalange proximale du digitus majoris est systématiquement perforée de 2 fenêtres (voir fig. 6).

De plus, le sulcus nervus coracobrachialis cranialis de l'humérus est absent. Seule est visible l'entrée du canal au niveau de l'impression coracobrachiale.

Sur le fossile, la phalange proximale du digitus majoris n'est pas perforée et le sulcus nervus coracobrachialis cranialis de l'humérus est présent. Donc le fossile n'appartient pas à une de ces quatre familles.

Autres Charadriiformes (13 familles)

D'après Strauch (1978), les Scolopacii (Pedionomidae, Thinorcoridae, Jacanidae, Rostratulidae, Scolopacidae) se distinguent de toutes les autres familles par l'absence de foramen supracoracoïdeum et par la pré-

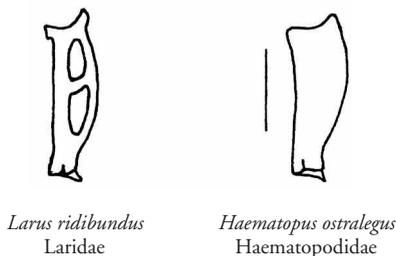


Fig. 6: comparaison de la phalange proximale du digitus majus des Laridae avec celles des autres Charadriiformes (barre = 10 mm).

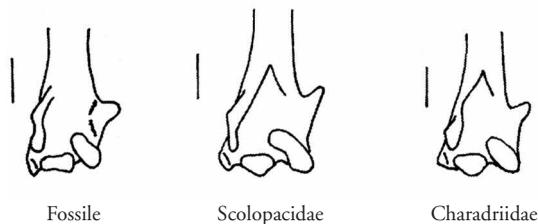


Fig. 7: extrémités distales des humérus gauches, face antérieure du fossile, des Scolopacidae et des Charadriidae (barre = 5 mm).

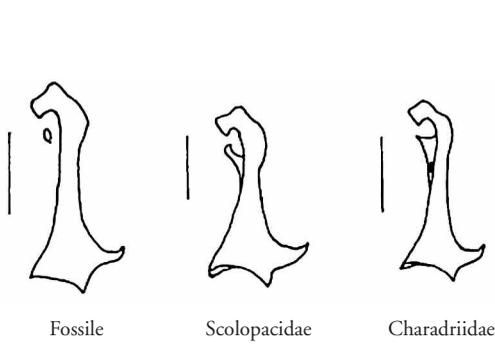


Fig. 8: coracoïdes gauches, face antérieure du fossile, des Scolopaciidae et des Charadriidae (barre = 10 mm).

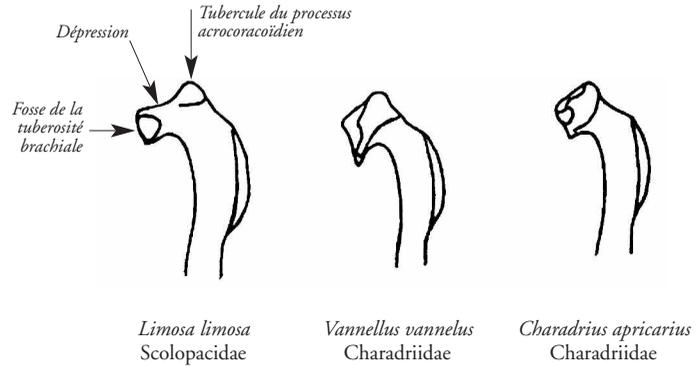


Fig. 9: comparaison des extrémités humérales des coracoïdes des Scolopaciidae et des Charadriidae ($\times 1,5$).

sence d'une crête dans la coulisse articulaire de l'humérus. Mais ces deux critères ne sont pas accessibles sur le fossile car les os ne se présentent pas sous leur bonne face. Il faut donc trouver d'autres critères :

humérus (voir fig. 7) :

le sulcus nervus coracobrachialis cranialis est présent chez les Recurvirostridae, les Charadriidae, les Chionidae, les Scolopaciidae, les Pedionomidae, les Thinocoridae, les Rostratulidae et les Jacanidae. Il est absent chez les Dromadidae, les Haematopodidae, les Burhinidae et les Ibidorhynchidae.

le processus supracondylaris dorsalis est absent ou très faible chez les Jacanidae et les Burhinidae. Il est présent mais ne dépassant pas le condyle externe chez les Haematopodidae, les Recurvirostridae, les Pedionomidae et les Thinocoridae. Il est présent et dépassant le condyle externe chez les Scolopaciidae, les Charadriidae, les Chionidae, les Glareolidae, les Ibidorhynchidae, les Dromadidae et les Rostratulidae.

coracoïde :

extrémité sternale (fig. 8) : sur le fossile, 3 conditions sont réunies :

- le processus lateralis est plus haut que l'angulus medialis.
- le processus lateralis est fin et relevé en virgule.
- la facies articularis sternalis a à peu près la même longueur que la distance angulus externe/processus lateralis.

Les extrémités sternales des coracoïdes des 13 familles à comparer ont été observées, et seules les Scolopaciidae et les Charadriidae remplissent les 3 conditions du fossile.

extrémité humérale (fig. 9) :

Scolopaciidae : sur la tubérosité brachiale, il y a une fosse bien ronde et le processus acrocrocoidien présente un tubercule. Entre cette fosse et ce tubercule, se trouve une zone plane légèrement déprimée. Il faut noter que cette morphologie se retrouve chez tous les Scolopaciidae et uniquement chez eux.

Charadriidae : la tubérosité brachiale peut présenter une fosse (genre *Pluvialis*) ou non (genre *Vannellus*). Cependant, au-dessus de cette fosse, se trouve immédiatement le tubercule du processus acrocrocoidien. De plus, la fosse est toujours moins profonde et moins marquée que chez les Scolopaciidae.

Conclusion :

l'extrémité humérale du coracoïde du fossile présente la même disposition que les Scolopaciidae. De plus, la forme de l'extrémité sternale du coracoïde montre que le fossile ne peut pas être un Thinocoridae, ni un Jacanidae, ni un Rostratulidae. Donc le fossile de Viens est un Scolopaciidae.

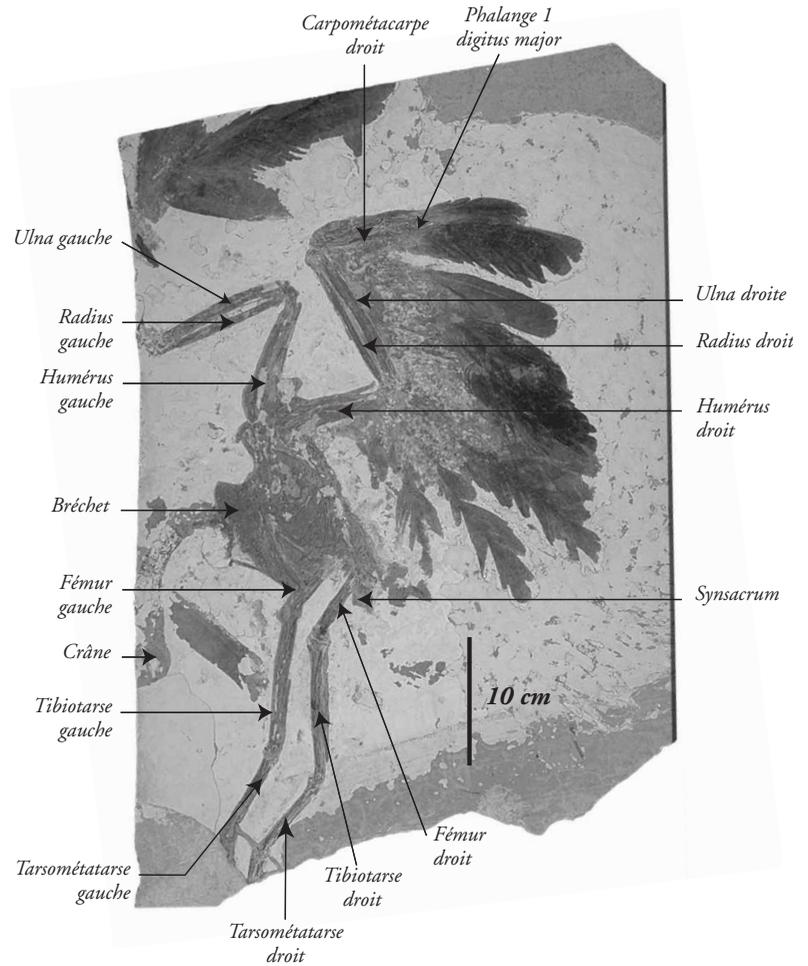


Fig. 10: vue générale du fossile de Céreste.

2- Fossile de Céreste

Ciconiiformes (Garrod, 1874)
Threskiornithidae (Richmond, 1917)

a- Description (fig. 10)

Ce fossile est spectaculaire par sa taille et la préservation remarquable des plumes de l'aile droite (au moins 17 rémiges en place). Cependant, le trait de scie, lors de la fouille, est passé juste en arrière du crâne, et l'avant de celui-ci a été perdu, en particulier le bec. De plus, parmi les os du squelette post-céphalique, seules restent les parties suivantes :

- 4 vertèbres cervicales,
- patte gauche : la moitié proximale du tibiotarse,
- patte droite : le fémur, le tibiotarse, le tarsométatarse et 2 phalanges,
- aile gauche : les extrémités distales du radius et de l'ulna,
- aile droite : l'extrémité distale de l'humérus, l'ulna, le radius, le carpométacarpe et les 3 doigts.

De plus, ces os sont très écrasés et seuls quelques détails sont réellement observables (digitus major, tibiotarse droit).

Le reste du squelette n'est qu'une empreinte des os qui ont dû se casser et être perdus lors du dégagement du fossile.

Empreinte du bréchet en l'état

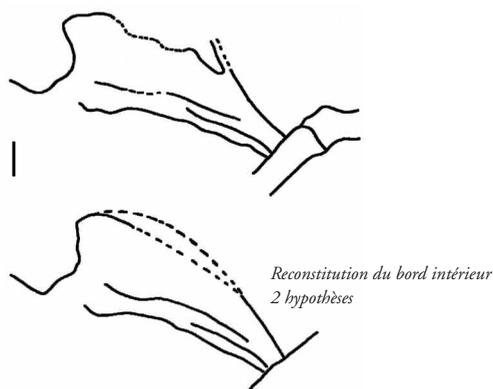


Fig. 11 : hypothèses de reconstitution du bord inférieur du bréchet du fossile de Céreste (barre = 10 mm).

b- Diagnose

1- Étude du bréchet

L'empreinte du bréchet est bien visible. Son bord inférieur est arraché. C'est peut-être un indice de prédation car on observe fréquemment que les rapaces ornithophages actuels laissent des empreintes similaires sur le bréchet des oiseaux qu'ils consomment. Quoi qu'il en soit, on peut essayer de reconstituer la courbure du bord inférieur en rejoignant les extrémités antérieure et postérieure qui ont été préservées. Ceci est illustré par la figure 11.

Une incertitude sur la courbure exacte demeure, et il faudra donc la prendre en considération.

Puis, la courbure du bréchet du fossile a été comparée avec un ou plusieurs représentants de 39 familles actuelles appartenant à 12 ordres différents. De cette étude, il ressort que seules 3 familles ont un bréchet qui ressemble à celui du fossile : Les Phoenicopteridae, les Eurypygidae et les Threskiornithidae. Pour choisir entre ces 3 familles, il faut alors réaliser une étude des proportions des os longs par la technique de Simpson (Simpson, 1941).

2- Étude des proportions

Phoenicopteridae (Flamants)

Si les Phoenicopteridae actuels se caractérisent par de très longues pattes et ne peuvent donc en aucun cas

correspondre au fossile de Céreste, en revanche, certains Phoenicopteriformes fossiles avaient des pattes plus courtes. Ces Phoenicopteriformes fossiles sont principalement représentés par la famille des Palaelodidae et le genre *Palaelodus*. Les *Palaelodus* étaient des flamants nageurs à pattes courtes et à becs droits. Ils ont été retrouvés en abondance dans plusieurs gisements d'Europe et en particulier à Saint-Gérand-le-Puy (Miocène inférieur), et de ce fait, on connaît bien leurs dimensions (Cheneval, 1983).

L'étude des proportions des os de la patte des *Palaelodus* met en évidence des différences importantes avec le fossile et *Geronticus* (Threskiornithidae). En effet, le tibiotarse et le tarsométatarse sont beaucoup trop longs par rapport au fémur. Donc on peut écarter l'hypothèse selon laquelle le fossile de Céreste est un *Palaelodus*.

Eurypygidae (Caurale soleil)

Les *Eurypygidae* actuels ne sont représentés que par le seul genre *Eurypyga* qui vit en Amérique du sud. Lorsque l'on confronte les proportions des os de *Eurypyga helias* avec celles du fossile de Céreste, on remarque que *Eurypyga* a un membre postérieur proportionnellement plus long que le membre antérieur et que la longueur relative des os de ce membre postérieur augmente progressivement du fémur vers le tarsométatarse. De telles proportions ne se retrouvent pas chez le fossile.

Hesse (1990) rapproche les *Eurypygidae* d'une famille fossile les *Messelornithidae*, abondante à Messel (Allemagne, Éocène). L'abondance de ces *Messelornithidae* permet de bien connaître les dimensions de leurs os longs. Les proportions des *Messelornithidae* sont radicalement différentes de celles du fossile et même de celle de *Eurypyga*, ce qui permet d'exclure les *Messelornithidae*. De plus les *Messelornithidae* avaient un bréchet bas et une crête deltoïde de l'humérus petite, caractères que ne possède pas le fossile.

Threskiornithidae (Ibis et Spatules)

Parmi les genres actuels et fossiles accessibles en collection ou dans la bibliographie, on peut établir 3 groupes ayant des proportions différentes :

• Un groupe formé par *Eudocimus ruber*, *Threskiornis aethiopica*, *Platalea leucorodia* et le fossile

Plegadis paganus (Milne-Edwards, 1867-71). Ces Threskiornithidae se caractérisent par un membre postérieur proportionnellement beaucoup plus grand que le membre antérieur.

. Un groupe formé uniquement par le fossile *Rhynchaetis messeleensis* Wittich, 1899. Chez ce dernier, le tarsométatarse est de beaucoup l'os le plus court du membre postérieur.

. Un groupe formé par le fossile et des Threskiornithidae à pattes moins longues: *Geronticus eremita*, *Pseudibis papillosus*, *Bostrichia hagedash* et *Lophotibis cristata*. Au sein de ce groupe, on remarque une très grande similitude entre le genre *Lophotibis* et le fossile. La seule différence concerne l'humérus: chez *Lophotibis*, sa longueur relative est plus petite que chez le fossile de Céreste.

Conclusion:

L'analyse des proportions du fossile incite fortement à le rattacher aux Threskiornithidae à pattes courtes et plus précisément au genre *Lophotibis*.

Cependant, on ne peut pas savoir s'il s'agit d'une convergence entre *Lophotibis* et le fossile, due à un mode de vie similaire, car d'une part, il n'y a pas assez de détails préservés sur le fossile et d'autre part, le fossile n'a pas été comparé avec un squelette de *Lophotibis*.

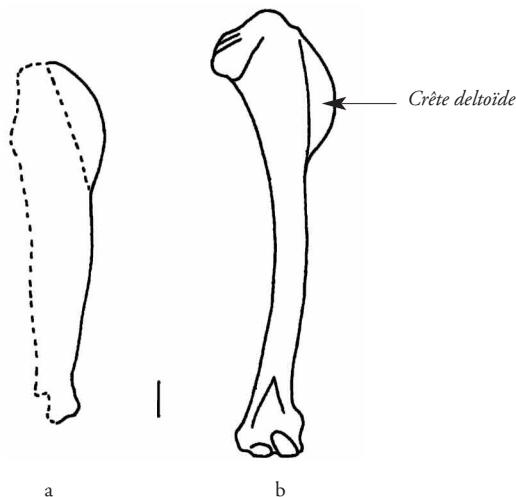


Fig. 12: comparaison de l'humérus droit, face antérieure du fossile de Céreste (a) avec celui de *Geronticus eremita* (b) (barre = 10 mm).

Enfin, ce genre actuel vit exclusivement à Madagascar.

3-Etudes des détails ostéologiques

Les quelques détails ostéologiques visibles sur le fossile semblent confirmer qu'il s'agit bien d'un Threskiornithidae.

Humérus (fig. 12):

La crête deltoïde est grande et bien arrondie.

Phalange proximale du digitus major (fig. 13):

Elle est non percée. Le processus internus indicis est bien développé. Le bord postérieur est régulièrement arrondi.

Tibiotarse:

La crista cnemialis cranialis du fossile est de même forme que celle de *Geronticus*.

Tarsométatarse:

La trochlée interne est décalée mais pas trop (comme chez *Geronticus*).

En vue de profil, la crête hypotarsienne a une forme rectangulaire, puis elle décroît régulièrement en allant vers l'extrémité distale.

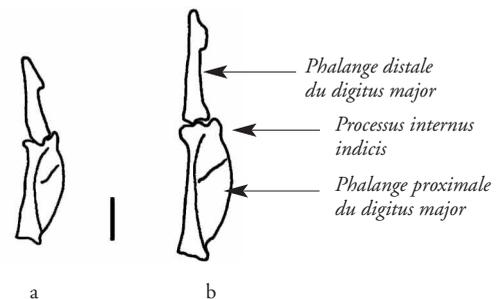


Fig. 13: comparaison du digitus major droit du fossile de Céreste (a) avec celui de *Geronticus eremita* (b) (barre = 10 mm).

IV. PALÉOBIOGÉOGRAPHIE

I - Scolopacidae

Bochensky (1996) et Mlikovsky (1995) mentionnent des Scolopacidae en Europe à l'Éocène, au Miocène, et au Pliocène. L'ensemble de ces données est regroupé dans le tableau 1.

Les Scolopacidae seraient apparus en Europe dès l'Éocène. Cependant, *Villettus waltoni* Harrison et Walker, 1976 et *Villettus grandis* Harrison et Walker, 1976 sont considérés comme douteux par Mlikovsky (1995).

L'observation de photos des échantillons de *Villettus* Harrison et Walker, 1976 montre, en effet, qu'il est difficile de les rattacher de façon catégorique à une famille. Il s'agit en effet d'une extrémité distale du tibiotarse droit pour *Villettus grandis* et d'une moitié distale du tibiotarse gauche pour *Villettus waltoni*.

Numenius gypsorum Gervais, 1848 est désormais rattaché aux Rallidae (Olson, 1985a).

Ne reste plus que *Totanus edwardsi* Gaillard, 1908. Mais ce fossile n'a pas été révisé et son appartenance aux Scolopacidae n'est pas certaine. Un moulage de ce fossile (collection Université Lyon I) a été observé. Il s'agit de l'extrémité distale d'un humérus droit. Ce moulage a été comparé avec les familles suivantes : Chionidae, Charadriidae, Recurvirostridae, Burhinidae, Jacanidae, Thinocoridae, Rostratulidae, Glareolidae, Scolopacidae, Laridae, Sternidae, Stercoraridae, et il semble bien qu'il s'agisse d'un Scolopacidae. Cependant, son âge est très imprécis, car ayant été récolté dans les phosphorites du Quercy anciennes, il peut être daté de l'Éocène terminal à l'Oligocène terminal.

Au Miocène, on note la présence des Scolopacidae dans 11 gisements européens. Mais *Totanus praecursor* Laube, 1901 a été déplacé dans les *incertae sedis*¹ par Mlikovsky (1995) et *Totanus teruelensis* Villata, 1963 n'est plus considéré comme un Scolopacidae par Olson (1985a).

Pour les 9 gisements qui restent, seuls quelques-uns ont été révisés, comme par exemple Sansan (Cheneval, 2000), et des taxons seront peut-être appelés à changer de genre voire de famille.

Cependant, le Miocène est quand même caractérisé par une grande explosion des Scolopacidae dans l'avifaune européenne.

En Amérique du nord, le plus ancien Scolopacidae date du Chadronian (Stampien en Europe, Oligocène inférieur) (Weigel, 1963). Il s'agit de *Paractitis bardi* Weigel. Le fossile est constitué de l'extrémité humérale d'un coracoïde gauche. Celui-ci ne possède pas de foramen supracoracoïdien. C'est donc bien un Scolopacii. La comparaison de la gravure avec les différentes familles de Scolopacii montre qu'il ne s'agit pas d'un Thinocoridae, ni d'un Rostratulidae, ni d'un Jacanidae, mais bien d'un Scolopacidae.

Pour le Miocène, Becker (1987) mentionne 8 gisements contenant des Scolopacidae et 3 gisements pour le Pliocène. On observe donc le même phénomène qu'en Europe avec une explosion des Scolopacidae au Néogène.

Le fossile de Viens date du Stampien (Oligocène inférieur). C'est donc le Scolopacidae d'Europe le plus ancien, *Totanus edwardsi* n'étant pas daté précisément. Il est d'âge similaire à *Paractitis bardi* d'Amérique du nord.

Jusqu'à présent seulement deux Scolopacidae avaient été décrits au Paléogène. Le fossile de Viens permet donc de confirmer l'existence des Scolopacidae au moins dès le début de l'Oligocène.

Leur rareté au Paléogène laisse supposer qu'il s'agissait d'une famille d'importance mineure à cette époque et qu'elle n'a connu sa diversification et son expansion qu'au Néogène.

Actuellement, les Scolopacidae sont les Charadriiformes les plus diversifiés d'Europe (13 genres représentés) et il existe 86 espèces à travers le monde réparties en 24 genres regroupés dans 6 sous-familles : Scolopacinae, Gallinaginae, Tringinae, Arenariinae, Calidrinae et Phalaropodinae (Del Hoyo *et al.*, 1996).

2- Threskiornithidae

Bochensky (1996) et Mlikovsky (1995) mentionnent 8 Threskiornithidae fossiles en Europe au Tertiaire (voir tableau 2).

1. En systématique, ce terme désigne l'ensemble des taxons dans l'appartenance reste indéterminée en l'état actuel des connaissances (NDLR).

Harrison (1986) a révisé les Threskiornithidae de Grande Bretagne et *Gigantibis incognita* Harrison et Walker, 1971, connu par l'extrémité proximale d'un fémur gauche, n'est plus considéré comme un Threskiornithidae. Il est maintenant rattaché aux Anseriformes et est synonyme de *Headonornis hantoniensis* (Lydekker, 1891).

Les dimensions d'*Actiornis anglicus* Lydekker, 1891 sont données par Harrison & Walker (1976). Il s'agit des dimensions d'un humérus gauche: celui ci mesure 119,8 mm. L'humérus de l'ibis de Céreste mesurant 100 mm et en l'absence de tous

Tableau 1

Enregistrement fossile des Scolopacidae du Tertiaire d'Europe (UK = Grande Bretagne, F = France, A = Allemagne, RT = Rép. Tchèque, I = Italie, E = Espagne, H = Hongrie, U = Ukraine, B = Bulgarie).

Périodes	Étages	Taxons	Localités	
Pliocène	Villanyien	<i>Scolopax</i>	Pedra de s'Onix (E)	
		<i>Actitis</i>	Varsec (B)	
	Ruscinien	<i>Tringa</i>	Odesa Catcomb (U)	
		<i>Scolopax</i> <i>Gallinago</i>	Csarnota 2 (H)	
Miocène	Turolien	<i>Gallinago</i> <i>Tringa</i>	Polgardi (H)	
		Scolopacidae indéterminés	Aljezar (E)	
		<i>Totanus teruelensis</i> Villata, 1963	Los Mansuetos (E)	
		<i>Totanus scarabelli</i> Portis, 1887	Senigallia (I)	
	Vallésien			
	Astaracien	<i>Numenius antiquus</i> Milne-Edwards, 1869	Sansan (F)	
	Orléanien	<i>Totanus praecursor</i> Laube, 1901	Brestany (RT)	
		<i>Tringa</i> <i>Calidris</i>	Dolnice (RT)	
		<i>Tringa</i>	Ravolzhausen (A)	
		<i>Tringa</i>	Saucats (F)	
		<i>Totanus grivensis</i> Ennouchi, 1930 <i>Totanus minor</i> Ennouchi, 1930 <i>Totanus majori</i> Lydekker, 1893 <i>Erolia ennouchii</i> Brodkorb, 1967	La-Grive-St-Alban (F)	
		Agénien	<i>Totanus lartetianus</i> Milne-Edwards, 1863 <i>Elorius paludicola</i> Milne-Edwards, 1869 <i>Tringa gracilis</i> Milne-Edwards, 1869	St-Gérand-le-Puy (F)
	Oligocène	Chattien		
		Stampien	<i>Totanus edwardsi</i> Gaillard, 1908	Phosphorites du Quercy (F)
	Éocène	Priabonien	<i>Numenius gyporum</i> Gervais, 1848	Montmartre (F)
		Bartonien	<i>Villetus grandis</i> Harrison & Walker, 1976	Highcliffe (UK)
<i>Villetus waltoni</i> Harrison & Walker, 1976			Barton (UK)	
Lutétien				
Yprésien				
Paléocène	Danien			
	Thanétien			

Tableau 2
enregistrement fossile des Threskiornithidae du Tertiaire d'Europe.

Périodes	Étages	Taxons	Localités
Pliocène	Villanyien	<i>Geronticus</i>	Slivnica (Bulgarie)
	Ruscinien		
	Vallésien	<i>Plegadis</i>	Kalfa (Moldavie)
	Astaracien	<i>Geronticus perplexus</i> Milne-Edwards, 1869-71	Sansan (F)
	Orléanien		
	Agénien	<i>Plegadis paganus</i> Milne-Edwards, 1867-71	St-Gérand-le-Puy (F)
Oligocène	Chattien		
	Stampien		
Eocène	Priabonien	<i>Actiornis anglicus</i> Lydekker, 1891 <i>Gigantibis incognita</i> Harrison & Walker, 1976	Hordle (UK - Hampshire)
	Bartonien		
	Lutétien	<i>Rhynchaetes messelensis</i> Wittich, 1899	Messel (Allemagne)
	Yprésien	<i>Proplegadis fisheri</i> Harrison & Walker, 1971	Isle of Shepey (UK)
Paléocène	Thanétien		
	Danien		

autres éléments de comparaison autre que la taille (détail sur l'humérus du fossile de Céreste, dimension des autres os d'*Actiornis*), on peut considérer que l'ibis de Céreste n'est pas un *Actiornis anglicus*.

Proplegadis fisheri Harrison et Walker, 1971 n'est connu que par l'extrémité distale d'un humérus gauche (Harrison & Walker, 1971). Ses dimensions indiquent qu'il était un peu plus petit que l'actuel Ibis falcinelle (*Plegadis falcinellus*). Donc *a priori*, il n'avait pas la même taille que l'ibis de Céreste.

L'étude des proportions de *Rhynchaetes messelensis* Wittich, 1898 et de *Plegadis paganus* (Milne-Edwards, 1867-71) a montré précédemment que l'ibis de Céreste est différent de ces deux espèces.

Geronticus perplexus (Milne-Edwards, 1869-71) n'est connu qu'à Sansan par un fragment distal d'humérus droit (Cheneval, 2000). Il était d'une taille légèrement supérieure à celle de l'actuel *Geronticus eremita*. L'ibis de Céreste était beaucoup plus petit. De plus, on a vu que ses proportions ne correspondent pas aux proportions du genre *Geronticus*.

Enfin, pour ce qui est du *Plegadis* et du *Geronticus* signalés en Moldavie et en Bulgarie, l'étude des proportions a montré que l'ibis de Céreste ne peut pas être rattaché à l'un de ces deux genres.

L'ibis de Céreste est donc un taxon nouveau. Ses proportions le rapprochent du genre *Lophotibis* de Madagascar, mais à ce stade de l'étude, on ne peut pas le rattacher de façon certaine à ce genre. C'est le premier Threskiornithidae connu dans l'Oligocène d'Europe.

Ailleurs dans le monde, on connaît des Threskiornithidae en Amérique du nord. Olson, (1985a) donne *Plegadis pharangites* Olson, 1981 comme la seule espèce certaine d'Amérique du nord. Elle a été trouvée dans le Pliocène terminal du Texas et du Kansas. Olson mentionne également l'existence d'*Eudocimus sp.* dans le Pliocène de Caroline et de Floride. Becker (1987) signale quant à lui, trois sites contenant des *Plegadis* et des *Eudocimus* au Miocène supérieur et six sites pour le Pliocène. Quoi qu'il en soit, les Threskiornithidae ne sont connus en Amérique qu'à partir de la fin du Néogène.

En Asie, Olson (1985a) mentionne la présence d'un Threskiornithidae dans l'Éocène supérieur de Chine. Il s'agit de *Minggangia changgouensis* Hou, 1982. Cependant, il estime que le matériel récolté (l'extrémité distale d'un tibiotarse et l'extrémité distale d'une ulna) ne permet pas de rattacher de façon certaine ce fossile aux Threskiornithidae.

Enfin Olson (1985b) a identifié deux espèces d'ibis dans le Pliocène inférieur d'Afrique du sud.

La famille des Threskiornithidae semble donc être originaire de l'Ancien Monde et n'y est connue qu'à partir de l'Éocène. Elle ne gagne l'Amérique qu'au Néogène. Il n'est donc pas surprenant de rencontrer un ibis dans l'Oligocène de Céreste.

S'il s'avérait que l'ibis de Céreste était bien un *Lophotibis*, cela indiquerait que ce genre avait une aire de répartition plus vaste à l'Oligocène car actuellement, on ne retrouve *Lophotibis* qu'à Madagascar que l'on pourrait alors considérer comme une aire relique. Une autre hypothèse est que l'ibis de Céreste serait une forme ancestrale commune à *Lophotibis* de Madagascar et à *Bostrichia* du Sud de l'Afrique. En effet, ces deux genres, qui ont des proportions similaires, sont souvent rapprochés et on peut alors penser qu'ils avaient un ancêtre commun. Cependant, les ressemblances observées entre les proportions du fossile de Céreste et les proportions du genre *Lophotibis* ne sont peut-être dues qu'à un phénomène de convergence.

V. PALÉOÉCOLOGIE

I- Scolopacidae

Actuellement, on rencontre des Scolopacidae sur tous les continents sauf l'Antarctique. Les milieux fréquentés par les Scolopacidae sont très variés :

- Scolopacinae : milieux forestiers (bécasse);
- Phalaropodinae : pélagiques en hiver et nicheurs dans la toundra (Phalarope à bec large) ;
- Tringinae, Arenariinae, Calidrinae, Gallinaginae : vasières des milieux marins et lacustres (Bécasseau variable, Chevalier gambette...), marais (bécassines), rivières (Chevalier guignette), tourbières (Courlis cendré), toundra (Courlis corlieu, Barge rousse...).

Le Scolopacidae de Viens devait vivre dans les vasières des bords des lacs du Luberon. En effet, il possède un tarsométatarse allongé bien adapté à la locomotion dans ce type de milieu.

2- Threskiornithidae

De nombreux ibis actuels vivent sur le bord des eaux douces et côtières ou dans les marais. C'est le cas de l'Ibis falcinelle (*Plegadis falcinellus*) et de l'Ibis sacré (*Threskiornis aethiopica*). Ils nichent souvent en colonies dans des arbres ou des buissons.

Lophotibis cristata est un ibis forestier. On le rencontre de la forêt tropicale humide à la forêt sèche dégradée et de 0 à 2 000 mètres d'altitude. Il se nourrit sur le sol des forêts et parfois dans les ruisseaux forestiers. *Bostrichia hagedash* vit dans les zones humides le long des rivières en milieu ouvert de type savane (Hancock *et al.*, 1992).

L'ibis de Céreste devait venir s'alimenter dans les zones marécageuses du Luberon. Il est également probable qu'il fréquentait les forêts sèches ouvertes qui couvraient de grandes surfaces autour de ces marais. Peut-être même y nichait-il.

VI- CONCLUSION

L'étude de ces deux fossiles du Luberon a mis en évidence la présence de deux familles appartenant à deux ordres d'oiseaux différents :

- des Ciconiiformes : famille des Threskiornithidae,
- des Charadriiformes : famille des Scolopacidae.

Le Scolopacidae de Viens est le plus vieux d'Europe et on ne connaît qu'un seul Scolopacidae de cet âge en Amérique du nord. Cette découverte est donc d'une grande importance pour comprendre les origines de cette famille. Ainsi, on sait dorénavant que les Scolopacidae étaient déjà répandus dans une grande partie de l'hémisphère Nord dès l'Oligocène inférieur. La découverte du Threskiornithidae de Céreste a des conséquences moins spectaculaires. Elle confirme la bonne implantation de cette famille en Europe au Paléogène puisque le Luberon est dorénavant le troisième site européen du Paléogène qui contient des Threskiornithidae.

Si on regroupe l'ensemble des études menées sur les oiseaux du Luberon, on s'aperçoit d'ores et déjà que cette avifaune était riche et diversifiée : les petits oiseaux arboricoles sont représentés par des Trogonidae

(Mayr, 1999) et des Passériformes (Roux, inédit) et des échassiers vivaient sur le bord des lacs (Threskiornithidae, Scolopacidae et Turnipacidae). Du matériel observé rapidement dans des collections privées montre également la présence de Phalacrocoracidae (cormorans), de Pelecanidae (péllicans), de Phasianidae (perdrix), d'Apodiformes (martinets) et d'autres Charadriiformes. On peut expliquer cette grande diversité par le fait que dans les sédiments des bords des lacs du Luberon se sont accumulés des oiseaux morts originaires de milieux différents : des oiseaux vivant sur les vasières même (Scolopacidae, Threskiornithidae), des oiseaux vivant sur les plans d'eaux (Phalacrocoracidae, Pelecanidae), et des oiseaux vivant dans les strates arborées et herbacées des bords des lacs (Trogonidae, Passériformes et tous les autres petits oiseaux percheurs).

Vu la grande diversité apparente que présente l'avifaune du Luberon ainsi que l'existence de particularités uniques pour cette époque, on peut penser que si des études se poursuivent dans le Luberon et si des fouilles scientifiques sont organisées, cette région pourrait devenir un site très important dans la connaissance de l'avifaune du Paléogène.

REMERCIEMENTS

Je remercie Cécile Mourer-Chauvire pour son aide attentive dans la réalisation de ce travail, Christine Balme pour m'avoir permis de dégarnir son musée pendant quelques mois, Christine Lefèvre et son équipe pour leur accueil et pour le prêt de matériel de comparaison, Storrs L. Olson, du National Museum of natural history, Smithsonian institution, Washington pour le prêt de matériel de comparaison, Noël Podevigne pour la série de photos et Dominique Barbe pour les travaux de reprographie.

BIBLIOGRAPHIE

- BAUMEL J.-J. & WITMER L.M., 1993, Osteologia, In BAUMEL J.-J., BREAZIL A.S., EVANS H.E. & VANDEN BERGE J.-C. Eds., Handboock of avian anatomy/Nomina anatomica avium, *Publications of Ornithological club*, N° 23, pp. 45-132.
- BECKER J.-J., 1987, *Neogen avian localities of North America*, Smithsonian Institution Press, Washington, 171 p.
- BOCHENSKI Z, 1996, List of European fossil bird species, *Acta zoologica cracovia*, N° 40, Fasc. 2, pp. 293-333.
- BOCK W.J. & MC EVEY A., 1969, Osteology of *Pedionomus torquatus* (Aves, Pedionomidae) and its allies, *Proceedings of the Royal Society Victoria*, N° 82, pp. 187-232.
- CHENEVAL J., 1983, Révision du genre *Palaelodus* Milne-Edwards, 1863 (Aves, Phoenicopteridae) du gisement aquitainien de Saint-Gérard-le-Puy (Allier, France), *Geobios*, N° 16, pp. 179-191.
- CHENEVAL J., 1984, Les oiseaux aquatiques (Gaviiformes à Ansériformes) du gisement aquitainien de Saint-Gérard-le-Puy (Allier, France) : révision systématique, *Palaeovertebra*, Vol. 14, N° 2, pp. 33-115.
- CHENEVAL J., 2000, L'avifaune de Sansan, In GINSBURG L. (Ed.), La faune miocène de Sansan et son environnement, *Mémoires du Muséum d'histoire naturelle*, Paris, N° 183, pp. 321-388.
- DEL HOYO J., ELLIOT A. & SARGATAL J., 1996, *Handbook of the birds of the World 3*, Lynx Edicions, Barcelona, 821 p.
- DUCREUX J.-L., HUGENEY M. & TRUC G., 1985, La formation des calcaires et lignites de Sigonce (Oligocène moyen, bassin de Forcalquier, Alpes-de-Haute-Provence) : datation à l'aide des Mammifères ; reconstitution des milieux de dépôts, *Geobios*, N° 18, pp. 109-114.
- GAILLARD C., 1908, *Les oiseaux des phosphorites du Quercy*, Thèse de Doctorat de sciences naturelles de Lyon et Annales de l'Université de Lyon, N° 23, 178 p.
- HANCOCK J.A., KUSHLAN J.A. & KAHL M.P., 1992, *Storks, ibises and spoonbills of the World*, Academic press, San Diego, 385 p.
- HARRISON C.J.O. & WALKER C.A., 1976, Birds of British Upper Eocene, *Zoological journal of the Linnean society of London*, N° 59, pp. 323-351.
- HARRISON C.J.O., 1986, A re-examination of some Tertiary old world ibises, Threskiornithidae, *Tertiary Research*, N° 7, Fasc. 4, pp. 139-143.
- HARRISON C.J.O. & WALKER C.A., 1971, A new ibis from the lower Eocene of Britain, *Ibis*, N° 113, pp. 367-368.
- HESSE A., 1990, Die Beschreibung der Messelornithidae (Aves, Gruiformes, Rhynocheti) aus dem Alttertiar Europas und Nordamerikas, *Kourier Forschungsinstitut Senckenberg*, N° 128, pp. 1-176.
- HOWARD H., 1980, Illustrations of avian osteology taken from « The avifauna of Emeryville shellmound », Contribution in Sciences, *Natural history museum of Los Angeles country*, N° 330, pp. 27-38.
- MAYR G., 1999, A new trogon from the Middle Oligocene of Céreste, France, *Auk*, N° 116, pp. 427-434.

- MAYR G., 2000, Charadriiform birds from the early Oligocene of Céreste (France) and the middle Eocene of Messel (Hessen, Germany), *Geobios*, N° 33, Fasc. 5, pp. 625-636.
- MILES GILBERT B., 1981, *Avian osteology*, Library of Congress, Wyoming (USA), n° 81-90059.
- MILNE-EDWARDS A., 1867-1868, *Recherches anatomiques et paléontologiques pour servir à l'histoire des oiseaux fossiles de la France*, Victor Masson et fils, Paris, Tomes I-IV.
- MLIKOVSKY J., 1995, Tertiary avian localities of Europe, *Acta universitatis Carolinae, Geologica*, N° 39, Fasc. 3-4, pp. 519-852.
- OLSON S.L., 1981, The relationships of the Pedionomidae (Aves, Charadriiformes), *Smithonian contributions to zoology*, N° 337, 25 p.
- OLSON S.L., 1985a, The fossil record of birds, In FARNER D.S., KING J.-R. & PARKES K.C., *Avian biology*, New-York (Academic Press), N° 8, pp. 79-238.
- OLSON S.L., 1985b, Early Pliocene ibises (Aves, Plataleidae) from South-western Cape Province, South Africa, *Annals of South African Museum*, N° 97, pp. 57-69.
- PETERS D.S., 1983, Die « Schnepfenralle » *Rhynchaetes messelensis* Wittich 1898 ist ein Ibis, *Journal für Ornithologie*, N° 124, pp. 1-27.
- PLATEL R., MEUNIER F.J., RIDET J.-M. & VIELLOT H., 1991, *Zoologie des Cordés*, Éditions Marketing, Paris, 222 p.
- ROUX T., 2002, *Les oiseaux Oligocènes du bassin d'Apt: systématique, paléoécologie, paléobiogéographie*, Mémoire de Diplôme d'études approfondies, Université Claude Bernard Lyon I, inédit, 51 p.
- SIBLEY C.G. & AHLQUIST J.E., 1990, *Phylogeny and classification of birds: A study in molecular evolution*, Yale University Press, New Haven and London, 976 p.
- SIMPSON G.G., 1941, Large Pleistocene felines of North America, *American museum novitates*, N° 1136, pp. 1-27.
- STRAUCH J.-G., 1978, The phylogeny of the Charadriiformes (Aves): a new estimate using the method of character compatibility analysis, *Transactions of zoological Society of London*, N° 34, pp. 263-345.
- WEIGEL R.D., 1963, Oligocene birds from Saskatchewan, *Quarterly journal of Florida Academy of sciences*, N° 27, pp. 257-262.

ANNEXE

Glossaire des noms d'ordres, de familles, de genres et d'espèces, et répartition géographique des taxons.

- Alcidae:
guillemots, macareux (océans et mers de l'hémisphère nord).
- Apodiformes:
martinets, colibris (tous les continents sauf l'Antarctique).
- Bostrichia hagedash*:
Ibis hagedash (Afrique).
- Burhinidae:
cédicnèmes (Tous les continents sauf l'Amérique du nord et l'Antarctique).
- Charadriidae:
pluviers, vanneaux (tous les continents sauf l'Antarctique).
- Charadriiformes:
ordre contenant les Scolopacidae.
- Chionidae:
chionis (Antarctique, Amérique du sud, Kerguelen).
- Dromadidae:
dromes ou pluviers-crabiers (côtes de l'océan indien).
- Eudocimus ruber*:
Ibis rouge (Amérique du sud).
- Eurypyga helias*:
Caurale soleil (Amérique du sud et centrale).
- Eurypygidae:
famille du Caurale soleil (Amérique du sud et centrale).
- Geronticus eremita*:
Ibis chauve (Afrique).
- Glareolidae:
glaréoles, courvites (Afrique, Europe, Asie, Australie).
- Haematopodidae:
huitriers (tous les continents sauf l'Antarctique).
- Ibidorhynchidae:
Bec d'ibis (Himalaya).
- Jacanae:
Jacana (Amérique centrale et du sud, Afrique, Asie, Australie).
- Laridae:
mouettes, goélands (tous les continents).
- Lophotibis cristata*:
Ibis huppé de Madagascar (Madagascar).
- Passériformes:
ordre regroupant la plupart des oiseaux arboricoles actuels (merles, mésanges, pinsons, corbeaux...)
- Pedionomidae:
pédionomes (Australie).
- Pelecanidae:
pélicans (tous les continents sauf l'Antarctique).
- Phalacrocoracidae:
cormorans (tous les continents).
- Phasianidae:
perdrix, faisans (Afrique, Europe, Asie, Australie).
- Phoenicopteridae:
flamants (Afrique, Europe, Asie, Amérique centrale et du sud).
- Platalea leucorodia*:
Spatule blanche (Afrique, Europe, Asie).
- Pseudibis papillosus*:
Ibis noir (Inde).
- Recurvirostridae:
avocettes, échasses (tous les continents sauf l'Antarctique).
- Rostratulidae:
rhynchées ou bécassines peintes (Amérique du sud, Afrique, Asie, Australie).
- Rynchopidae:
bec-en-ciseaux (Amérique, Afrique, Asie).
- Scolopacidae:
bécasses, chevaliers, courlis, bécasseaux (tous les continents sauf l'Antarctique).
- Stercoraridae:
labbes (tous les continents).
- Sternidae:
sternes (tous les continents).
- Threskiornis aethiopica*:
Ibis sacré (Afrique).
- Threskiornithidae:
ibis et spatules (tous les continents sauf l'Antarctique).
- Thinocoridae:
thinocores et atagis (Amérique du sud).
- Trogonidae:
trogons (Amérique centrale et du sud, Afrique, Asie).
- Turnicidae:
Turnix (Afrique, Europe, Asie, Australie).