

Fig. 1 : Moulage (UCBL-FSL-367903) du passereau de Vachères, Oligocène inférieur, anciennement collection Loggia (Tableau 1 dans l'article). Ce passereau remarquable est un *Suboscines* (sp. B) différent de trois autres *Suboscines* de la formation, et l'un des deux seuls complets avec le *Tyrannida* de Revest-des-Brousses.

## Regard sur l'avifaune fossile de l'Oligocène du Parc du Luberon et ses implications paléobiologiques, incluant de nouvelles données fossiles

Anais DUHAMEL<sup>1</sup> & Antoine LOUCHART<sup>1</sup>

### RÉSUMÉ

Les Calcaires de Campagne-Calavon, formation de l'Oligocène inférieur du Luberon, enrichissent indéniablement le registre fossile mondial des oiseaux, et ce pour plusieurs raisons. Tout d'abord, les oiseaux fossiles « en plaques » s'y trouvant sont tout particulièrement bien conservés et complets ou quasi complets pour la grande majorité. En plus de leur préservation exceptionnelle, les fossiles du Parc du Luberon sont tout particulièrement intéressants par la diversité qu'ils mettent en avant : un minimum de 26 espèces différentes pour moins de 30 spécimens assez bien identifiés, représentant au moins 18 familles différentes, ce qui est une représentativité très forte. De plus, ces spécimens sont souvent les plus anciens représentants connus de leurs familles respectives (ou parfois de taxons plus inclusifs). Ces fossiles sont donc d'importance primordiale, notamment pour l'estimation de l'âge de divergence de certains taxons d'oiseaux (calibration des horloges moléculaires), et plus largement pour mieux appréhender l'évolution de la morphologie et de la distribution géographique des oiseaux depuis l'Oligocène, tout en apportant des précisions sur le type de paléoenvironnement qui régnait dans cette région il y a 30 millions d'années (Ma). Ces différents aspects sont passés en revue ici, à partir des différentes publications, et aussi de données inédites, comportant six nouveaux fossiles.

**Mots-clés :** Diversité, Évolution, Oiseaux fossiles, Oligocène, Paléobiogéographie, Paléobiologie, Paléoclimats, Paléoenvironnements.

### TITLE

*A look at the Oligocene fossil avifauna of the Parc du Luberon and its paleobiological implications, incorporating new fossil data.*

### ABSTRACT

*The Early Oligocene limestone formation called Calcaires de Campagne-Calavon in the Luberon region increases noticeably the world fossil record of birds, for several reasons. First, the fossil birds "on plate" found in this formation are particularly well preserved and complete or near-complete for most of them. Moreover, the fossil birds from the Parc du Luberon are particularly interesting for the systematic diversity they represent: a minimum of 26 different species for less than 30 well-identified specimens, corresponding to at least 18 different families, which is a high representativeness. In addition, these specimens are often the earliest known representatives of their respective families worldwide (or more inclusive taxa). These fossils are therefore of prime importance, notably for the estimation of divergence ages of certain bird taxa (molecular clock calibration), and more generally to better apprehend the evolution of morphology and of geographical distribution of birds since the Oligocene. These fossils also yield clues about paleoenvironments 30 million years ago in the region. All these aspects of research are reviewed here, based on published works as well as on original data, incorporating six new fossils.*

**Keywords :** Diversity, Evolution, Fossil birds, Oligocene, Paleobiogeography, Paleobiology, Paleoclimates, Paleoenvironments.

1. Univ Lyon, ENSL, UCBL, UJM, CNRS, LGL-TPE, F-69007, Lyon, France – anais.duhamel@ens-lyon.fr

## INTRODUCTION

Les calcaires en plaquettes (Formation des Calcaires de Campagne-Calavon) de l'Oligocène inférieur du Luberon (Rupélien, biozone MP23, 31–30 Ma ; nombreuses localités autour de Céreste, Alpes-de-Haute-Provence ; Cavelier, 1984 ; Ducreux *et al.*, 1985 ; Escarguel *et al.*, 1997 ; Sigé & Hugué, 2006) figurent parmi les sites fossilifères importants pour les oiseaux dans le Paléogène français. En effet, cette formation riche en poissons, insectes, et plantes, comprend également des tétrapodes, bien moins fréquents, parmi lesquels les oiseaux sont rares mais dont la préservation est souvent exceptionnelle, comme l'ensemble des fossiles du Parc. Ainsi, la plupart des oiseaux de cette formation sont des squelettes entiers ou presque, et le plus souvent les os sont en articulation, et préservés en trois dimensions avec peu ou pas d'écrasement. Cette qualité de préservation concerne les autres organismes également, faisant des Calcaires de Campagne-Calavon un *Konservatlagerstätte*\*. Des détails de plumage très précis sont parfois préservés aussi, grâce à la finesse du calcaire, comparable aux calcaires lithographiques à *Archaeopteryx* de Bavière (Allemagne, Jurassique supérieur). Étonnamment, le nombre limité de spécimens (moins de 30) représente un nombre presque aussi grand d'espèces différentes, appartenant à des familles très diverses. Il en ressort la possibilité de déterminer précisément ces fossiles, qui se révèlent souvent être les plus anciens représentants de familles actuelles. Les espèces identifiées permettent de contribuer à reconstituer le paléoenvironnement de cette région il y a près de 30 millions d'années, aux côtés des autres organismes. Elles peuvent être placées dans la phylogénie des oiseaux modernes, dont les nœuds les plus anciens ont été résolus récemment par la phylogénomique (cf. Kuhl *et al.*, 2021, et références incluses). Ostéologiquement, certaines espèces représentées dans les Calcaires de Campagne-Calavon sont très proches de genres actuels, attestant d'une origine ancienne de morphologies modernes. Enfin, dans plusieurs cas, ces fossiles appartiennent à des groupes aujourd'hui absents d'Europe, et actuellement tropicaux et/ou américains. Cela révèle des histoires paléobiogéographiques particulières, en lien avec la paléogéographie et l'histoire climatique mondiale. Ces différents aspects sont ici passés en revue, soulignant l'intérêt exceptionnel de cette région dans la connaissance de l'histoire évolutive des oiseaux. Cette synthèse est basée sur l'ensemble des travaux publiés et aussi sur des données inédites.

## PALÉOENVIRONNEMENTS DU LUBERON À L'OLIGOCÈNE INFÉRIEUR

### *Des fossiles témoins d'un environnement subtropical dans le Luberon à l'Oligocène inférieur*

La formation des Calcaires de Campagne-Calavon est réputée pour ses nombreux fossiles dont la préservation est exceptionnelle (*Konservatlagerstätte*), ce qui a notamment permis de reconstituer le paléoenvironnement et le paléoclimat qui régnaient dans la région il y a 30 Ma. En effet, la faune et la flore locales à cette époque, composées de crocodiles (*Diplocynodon*), de tortues (*Trionyx*), de poissons d'eau douce tropicaux (*Dapalis*, *Prolebias*), de crustacés pénéides, de mollusques (Potaminidae), d'insectes, d'éléments de flore tropicale (telles que les Lauraceae, Proteaceae, Arecaceae (*Sabal*), Sapotaceae), et d'éléments de flore tempérée (Betulaceae, Myricaceae, Ulmaceae), concourent à indiquer que le climat local était subtropical, et suggèrent un environnement lacustre d'eau douce avec parfois une légère salinité comme l'attestent des niveaux à méduses siphonophores (e.g., Saporta, 1867 ; Coquelle, 1957 ; Stemvers van Bemmelen, 1984 ; Nel *et al.*, 1987 ; Châteauneuf & Nury, 1995 ; Thiebaut, 1998 ; Louchart *et al.*, 2008). Ces conditions climatiques et environnementales sont en accord avec les écologies des oiseaux représentés dans le parc du Luberon (tableau 1), notamment ceux qui appartiennent à des clades\* aujourd'hui exclusivement tropicaux ou subtropicaux : les Galbulae (*Jacamatia luberonensis*) et les Trogonidae (*Primotrogon wintersteini*, cf. *Primotrogon* sp. B) (Mayr, 1999, 2001 ; Duhamel *et al.*, 2020 ; présent article). En termes d'habitats, plusieurs oiseaux aquatiques, nageurs et plongeurs, et piscivores, fréquentaient évidemment les lacs et lagunes : le « cormoran/anhinga », le pélican, et le grèbe (Louchart *et al.*, 2011 ; présent article). Deux fréquentaient probablement des milieux humides plutôt ouverts : l'ibis et le limicole Scolopacidae (Roux, 2002). Le Gruoidae et probable Gruidae (*Palaeogeranus tourmenti* ; Louchart & Duhamel, 2021) vivait probablement en milieux ouverts, humides ou secs, comme les différentes espèces de grues actuellement (et le Courlan Aramus, autre Gruoidae). Les deux Turnipacidae (Mayr, 2000), proches des Turnicidae, ainsi que le Phasianidae (présent article), devaient fréquenter des habitats secs, ouverts à semi-ouverts (de la prairie/steppe jusqu'à des boisements clairs). Enfin, un certain nombre d'oiseaux de plus petite taille sont arboricoles, et devaient

fréquenter des espaces boisés clairsemés jusqu'à de la forêt : le (probable) coucou (Mayr, 2006, 2017), le colibri (Louchart *et al.*, 2008), les trogons (Mayr, 1999, 2001 ; présent article), *Jacamatia* (Duhamel *et al.*, 2020), le passereau Tyrannida (Riamon *et al.*, 2020) (et probablement l'upupiforme ; Mayr, 2009). Les zones d'habitat de forêt tropicale pouvaient prendre la forme de ripisylves le long d'oueds ou en bordure de lacs. L'habitat du Parvigruidae (*Parvigrus pohli* ; Mayr, 2005b) est délicat à inférer car il ne correspond pas à un groupe actuel à habitat bien délimité. Les Zygodactylidae (incluant *Zygodactylus*) (Mayr, 2008 ; présent article) sont un groupe éteint, les derniers représentants datant du Miocène moyen d'Europe. Leur écologie n'est donc pas déductible de celle d'oiseaux actuels. Leurs pattes zygodactyles\* sont souvent associées à des capacités de grimper sur des surfaces sub-verticales, voire nicher dans des cavités (Mayr, 2017), mais peuvent aussi simplement être liées à des capacités de préhension précise d'objets. Leurs pattes très allongées (surtout le tarsométatarse, et surtout chez *Zygodactylus*) suggèrent une certaine terrestriété, tout au moins des habitudes de se poser au sol ou sur des perchoirs stables (souches, grosses branches), par opposition aux branches fines, très mobiles. Entre espèces proches, il y a en effet une tendance forte chez les plus « terrestres » à avoir les pattes les plus allongées, et celles qui se perchent sur les petites branches distales, mobiles, les pattes les plus robustes et courtes, favorisant la stabilité (Grant, 1965a,b, 1966 ; Louchart, 2005). Il est donc possible que *Zygodactylus* ait été assez terrestre, tout en étant possiblement forestier (comme beaucoup de passereaux forestiers tropicaux évoluant au sol, avec l'exemple marquant des Grallariidae, passereaux suboscines\* sud-américains aux longues pattes).

(Tableau 1, p. 100 ; Fig. 2, p. 102)

### *Nouveaux spécimens : Trogoniformes, Zygodactylidae, Passeriformes*

Six spécimens peuvent être brièvement décrits et déterminés ici (Tableau 1, Fig. 2) (nomenclature ostéologique d'après Baumel et Witmer, 1993) :

- Une moitié postérieure d'un oiseau (manquent notamment une partie des humérus, la ceinture scapulaire, le cou et la tête) (localité : Pichovet (Vachères) ; NT-LBR-042), appartenant à un trogon (Trogoniformes) (Fig. 2A). En effet, les pattes sont hétérodactyles\*, ce qui est typique et unique des trogons, et l'ensemble de la mor-

phologie et des dimensions et proportions correspond à *Primotrogon* (décrit et connu dans les mêmes niveaux du Luberon ; Mayr, 1999, 2001). Ce fossile, comparé à *P. wintersteini*, montre de petites différences métriques, surtout dans la longueur du carpométacarpe, et les longueurs de certaines phalanges des doigts des pattes. Ci-après les longueurs (en mm) de certains éléments chez le nouveau spécimen [et entre crochets les dimensions chez *P. wintersteini* d'après Mayr, 1999] : ulna, 32,0 [31,0] ; carpométacarpe, 16,5 [14,8] ; tibiotarse, 26,5 [24,9] ; tarsométatarse, 13,0 [12,7] ; phalanges du doigt I, de la proximale vers la distale (griffe), 4,5 [3,5] ; 3,0 [-] ; phalanges du doigt II, ~5,0 [5,5] ; 4,5 [-4,3] ; ~3,5 [-] ; phalanges du doigt III, 6,0 [4,0] ; 4,0 [4,1] ; 5,0 [4,7] ; 5,0 [-] ; phalanges du doigt IV, 4,0 [2,6] ; 3,0 [-2,6] ; 3,0 [-2,6] ; 3,5 [-] ; 4,0 [-]. De plus, l'humérus est moins courbé que chez *P. wintersteini*, entre autres choses. Le nouveau fossile correspond donc à une espèce différente, dont l'attribution générique peut être avec réserve *Primotrogon* (compte-tenu des différences métriques et aussi certaines discrètes), et peut donc être désigné comme cf. *Primotrogon* sp. B.

- Une patte droite en vue médiale (à partir du tibiotarse distal) (localité : Revest-des-Brousses ; UCBL-FSL-444668), appartenant à un Passeriformes (sp. D) (Fig. 2B). En effet la patte est anisodactyle\*, et la forme des os longs et des phalanges (notamment la première phalange du doigt I, notée I:1) correspondent à un passereau. La continuité entre la crista medialis plantaris and crista medialis hypotarsi du tarsométatarse est observée aussi chez des passereaux d'espèces oscines\* basales, ce qui suggère une position phylogénétique proche pour ce fossile.

- Un bec en vue ventrale (localité : Limans ; NT-LBR-043), appartenant à un Passeriformes ou un Zygodactylidae (Fig. 2C). Assez peu de caractères diagnostiques sont visibles, mais la mandibule en vue ventrale est similaire en forme à un passereau tel que par exemple *Oriolus* (Oriolidae). Les Zygodactylidae, eux, ont une conformation du bec apparemment proche des passereaux (mais on ne connaît pas d'exemple en vue ventrale. Ce fossile est donc attribuable à l'un ou l'autre de ces clades, que Mayr (2015) a regroupés sous le nom de Parapasser.

- Une patte gauche en vue médiale (à partir du tibiotarse distal) (localité : Limans ; NT-LBR-044) (Fig. 2D), appartenant à un Passeriformes (sp. E) (cf. critères de la

Nb de spécimens	Identification	Remarques	Colle
1	Phasianidae indet. (? <i>Palaeortyx</i> ) (groupe des faisans, perdrix, cailles, etc.)	Localité: Tras-les-Aires (Vachères); inédit : observation originale (brièvement mentionné par Roux (2002) sous « Phasianidae (perdrix) »)	CP
1	Podicipedidae indet. (grèbe)	Localité: Tras-les-Aires (Vachères); inédit : observation originale et S. Riamon (comm. pers.) (et mentionné brièvement par Mayr, 2014)	CP
1	Parvigruidae : <i>Parvigrus pohli</i> ; (groupe éteint)	Localité: Pichovet (Vachères) ; Mayr (2005b)	CP (WDC)
1	Gruoidea, Gruoidea, ? Gruidae : <i>Palaeogeras tourmenti</i> (cf. grue)	Localité : Limans ; Louchart & Duhamel (2021)	UCBL-FSL
1	Charadriiformes, Scolopacidae ; (limicole)	Localité : Viens ; Roux (2002)	PL
1	Charadriiformes	Localité : à l'est de Vachères ; Bessonnat & Michaut (1973) ; possiblement un Charadriidae (Mayr, 2005a)	CP
1	cf. Turnipacidae : <i>Cerestenia pulchrapenna</i> ; (groupe éteint)	Localité : Céreste ; Mayr (2000)	SMNK
1	Turnipacidae : <i>Turnipax dissipata</i> ; (gpe éteint)	Localité : probablement Céreste ; Mayr (2000)	SMF
1	? Cuculiformes : <i>Eocuculus</i> cf. <i>cherpinae</i> , (?coucou)	Localité : Pichovet (Vachères) ; Mayr (2006, 2017)	SMF
1	Trochilidae : <i>Eurotrochilus</i> sp., (colibri)	Localité : Le Grand Banc, près d'Oppedette ; Louchart <i>et al.</i> (2008) (NB: mentionné brièvement par Roux (2002) sous « Apodiformes (martinets) »)	CP
Plusieurs	Phalacrocoracoidea (groupe cormorans-anhingas)	inédit : observation originale (brièvement mentionné par Roux (2002) sous « Phalacrocoracidae (cormorans) »)	CP
1	Threskiornithidae, (ibis)	Localité : Céreste ; Roux (2002)	PL
1	Pelecanidae : <i>Pelecanus</i> sp., (pélican)	Localité : Pichovet (Vachères) ; Louchart <i>et al.</i> (2011)	CP
2	Trogoniformes: <i>Primotrogon wintersteini</i> , (trogon)	Localités : Céreste ; et Pichovet (Vachères) ; Mayr (1999, 2001)	BSP et SMF
1	Trogoniformes: cf. <i>Primotrogon</i> sp. B., (trogon)	Localité: Pichovet (Vachères) ; observation originale voir plus loin et Fig. 2A)	CP

1	Upupiformes	Localité : ? ; « petite espèce d'Upupiformes » (traduit d'après Mayr, 2009)	CP
1	Galbulae: <i>Jacamatia luberonensis</i> (groupe jacamars-barbacous/tamatias)	Localité : Céreste ; Duhamel <i>et al.</i> (2020)	PL
1 ou 2	Zygodactylidae: <i>Zygodactylus luberonensis</i> (groupe éteint)	Localité : probablement Revest-des-Brousses ; Mayr (2008)	SMF
1	Zygodactylidae: <i>Zygodactylus</i> cf. <i>luberonensis</i> (groupe éteint)	Localité: Pichovet (Vachères); observation originale voir plus loin et Fig. 2F)	UCBL-FSL
1	cf. Zygodactylidae, sp. B (groupe éteint)	Localité: Limans; observation originale voir plus loin et Fig. 2E)	UCBL-FSL
1	Passeriformes : Tyrannida (clade de passereaux suboscines américains)	Localité : Revest-des-Brousses ; Riamon <i>et al.</i> (2020)	CP
1	Passeriformes : Suboscines, sp. B (différent du Tyrannida ci-dessus, au niveau de plusieurs éléments, et partiellement un peu plus petit).	Localité : Vachères ; brièvement mentionné par Roux (2002) ; observation originale (Fig. 1)	CP
1	Passeriformes : cf. Suboscines sp. C (NB : cette aile distale diffère légèrement du Tyrannida et du passereau sp. B ; elle est plus petite que ces deux espèces)	Localité non-précisée ; Mayr & Manegold (2006)	SMF
1	Passeriformes (sp. D) : cf. Oscines basal	Localité: Revest-des-Brousses; observation originale voir plus loin et Fig. 2B)	UCBL-FSL
1	Passeriformes (sp. E) (différent du précédent, du Tyrannida et du passereau de Vachères)	Localité : Limans ; observation originale (voir plus loin, et Fig. 2D)	CP
1	cf. Passeriformes / Zygodactylidae	Localité : Limans ; observation originale voir plus loin, et Fig. 2C)	CP
Plusieurs	Oiseaux indet. (plusieurs tailles)	inédit : observation originale (spécimens fragmentaires et/ou assez mal préservés) (NB : inclut un possible Charadriiformes indét. mentionné brièvement par Roux (2002), parmi différents autres taxons)	CP

**Tableau 1 : Spécimens et taxons d'oiseaux connus provenant des calcaires de Campagne-Calavon.**

BSP : Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie, München ;

CP : collection privée ;

PL : Parc naturel régional du Luberon ;

SMF : Senckenberg Museum Frankfurt ;

SMNK : Staatliches Museum für Naturkunde, Karlsruhe ;

UCBL-FSL : Université Claude Bernard Lyon 1 - Faculté des Sciences ;

WDC : Wyoming Dinosaur Center, Thermopolis, USA (CP).



cormorans côtoyant les plans d'eau ou les bords de lacs, des Threskiornithidae et Scolopacidae vivant au niveau des vasières, ou encore des passereaux, trogons, colibris ou Piciformes vivant dans les milieux herbacés ou arborés adjacents.

### Pourquoi l'avifaune fossile du Luberon a-t-elle si peu en commun avec celle du Quercy ?

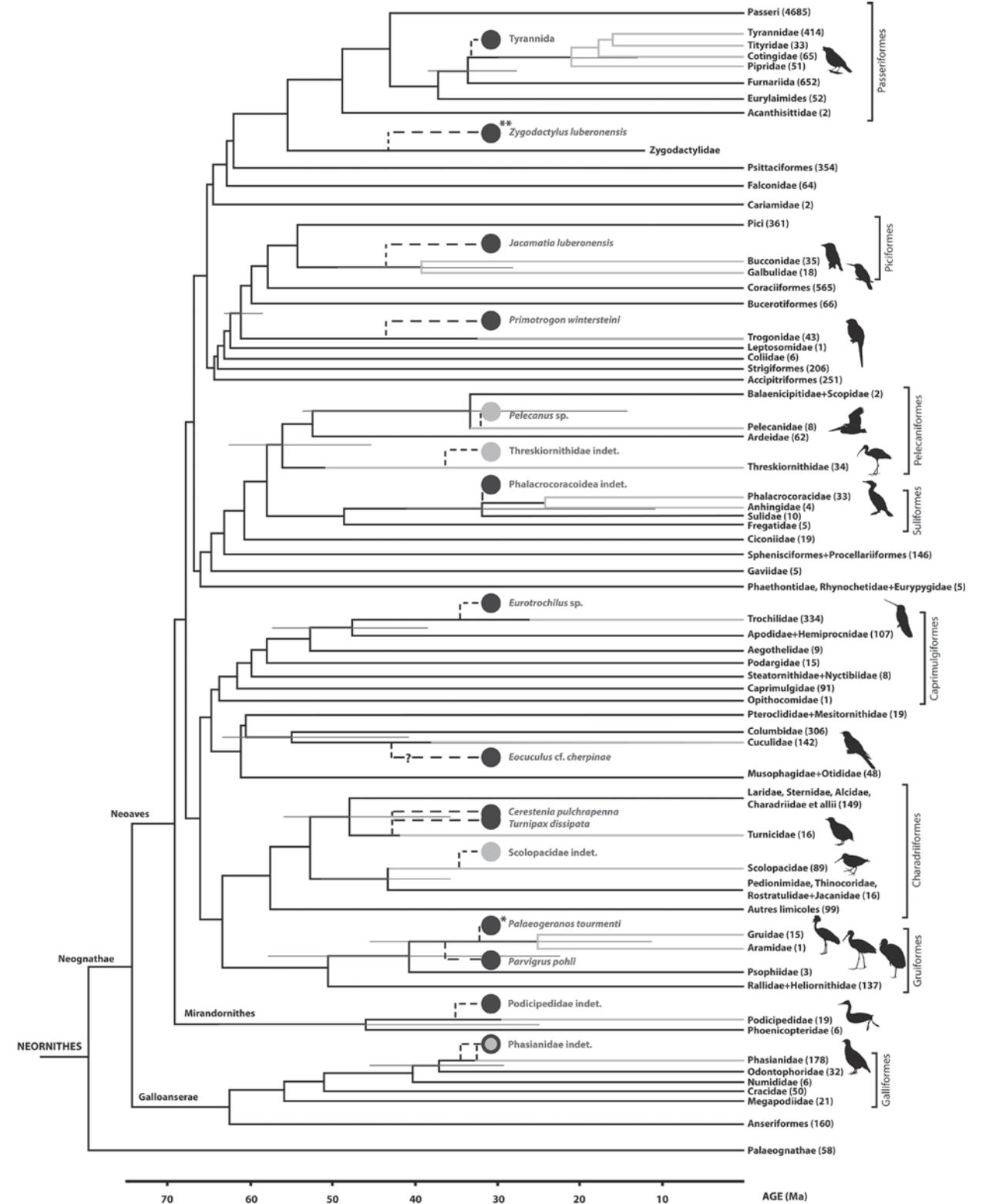
Dans le Quercy, relativement peu éloigné géographiquement, les localités comportant des oiseaux fossiles sont des remplissages de paléo-karsts s'échelonnant du début de l'Eocène moyen (ca. 49 Ma) jusqu'au milieu de l'Oligocène supérieur (ca. 25 Ma) (Mourer-Chauviré, 2006). Si l'on considère les localités oligocènes, 24 espèces différentes sont représentées dans le Quercy (Mourer-Chauviré, 2006). Or, confrontées avec les quelque 26 espèces différentes de l'Oligocène du Luberon, seulement une famille est en commun : les Phasianidae (nombreux dans le Quercy). Une famille proche des Trogonidae (représentés dans le Luberon) est représentée dans le Quercy (Archaeotrogonidae). Et des passereaux (suboscines) sont en commun (seulement au niveau du sous-ordre dans l'état actuel des connaissances). Les groupes présents dans le Quercy et absents dans le Luberon sont : de nombreux oiseaux de proie (rapaces diurnes, nocturnes, vautours et Cariamae), des Apodiformes non-Trochilidae, des Todidae, et des gangas (Pteroclididae). Or, la plupart de ces groupes sont typiquement des oiseaux qui s'accumulent en paléo-avifaunes de karsts, grottes, fissures et abris (notamment de nombreux rapaces, des Apodiformes non-Trochilidae, etc.). Ainsi, pour ces oiseaux, la différence de représentativité dans les deux sites fossiles peut clairement s'expliquer par des facteurs taphonomiques\* et environnementaux. Les gangas sont des oiseaux de milieux très secs et très ouverts, peut être absents ou rares dans les sites du Luberon, qui par ailleurs présentaient globalement un

climat subtropical comme l'Oligocène du Quercy. Les groupes présents dans le Luberon et absents dans l'Oligocène du Quercy sont en partie des oiseaux aquatiques ou de milieux humides (grèbe, Phalacrocoracoidea, pélican, limicoles Scolopacidae et probable Charadriidae, Gruoidea, ibis); ici une meilleure représentation des milieux humides dans le Luberon pourrait être une explication, ainsi qu'un biais taphonomique\* (ces oiseaux « d'eau » étant toujours plus rares dans des sites d'accumulation karstiques). Les autres espèces présentes dans le Luberon et absentes dans le Quercy sont : les deux Turnipacidae, le coucou, le colibri, l'Upupiformes, le Galbulae, et le Zygodactylidae. Ici l'explication n'est pas évidente, et relève peut-être de la contingence (biais d'échantillonnage\*), car d'autres oiseaux tout aussi arboricoles et parfois tropicaux (cf. les quatre derniers) et des oiseaux terrestres de milieux plutôt ouverts (comme les Turnipacidae) sont présents dans le Quercy, il ne serait donc pas surprenant que des spécimens fossiles appartenant à ces groupes d'oiseaux soient découverts dans le Quercy à l'avenir. C'est vraisemblablement une combinaison de biais environnementaux (davantage de milieux humides), taphonomiques, et d'échantillonnage, qui peut expliquer le caractère assez unique des oiseaux de l'Oligocène du Luberon.

### SYSTÉMATIQUE : DE NOMBREUX OISEAUX TOUT PREMIERS REPRÉSENTANTS DE LEURS FAMILLES À L'OLIGOCÈNE DU LUBERON

En tant que membres de groupes couronnés\* et de groupes souches\* des familles d'oiseaux modernes, les fossiles du Parc régional du Luberon sont d'importance non négligeable pour la compréhension de l'histoire évolutive des oiseaux post-crise K/Pg\*. En effet, les fossiles considérés comme membres de lignées éteintes soeurs des familles actuelles permettent d'estimer un âge minimum de divergence entre ce groupe souche et le groupe couronne considéré. Les fossiles attribués à un groupe couronne, quant

Fig. 3: Position phylogénétique des oiseaux fossiles connus de l'Oligocène inférieur du Luberon, dans le cadre de la récente phylogénie moléculaire de Kuhl et al. (2021). Les fossiles sont placés (traits discontinus) sur leur branche soit en position « souche » (rond sombre) soit en position « couronne » (rond clair) par rapport au taxon considéré. Le groupe couronne le plus proche distalement est indiqué en trait de l'arbre plus clair. L'étendue des groupes couronne dérive de Kuhl et al. (2021), ou alternativement de One Zoom Tree of Life Explorer ([http://www.onezoom.org/OZtree/static/OZLegacy/EDGE\\_birds.htm](http://www.onezoom.org/OZtree/static/OZLegacy/EDGE_birds.htm)) dans le cas où l'échantillonnage spécifique de Kuhl et al. (2021) est insuffisant. Les silhouettes illustrent les taxons actuels les plus proches des fossiles. Les nombres en parenthèses après chaque nom de clade actuel sont les nombres d'espèces qu'il comporte. Les fines barres indiquent les intervalles de confiance à 95% liés au nœud sur lequel elles sont centrées (d'après Kuhl et al., 2021), et sont indiquées en positions proches des fossiles. Concernant la position du Gruoidea Palaeogeras tourmenti (\*), cette espèce est considérée comme probable Gruoidea-souche, ce qui est compatible avec le présent arbre phylogénétique, car l'intervalle de confiance sur l'âge du nœud Gruoidea-Aramidae est très grand, et englobe très largement l'âge de 30 Ma. Pour la clarté de la figure, il n'est pas indiqué en trait clair que le groupe couronne relatif à Zygodactylus (\*\*) (famille fossile des Zygodactylidae) est le clade des Passeriformes.



à eux, permettent de calibrer les horloges moléculaires\* utilisées pour estimer les âges de divergence entre taxons. Notons qu'il est primordial d'interpréter correctement le registre fossile car attribuer à tort un fossile à un groupe couronne pourrait mener à une mauvaise calibration des horloges moléculaires (Mayr, 2005a).

Jusqu'à présent, aucun oiseau fossile antérieur à l'Oligocène n'a pu être attribué de façon convaincante aux groupes couronnes des familles d'oiseaux modernes (Mayr, 2005a). Certains fossiles de l'Oligocène inférieur du Luberon font donc partie des plus anciens (si ce n'est les plus anciens) fossiles attribuables aux groupes couronnes de certaines familles d'oiseaux modernes, ce qui les rend d'importance capitale pour la compréhension de la diversification de ces dernières. D'autres se positionnent en groupe souche de familles actuelles, voire en position encore plus basale (Fig. 3).

Parmi les oiseaux identifiés avec suffisamment de précision, un Galliforme (non-décrit; probablement un Phasianidae, possiblement proche de *Palaeorityx*) se positionne probablement soit en souche, soit à la base des Phasianidae couronne (obs. orig.). Il figure parmi les phasianidés les plus anciens connus, d'autres (*Palaeorityx*) étant connus dans le Quercy également à l'Oligocène inférieur (Mayr, 2017). Un grèbe (non-décrit), lui, se positionne probablement en Podicipedidae souche (obs. orig., inédit; Figs. 3, 4), et est le plus ancien grèbe connu, suivi par *Miobaptus*, du Miocène inférieur de République Tchèque (Švec, 1982). Parmi les Gruoidea, *Parvigrus pohli* (famille fossile Parvigruidae; Mayr, 2005b) est placée en souche du clade (Gruidae + Aramidae) suivant Musser *et al.* (2019). *Palaeoegeranos tourmenti*, décrit par son coracoïde\* parfaitement préservé, se place quant à lui en probable Gruidae souche, et constitue le plus ancien membre connu des grues et proches parents (Louchart & Duhamel, 2021), suivi par « *Palaeoegrus* » et *Balearica* (dans le Miocène inférieur européen; Mourer-Chauviré, 2001; Göhlich, 2003); davantage d'éléments du squelette de cette espèce du Luberon seront nécessaires pour préciser cette position ou peut-être la modifier. Le Scolopacidae (Roux, 2002) constitue le plus ancien représentant connu de cette famille, et il est suivi seulement par un possible Scolopacidae, très fragmentaire cependant, de l'Oligocène supérieur (France; Mourer-Chauviré *et al.*, 2004), puis par des fossiles plus complets du Miocène moyen européen (Mayr, 2017). Un autre fossile de Charadriiformes brièvement présenté (Bessonnat & Michaut, 1973) pourrait être un Charadriidae mais une étude

détaillée manque (Mayr, 2005a). *Cerestenia* et *Turnipax* (famille fossile Turnipacidae; Mayr, 2000) sont proches des turnix, et placés en Turnicidae souche. Des Turnicidae souche sont ensuite connus dès l'Oligocène terminal en France (de Pietri *et al.*, in press). *Eocuculus cf. cherpinae* est possiblement apparenté aux coucous (Cuculidae), mais cela n'est pas affirmé (Mayr, 2006); les plus anciens Cuculidae sont connus avec plus de certitude dès le Miocène inférieur (USA) (Mayr, 2017). *Eurotrochilus* sp. figure parmi les plus anciens colibris (placés en Trochilidae souche) (Figs. 3, 4), aux côtés de spécimens de l'Oligocène inférieur d'Allemagne et de Pologne (Mayr, 2017). Ces fossiles sont d'autant plus remarquables qu'on ne connaît aucun autre colibri fossile postérieur à ceux-ci, excepté des restes quaternaires (Caraïbes). Un fossile initialement décrit comme cormoran (Phalacrocoracidae; Roux, 2002) s'avère être davantage en position basale et probablement en Phalacrocoracoidea souche (clade regroupant les cormorans et les anhingas -Anhingidae), par la combinaison de caractères proches des cormorans et d'autres caractères plus proches des anhingas (obs. orig.). D'autres fossiles possiblement appartenant à des cormorans (Phalacrocoracidae) mais trop fragmentaires pour permettre de l'affirmer, sont connus dès l'Oligocène inférieur également (Afrique, Fayoum), et des fossiles en position probablement similaire à ceux du Luberon sont connus dans l'Oligocène supérieur d'Europe et d'Asie (Mayr, 2009, 2017). L'ibis (Threskiornithidae) est le plus ancien représentant de la famille en tant que probable membre du groupe couronne, même s'il diffère des genres actuels (Roux, 2002). Il est suivi par l'ibis du Miocène inférieur de Saint-Gérard-le-Puy (*Gerandibis*). Quant au pélican *Pelecanus* sp., il est remarquable car est le plus ancien Pelecanidae couronne connu, et de surcroît attribuable au genre actuel (seul genre actuel de la famille) *Pelecanus* (Louchart *et al.*, 2011) (Figs. 3, 4). Il est notamment suivi par le pélican de Saint-Gérard-le-Puy (*Miopelecanus*, Miocène inférieur). Les trogons *Primotrogon wintersteini* (Mayr, 1999) et cf. *Primotrogon* sp. B (présent article) font partie des Trogonidae souche; d'autres sont connus antérieurement (dès l'Eocène) et postérieurement (Miocène), tous en Europe tandis que ces oiseaux sont pantropicaux aujourd'hui (voir ci-après). *Jacamatia luberonensis* (Duhamel *et al.*, 2020) (Figs. 3, 4, 5) est un Galbulae souche, groupe qui comprend les jacamars (Galbulidae) et les tamatias et barbacoous (Bucconidae). *Jacamatia* pourrait appartenir à la famille fossile des Sylphornithidae, ce qui ferait également des autres membres

de ce groupe (Oligocène en Europe) des Galbulae souche. Ce clade n'a pas d'autre registre fossile mis à part un Bucconidae dans le Pléistocène du Vénézuéla (les Galbulae étant aujourd'hui néotropicaux; voir ci-après) (Duhamel *et al.*, 2020). *Zygodactylus luberonensis* (Mayr, 2008) et cf. *Zygodactylus* sp. B (présent article) font partie de la famille fossile (éteinte) des Zygodactylidae, connue en Europe et en Amérique de l'Eocène au Miocène; cette famille semble être le groupe-frère de tous les passereaux actuels (Passeriformes) (Mayr, 2008), ce qui en fait un groupe d'intérêt majeur, les passereaux anciens étant très rares, et les passereaux actuels formant, eux, plus de la moitié des espèces d'oiseaux actuelles. Le Luberon, justement, comporte à l'Oligocène inférieur un nombre de passereaux remarquable pour l'époque, au moins cinq spécimens et apparemment autant d'espèces différentes (tableau 1), dont au moins un est un Tyranni (c'est-à-dire un Suboscines), et surtout un autre qui est identifiable plus précisément comme Tyrannida, sous-clade des Tyranni d'Amérique (appelés les Tyrannides) (Riamon *et al.*, 2020) (Figs. 3, 4).

## DES MORPHOLOGIES PLUS OU MOINS SPÉCIALISÉES DÈS L'OLIGOCÈNE

Comme vu précédemment, le registre fossile de l'Oligocène du Luberon est composé de spécimens dont les plus proches parents actuels présentent des écologies très variées: aussi bien des passereaux, que des grues ou encore des colibris. Mais qu'en est-il de l'écologie de ces taxons il y a 30 Ma? Grâce à leur conservation exceptionnelle, les fossiles du Luberon nous permettent d'avoir une idée relativement précise de l'écologie de ces espèces fossiles lors de l'Oligocène inférieur, et en tant que représentants souches ou basaux de leurs familles d'oiseaux actuelles, ils nous permettent d'inférer l'évolution de ces taxons sur les 30 derniers millions d'années.

### *Des morphologies peu dérivées associées à des écologies généralistes*

Certains fossiles de la réserve du Luberon ont été décrits comme ayant des morphologies moins spécialisées que leurs plus proches parents actuels. C'est par exemple le cas de *Parvigrus pohli* (Mayr, 2005b), le Parvigruidae dont la taille est plus proche de celle d'une poule que de celle d'une grue actuelle! Selon Mayr (2005b), l'augmentation progressive de la taille au sein des Gruidae

pourrait s'expliquer par le développement des prairies lors de l'Oligocène et le Miocène. L'espèce *Eocuculus cf. cherpinae* montre aussi, en comparaison avec les Cuculiformes modernes, des caractéristiques moins dérivées et moins spécialisées, notamment une trochlea metatarsi IV sans la grande trochlée accessoire des coucous du groupe couronne, ce qui indique que chez cette espèce la patte était seulement semi-zygodactyle comme chez les touracos (Musophagidae), au lieu de zygodactyle comme chez les coucous actuels (Mayr, 2006). Un autre exemple de morphologie peu dérivée est celle du Turnipacidae *Turnipax dissipata* (Mayr, 2000) en comparaison avec les Turnicidae actuels. En effet le Turnipacidae décrit présente un coracoïde moins dérivé que celui des Turnicidae qui est plus étroit et comporte une vaste cavité pneumatique; l'humérus est également moins dérivé; et notamment le doigt I de la patte (le pouce) encore présent (vestigial) chez *Turnipax* est un état moins dérivé que l'absence de pouce constatée chez les Turnicidae (qui est une adaptation à un mode de vie très terrestre).

### *Mais également des aspects de morphologies dérivées déjà modernes, il y a 30 Ma*

Au contraire, certains oiseaux fossiles de la réserve du Luberon mettent en avant une surprenante stase évolutive de morphologies dérivées au sein de leur taxon depuis au moins 30 Ma. Ainsi, le plus ancien pélican connu (Louchart *et al.*, 2011) présente déjà la morphologie de bec très distinctive des pélicans modernes (Pelecanidae): notamment une morphologie mandibulaire permettant une grande distension de la poche volumineuse utilisée pour attraper les proies (streptognathisme). Seule une légère différence de proportions est notable comparée aux pélicans actuels. Puis, le colibri souche décrit par Louchart *et al.* (2008) possède déjà une morphologie très similaire aux « vrais » colibris modernes (sous-famille des Trochilinae au sein des Trochilidae): notamment une morphologie particulière de l'appareil hyoïde\*, un bec long et effilé, ainsi que des plumes incroyablement bien conservées soulignant des ailes pointues et une queue à la morphologie courte et anguleuse. Cela suggère que les spécialisations à la nectarivorie et au vol stationnaire (cf. morphologie de l'humérus proximal) seraient apparues au moins quatre ou cinq millions d'années avant le groupe couronne des colibris actuels (cf. Fig. 3); cette combinaison de morphologies « modernes » qu'on trouve

chez la sous-famille des Trochilinae (forme du bec, des ailes et de la queue), non partagée par tous les colibris actuels serait donc primitive au sein des Trochilidae. Les trogons souche *Primotrogon* (Mayr, 1999, 2001 ; présent article) présentent également une remarquable stase évolutive, avec une morphologie globalement très similaire à celle des trogons actuels, notamment une morphologie hétérodactyle des doigts des pattes particulièrement adaptée au perchage. Cependant, quelques petites différences ont été notées dans la taille relative des orbites et la forme du bec (un peu plus étroit), laissant supposer un régime alimentaire légèrement moins spécialisé chez ces trogons souches que chez les trogons actuels, qui se nourrissent d'insectes volants. Parmi les autres espèces fossiles du Luberon, on peut également citer le peu d'évolution morphologique constatée chez le Scolopacidae et le Threskiornithidae (Roux, 2002).

Il existe différentes hypothèses pour expliquer ces longues stases évolutives. La plus évidente semble être l'hypothèse adaptative : ces morphologies associées à une écologie très spécialisée (comme la piscivorie ou la nectarivorie) seraient conservées dans le temps car correspondraient à un pic adaptatif (optimum morphologique dans le paysage adaptatif pour une niche écologique donnée ; Björklund, 1994). Tout écart de ce pic adaptatif réduirait les performances de l'individu et serait donc contre-sélectionné. Une autre hypothèse est avancée par Tyrberg (2002) : le conservatisme ostéologique observé (déjà constaté chez des oiseaux du Pléistocène) serait entre autres la conséquence de la nécessité d'efficacité du vol chez les oiseaux, qui contraindrait fortement toute l'ostéologie, même des os autres que ceux des ailes, comme ceux du bec, par corrélation génétique entre les caractères à l'intérieur d'une lignée. Cependant, il existe des contre-exemples, notamment chez les oiseaux insulaires, prouvant que la morphologie du bec peut évoluer rapidement sans affecter la capacité de vol, dont un exemple connu pourrait être celui des pinsons de Darwin. Cette dernière hypothèse semble donc *a priori* moins probable que l'hypothèse adaptative.

## PALÉOBIOGÉOGRAPHIE

En se penchant de plus près sur la diversité de l'avifaune fossile du Luberon, on constate rapidement que certaines espèces présentes dans le Sud-Est de la France il y a 30 Ma sont aujourd'hui totalement absentes de notre pays, et parfois plus largement de notre continent, voire

même de notre hémisphère. Cela s'explique le plus vraisemblablement par des considérations paléoclimatiques (et donc paléoenvironnementales). En effet, dès le début de l'Oligocène, la Terre passe d'une ère chaude (« Greenhouse earth », sans calotte glaciaire aux pôles) à l'ère glaciaire dans laquelle nous sommes toujours actuellement (ère glaciaire Oligocène-Actuel, « Icehouse earth » avec la mise en place de calottes aux pôles), en réponse à une variation de ses paramètres orbitaux (et de paramètres tectoniques et de CO<sub>2</sub> atmosphérique), avec à l'Oligocène une calotte antarctique seulement. L'Oligocène est donc une période de transition entre ces deux ères : jusqu'au début de l'Oligocène (Oligocène inférieur), le climat était encore chaud aux latitudes européennes (climat subtropical confirmé par l'étude paléoenvironnementale de la réserve du Luberon ; cf. partie 1), puis on passe progressivement à un climat en moyenne moins chaud et plus aride, avec une saisonnalité de plus en plus marquée.

### Une distribution géographique conséquence d'une dégradation du climat

Face à cette dégradation progressive du climat (notamment des conditions hivernales), différents types de réponses sont possibles, illustrables par l'avifaune fossile du Parc du Luberon. Certaines espèces se sont adaptées à ce climat local moins chaud (au moins en hiver) et sont restées sédentaires sur place, c'est par exemple le cas des Scolopacidae, des Podicipedidae ou encore des Phasianidae, toujours présents en France aujourd'hui (et dans le registre fossile depuis le Miocène) et dont on trouvait de proches représentants dans le Luberon lors de l'Oligocène inférieur. D'autres espèces, quant à elles, se sont adaptées en développant un comportement de migrateur saisonnier, y compris dès le refroidissement global Oligocène, essentiellement hivernal : c'est-à-dire en migrant vers l'équateur pour y passer l'hiver suite à leur période de nidification, évitant ainsi les températures hivernales européennes devenues trop froides (Louchart, 2008). C'est notamment le cas d'une partie des Pelecanidae ou des Cuculidae, familles toujours présentes en Europe aujourd'hui, mais hivernant plus au Sud. Enfin, pour les espèces n'ayant pas su s'adapter aux nouvelles conditions climatiques, on constate soit une diminution de leur effectif jusqu'à l'extinction (Zygodactylidae), soit un décalage progressif de leur aire de distribution vers l'équateur où les conditions climatiques restent clémentes, et ce tout

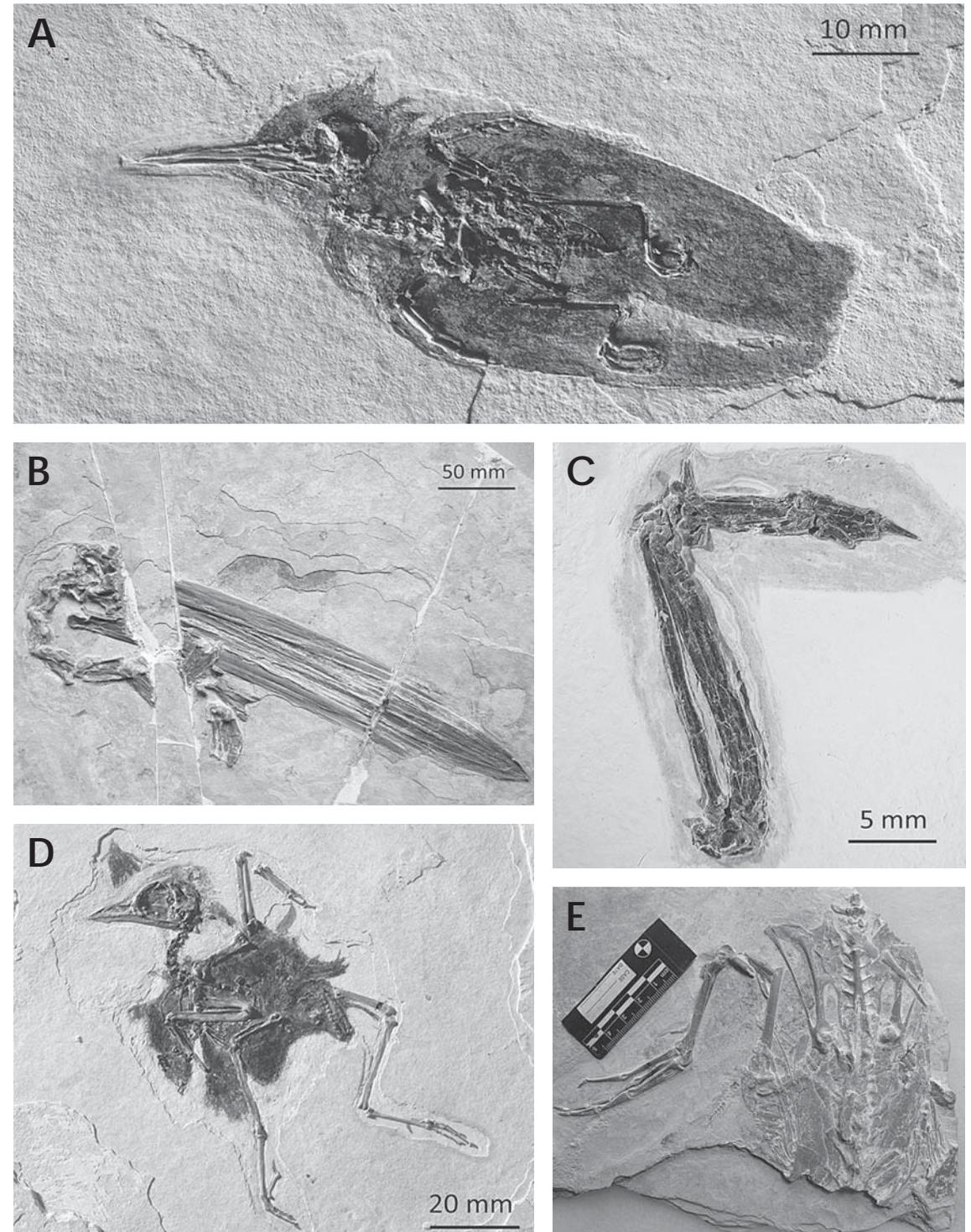


Fig. 4 : Photographies de différents spécimens fossiles de l'Oligocène inférieur du Luberon. A : Eurotrochilus sp. NT-LBR-040 (Louchart et al., 2008), B : Pelecanus sp. NT-LBR-039 (Louchart et al., 2011), C : Jacamatia luberonensis PNRL-1632 (Dubamel et al., 2020), D : Tyrannida NT-LBR-014 (Riamon et al., 2020), E : Podicipedidae indet. NT-LBR-041 (inédit). A, B, D, E : - Crédits Nicolas Tourment.

en restant globalement sédentaires. On peut par exemple citer le cas des Galbulae et des trogons, qui se trouvaient en France à l'Oligocène, groupes qui sont aujourd'hui absents de l'Europe et présents exclusivement sous les tropiques (américains pour les Galbulae). Quant aux colibris et Tyrannida, ils présentent une réponse mixte, car ils se sont également retirés d'Europe (ils sont aujourd'hui exclusivement américains) et sont soit restés sédentaires (surtout sous les tropiques), soit devenus migrateurs de longue distance en Amérique pour certaines lignées.

### Différents scénarios paléobiogéographiques possibles

Ainsi, les oiseaux néotropicaux sédentaires auraient vraisemblablement disparu d'Europe au cours de l'Oligocène en conséquence du refroidissement du climat (Blondel & Mourer-Chauviré, 1998; Mayr, 2011). Il n'est donc pas surprenant de retrouver les représentants actuels de certains oiseaux de la réserve uniquement dans des régions où les conditions climatiques sont similaires aujourd'hui: c'est-à-dire dans les régions intertropicales. La présence de ces groupes aujourd'hui exclusivement néotropicaux sur différents continents (déjà séparés par des océans) au cours des temps géologiques implique qu'un passage trans-océanique a eu lieu, ce qui soulève plusieurs questions paléogéographiques: notamment, de quelle façon ont pu se faire les passages d'un continent à l'autre? Et, de quel continent sont originaires ces groupes néotropicaux, aujourd'hui disparus d'Europe?

Différents scénarios semblent possibles en ce qui concerne les Trochilidae, les Galbulae et les Tyrannida (Louchart *et al.*, 2008; Duhamel *et al.*, 2020; Riamon *et al.*, 2020). La question de l'origine de ces groupes n'est pas encore résolue; en effet, on pourrait pencher en faveur d'une origine européenne de ces groupes au vu de leur absence dans le registre fossile américain pré-Pléistocène, cependant, l'absence d'un taxon dans le registre fossile n'étant pas une preuve de son absence réelle, la possibilité d'une origine américaine de ces groupes n'est donc pas à exclure. Quel que soit leur continent d'origine, un passage trans-Atlantique a forcément eu lieu, soit un passage antérieur à l'Oligocène inférieur si le continent d'origine est l'Amérique, soit un passage possiblement plus tardif (Miocène au plus tard) si le continent d'origine est l'Europe. Ce passage aurait pu se faire via l'Amérique du Nord et le Groenland, qui se trouvaient plus proches de l'Europe à l'époque (scénario I: Fig. 5C), ou

encore par le milieu de l'océan Atlantique (dont la largeur ne dépassait alors pas les 1 000 km; scénario II: Fig. 5C). Un passage par l'Afrique est également plausible (scénario III: Fig. 5C); cela ne peut être confirmé par le registre d'oiseaux fossiles africains qui est jusqu'alors très pauvre pour ces périodes géologiques, mais il y a des preuves de passages entre Amérique du sud et Afrique, dans les deux sens, au Paléogène chez des reptiles et des mammifères (Augé & Brizuela, 2020; Seiffert *et al.*, 2020). Notons que, dans l'hypothèse d'une origine européenne de ces groupes d'oiseaux qui auraient ensuite colonisé l'Amérique, il est envisageable que ces populations ne soient pas restées sédentaires. En effet, il est possible que les populations soient devenues migratrices vers les latitudes chaudes de l'Amérique (pour fuir le climat hivernal européen devenant trop froid), où elles se seraient progressivement sédentarisées à cause d'une distance Europe / Amérique devenue trop importante au fur et à mesure de l'expansion de l'océan Atlantique. Ainsi, cette sédentarisation en Amérique du Sud pourrait être la conséquence d'un retour vers l'Europe devenu impossible, malgré des conditions climatiques européennes redevenues tropicales (et donc favorables à ces espèces) lors du Miocène moyen (avec un pic thermique vers 14 Ma; Duhamel *et al.*, 2020).

### CONCLUSION

La formation des Calcaires de Campagne-Calavon du Luberon est donc unique par sa préservation exceptionnelle et sa relative diversité en oiseaux fossiles, cette diversité étant souvent différente et complémentaire de ce qui est connu dans le Quercy, site fossile spatialement proche et en partie contemporain, pour sa partie la plus récente, de celui du Parc du Luberon. Cette diversité unique comporte des espèces qui illustrent parfaitement les différents scénarios paléobiogéographiques possibles en réponse aux phases de refroidissement global du climat. Certaines espèces sont les plus anciennes de familles entières, connues au monde. La continuation des fouilles dans ces niveaux du Parc du Luberon est donc encouragée et réserve forcément de nouvelles découvertes, dans le domaine des oiseaux et au-delà. Et en complément, la relocalisation de spécimens en collections privées, et dont on a perdu la trace à ce jour, serait aussi d'un grand intérêt scientifique.

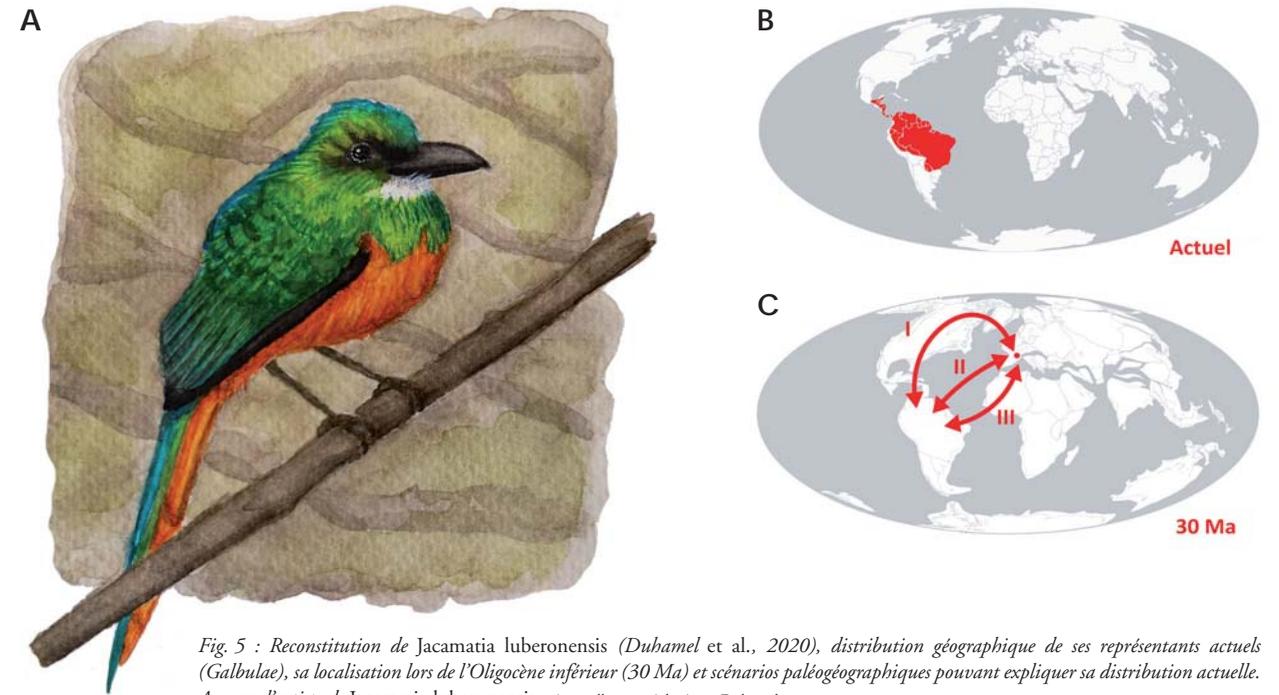


Fig. 5 : Reconstitution de *Jacamatia luberonensis* (Duhamel *et al.*, 2020), distribution géographique de ses représentants actuels (Galbulae), sa localisation lors de l'Oligocène inférieur (30 Ma) et scénarios paléogéographiques pouvant expliquer sa distribution actuelle.

A : vue d'artiste de *Jacamatia luberonensis* - Aquarelle, copyright Anaïs Duhamel ;

B : distribution de ses représentants actuels (aire rouge) retracée à partir des cartes de *Birds of the World* ;

C : localisation du spécimen étudié (point rouge) lors de l'Oligocène inférieur, et différents scénarios (I à III) expliquant la présence actuelle de Galbulae en Amérique du Sud (doubles flèches rouges, dont les deux sens sont possibles car le continent d'origine du groupe n'est pas encore déterminé). La configuration des continents lors de l'Oligocène inférieur rend probables des scénarios trans-continentaux (I) ou trans-océaniques (II et III, le Pacifique étant moins large qu'actuellement à cette époque).

Les fonds de cartes ont été réalisés à partir de ceux de The Paleobiology Database.

### REMERCIEMENTS

Nous remercions chaleureusement Nicolas Tourment pour le prêt de spécimens de sa collection, permettant leur étude, le don de certains d'entre eux à l'Université Lyon 1 (Faculté des Sciences de Lyon), et l'autorisation de reproduire des images de certains spécimens ici. Nous remercions aussi Christine Balme et Stéphane Legal pour leur invitation à écrire cet article de synthèse, et initialement le prêt du spécimen de *Jacamatia* pour étude; A.D. remercie également le Parc du Luberon pour son soutien. Nous remercions les conservateurs des différentes collections qui ont prêté des spécimens de comparaison pour étudier les différents spécimens cités, et notamment Emmanuel Robert (Université Lyon 1, Villeurbanne) et Christine Lefèvre (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris). Nous remercions enfin les trois relecteurs, dont les commentaires ont permis d'améliorer cet article.

## Bibliographie sommaire

AUGE Marc & BRIZUELA Santiago, 2020. Transient presence of a teiid lizard in the European Eocene suggests transatlantic dispersal and rapid extinction. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*. N° 100, pp. 793–817.

BAUMEL Julian J. & WITMER Lawrence M., 1993. Osteologia. In Handbook of avian anatomy: Nomina Anatomica Avium (eds. BAUMEL Julian J, KING Anthony S, BREAZILE James E, EVANS Howard E & VANDEN BERGE James C). *Publications of the Nuttall Ornithological Club*. No. 23. Nuttall Ornithological Club, Cambridge, MA, pp. 45–132.

BESSONNAT Gilles & MICHAUT A., 1973. Découverte d'un squelette complet d'échassier dans le Stampien provençal. *Bulletin du Muséum d'histoire naturelle de Marseille*. N° 33, pp. 143–145.

BJÖRKLUND Mats, 1994. Processes generating macroevolutionary patterns of morphological variation in birds: a simulation study. *Journal of evolutionary biology*. N° 7, pp. 727–742.

BLONDEL Jacques & MOURER-CHAUVIRE Cécile, 1998. Evolution and history of the western Palaearctic avifauna. *Trends in ecology and evolution*. N° 13, pp. 488–492.

CAVELIER Claude, 1984. Paléogène. In DEBRAND-PASSARD Serge (ed.), Synthèse géologique du Sud-Est de la France. *Mémoires du BRGM France*. N° 125, pp. 389–468.

CHATEAUNEUF Jean-Jacques & NURY Denise, 1995. La flore de l'Oligocène de Provence méridionale: implications stratigraphiques, environnementales et climatiques. *Géologie de la France*. N° 2, pp. 43–55.

COQUELLE J., 1957. *Contribution à l'étude des flores Oligocènes de la Provence occidentale*. DES, Paris, 77 p.

DE PIETRI Vanesa, MAYR Gerald, COSTEUR Loïc & SCOFIELD R. Paul, in press. New records of buttonquails (Aves, Charadriiformes, Turnicidae) from the Oligocene and Miocene of Europe. *Comptes rendus Palevol (Académie des sciences)*.

DUCREUX Jean-Louis, HUGUENEY Marguerite & TRUC Georges, 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.

DUHAMEL Anais, BALME Christine, LEGAL Stéphane, RIAMON Ségolène & LOUCHART Antoine, 2020. An early Oligocene stem Galbulae (jacamars and puffbirds) from southern France, and the position of the Paleogene family Sylphornithidae. *The Auk*. N° 137, ukaa023. doi: 10.1093/auk/ukaa023.

ESCARGUEL Gilles, MARANDAT Bernard & LEGENDRE Serge, 1997. On the numerical ages of the Paleogene mammalian faunas from Western Europe, particularly of the lower and middle Eocene. *Mémoires et travaux de l'EPHE Institut Montpellier*. N° 21, pp. 443–460.

GÖHLICH Ursula B., 2003. A new crane (Aves: Gruidae) from the Miocene of Germany. *Journal of vertebrate paleontology*. N° 23, pp. 387–393.

GRANT Peter R., 1965a. A systematic study of the terrestrial birds of the Tres Marias Islands, Mexico. *Postilla*. N° 90, pp. 1–106.

GRANT Peter R., 1965b. The adaptative significance of some size trends in island birds. *Evolution*. N° 19, pp. 355–367.

GRANT Peter R., 1966. Further information on the relative length of the tarsus in land birds. *Postilla*. N° 98, pp. 1–13.

KUHL Heiner, FRANKL-VILCHES Carolina, BAKKER Antje, MAYR Gerald, NIKOLAUS Gerhard, BOERNO Stefan T, KLAGES Sven, TIMMERMANN Bernd & GAHR Manfred, 2021. An unbiased molecular approach using 3'UTRs resolves the avian family-level tree of life. *Molecular biology and evolution*. N° 38, pp. 108–127. doi: 10.1093/molbev/msaa191.

LOUCHART Antoine, 2005. Integrating the fossil record in the study of insular body size evolution: example of owls (Aves, Strigiformes). *Monografies de la Societat d'Història Natural de les Balears*. N° 12, pp. 155–174.

LOUCHART Antoine, 2008. Emergence of long distance bird migrations: a new model integrating global climate changes. *Naturwissenschaften*. N° 95, pp. 1109–1119.

LOUCHART Antoine, TOURMENT Nicolas, CARRIER Julie, ROUX Thierry & MOURER-CHAUVIRE Cécile, 2008. Hummingbird with modern feathering: an exceptionally well-preserved Oligocene fossil from southern France. *Naturwissenschaften*. N° 95, pp. 171–175.

LOUCHART Antoine, TOURMENT Nicolas, CARRIER Julie, 2011. The earliest known pelican reveals 30 million years of evolutionary stasis in beak morphology. *Journal of ornithology*. N° 152, pp. 15–20.

LOUCHART Antoine & DUHAMEL Anais, 2021. A new fossil from the Oligocene of Provence (France) increases the diversity of early Gruoidea and adds constraint on the origin of cranes (Gruidae) and limpkin (Aramidae). *Journal of ornithology*. doi : 10.1007/s10336-021-01891-z.

MAYR Gerald, 1999. A new trogon from the middle Oligocene of Céreste, France. *The Auk*. N° 116, pp. 427–434.

MAYR Gerald, 2000. Charadriiform birds from the early Oligocene of Céreste (France) and the middle Eocene of Messel (Hessen, Germany). *Geobios*. N° 33, pp. 625–636.

MAYR Gerald, 2001. A second skeleton of the early Oligocene trogon *Primitrogon wintersteini* Mayr 1999 (Aves: Trogoniformes: Trogonidae) in an unusual state of preservation. *Senckenbergiana lethaea*. N° 81, pp. 335–338.

MAYR Gerald, 2005a. The Paleogene fossil record of birds in Europe. *Biological reviews*. N° 80, pp. 515–542.

MAYR Gerald, 2005b. A chicken-sized crane precursor from the early Oligocene of France. *Naturwissenschaften*. N° 92, pp. 389–393.

MAYR Gerald, 2006. A specimen of *Eocuculus* Chandler, 1999 (Aves, ?Cuculidae) from the early Oligocene of France. *Geobios*. N° 39, pp. 865–872.

MAYR Gerald, 2008. Phylogenetic affinities of the enigmatic avian taxon *Zygodactylus* based on new material from the early Oligocene of France. *Journal of systematic palaeontology*. N° 6, pp. 333–344.

MAYR Gerald, 2009. *Paleogene fossil birds*. Springer. Heidelberg, 262 p.

MAYR Gerald, 2011. Two-phase extinction of « Southern Hemispheric » birds in the Cenozoic of Europe and the origin of the Neotropic avifauna. *Palaeobiodiversity and palaeoenvironments*. N° 91, pp. 325–333.

MAYR Gerald, 2014. The origins of crown group birds: molecules and fossils. *Palaeontology*. N° 57, pp. 231–242.

MAYR Gerald, 2015. A reassessment of Eocene parrotlike fossils indicates a previously undetected radiation of zygodactyl stem group representatives of passerines (Passeriformes). *Zoologica Scripta*. N° 44, pp. 587–602.

MAYR Gerald, 2017. *Avian evolution: the fossil record of birds and its paleobiological significance*. Wiley-Blackwell. Chichester, 306 p.

MAYR Gerald & MANEGOLD Albrecht, 2006. A small suboscine-like passeriform bird from the early Oligocene of France. *The Condor*. N° 108, pp. 717–720.

MOURER-CHAUVIRE Cécile, 2001. The systematic position of the genus *Basityto* Mlikovsky, 1998 (Aves: Gruiformes: Gruidae). *Proceedings of the Biological society of Washington*. N° 114, pp. 964–971.

MOURER-CHAUVIRE Cécile, 2006. The avifauna of the Eocene and Oligocene Phosphorites du Quercy (France) : an updated list. *Strata Série I*. N° 13, pp. 135–149.

MOURER-CHAUVIRE Cécile, BERTHET Didier & HUGUENEY Marguerite, 2004. The late Oligocene birds of the Créchy quarry (Allier, France), with a description of two new genera (Aves: Pelecaniformes: Phalacrocoracidae, and Anseriformes: Anseranatidae). *Senckenbergiana Lethaea*. N° 84, pp. 303–315.

MUSSER Grace, KSEPKA Daniel T & FIELD Daniel J, 2019. New material of Paleocene-Eocene *Pellornis* (Aves: Gruiformes) clarifies the pattern and timing of the extant gruiform radiation. *Diversity*. N° 11: 102. doi:10.3390/d11070102

NEL André, GILL Gary A & NURY Denise, 1987. Découverte d'empreintes attribuables à des Coelentérés Siphonophores chondrophorides dans l'Oligocène de Provence. *Comptes rendus de l'Académie des sciences, Série 2, Mécanique, Physique, Chimie, Sciences de l'univers, Sciences de la Terre*. N° 305, pp. 637–641.

RIAMON Ségolène, TOURMENT Nicolas & LOUCHART Antoine, 2020. The earliest Tyrannida (Aves, Passeriformes), from the Oligocene of France. *Scientific reports*. N° 10, 9776. doi: 10.1038/s41598-020-66149-9.

ROUX Thierry, 2002. Deux fossiles d'oiseaux de l'Oligocène inférieur du Luberon. *Courrier scientifique du Parc naturel régional du Luberon*. N° 6, pp. 38–57.

SAPORTA Gaston de, 1867. Études sur la végétation du Sud-Est de la France à l'époque tertiaire. *Annales de sciences naturelles, série 5 Botanique*, vol. 3, t. 8, pp. 5–136.

SEIFFERT Erik R., TEJEDOR Marcelo F., FLEAGLE John G., NOVO Nelson M., CORNEJO Fanny M., BOND Mariano, VRIES Dorien de, CAMPBELL Jr Kenneth E., 2020. A parapathecid stem anthropoid of African origin in the Paleogene of South America. *Science*. N° 368, pp. 194–197.

SIGE Bernard & HUGUENEY Marguerite, 2006. Les micromammifères des gisements à phosphate du Quercy (SW France). *Strata Série I*. N° 13, pp. 207–226.

STEMVERS VAN BEMMEL Joke, 1984. Een Oligocene fauna in het Bekken van Apt-Manosque-Forcalquier: Zuidfranse vogels en vissen begraven in kalkslib. *Gea*. N° 17, pp. 134–138.

ŠVEC Petr, 1982. Two new species of diving birds from the Lower Miocene of Czechoslovakia. *Casopis pro Mineralogii a Geologii*. N° 27, pp. 243–260.

THIEBAUT Mélanie, 1998. Détermination d'empreintes foliaires fossiles d'Angiospermes du gisement Oligocène de Céreste (Alpes-de-Haute-Provence) à l'aide d'une méthode morphométrique. *Courrier scientifique du Parc naturel régional du Luberon*. N° 2, pp. 20–31.

TYRBERG Tommy, 2002. Avian species turnover and species longevity in the Pleistocene of the Palearctic. In ZHOU Zonghe & ZHANG Fucheng (eds), Fifth symposium of the society of avian paleontology and evolution (Beijing, 2000). Science Press. Beijing, pp. 281–289.

## Glossaire

### Anisodactyle (adj.)

Se dit de la patte (et de l'oiseau concerné) dont seul le doigt I est tourné vers l'arrière, et les doigts II, III et IV sont tournés vers l'avant. C'est la configuration de la majorité des oiseaux, notamment les Passeriformes.

### Appareil hyoïde

Ensemble des os qui chez les oiseaux soutiennent fortement la langue; développé chez les colibris, qui sont nectarivores.

### Biais d'échantillonnage

Biais lié au hasard des découvertes sur un site de fouilles. Ainsi l'assemblage fossile (ensemble des fossiles découverts) est un sous-ensemble de la communauté fossile (ensemble des organismes effectivement préservés).

### Biais taphonomique

Biais de représentation, dans le registre fossile réel, des organismes ayant le plus fort potentiel de préservation dans un contexte donné. Ainsi la communauté fossile est un sous-ensemble de la communauté vivante de l'époque, localement.

### Clade

Groupe d'espèces monophylétique, c'est-à-dire qui comprend exclusivement un organisme et tous ses descendants.

### Coracoïde

Os de la ceinture scapulaire, de forme triangulaire, articulé distalement au sternum, et proximale à la scapula, à la furcula (clavicules) et à l'humérus.

### Crise K-Pg

Crise d'extinctions (entre le Crétacé et le Paléocène) de nombreux organismes, dont les dinosaures (non-aviens), les reptiles marins, les ptérosaures, les ammonites par exemple. Cette crise a eu lieu il y a 66 millions d'années, apparemment causée par un impact d'astéroïde et ses conséquences. Elle marque le passage du Mésozoïque au Cénozoïque.

### Génome

Ensemble du matériel génétique d'un organisme, constitué d'ADN, et qui se transmet avec modifications à sa descendance.

### Groupe couronne (crown group)

Sous-clade qui comprend les représentants actuels d'un clade, leur ancêtre commun exclusif, et tous ses descendants.

### Groupe souche (stem group)

Partie basale d'un clade, qui comprend toutes les espèces éteintes non-inclues dans le groupe couronne de ce clade.

### Hétérodactyle (adj.)

Se dit de la patte (et de l'oiseau concerné) dont les doigts I et II sont tournés vers l'arrière, et les doigts III et IV tournés vers l'avant.

### Horloge moléculaire

Il s'agit d'une hypothèse selon laquelle les régions homologues dans les génomes\* d'organismes différents présenteraient un taux de mutations en moyenne constant au cours du temps. Cette hypothèse permet donc, couplée à des calibrations paléontologiques (fossiles dont l'âge et la position phylogénétique sont connus), d'estimer l'âge absolu de divergence entre deux taxons.

### Konservatlagerstätte

Dépôt sédimentaire contenant des fossiles tout particulièrement complets et bien préservés. Différent d'un Konzentratlagerstätte, qui est un site dont les fossiles se démarquent par leur abondance et non pas leur qualité de préservation.

### Oscine

Désigne un membre des Oscines (Passeri), clade de Passeriformes le plus riche en espèces, répandues sur tous les continents; les Oscines sont groupe-frère des Suboscines.

### Suboscine

Désigne un membre des Suboscines (Tyranni), clade de Passeriformes qui est le groupe frère des Oscines; les Suboscines sont moins diversifiés que les Oscines aujourd'hui, et présents surtout sous les tropiques, ainsi qu'en zones plus tempérées en Amérique (migrateurs).

### Taphonomie

Étude de l'ensemble des phénomènes subis par un organisme depuis sa mort jusqu'à sa fossilisation et sa découverte.

### Trochlée

Poulie située à l'extrémité distale du tarsométatarse; au nombre de trois (II, III, IV), chacune s'articule avec un doigt de la patte. Le doigt I, lui, s'articule au métatarsien I, non-fusionné avec le tarsométatarse.

### Zygodactyle (adj.)

Se dit de la patte (et de l'oiseau concerné) dont les doigts I et IV sont tournés vers l'arrière, et les doigts II et III tournés vers l'avant. Avec deux doigts vers l'avant et deux vers l'arrière, un oiseau zygodactyle, comme un oiseau hétérodactyle, possède une force et une stabilité accrues pour se percher, et cette configuration peut aussi favoriser d'autres utilisations des pattes (le grimper, la manipulation d'objets, la chasse, la pêche...).