

# Caractérisation et mise en place des avifaunes dans le bassin méditerranéen

Jacques Blondel

## Abstract

The bird fauna of the Mediterranean area is analyzed from an ecological and biogeographical point of view. In the first part of this paper, the distribution of the 335 species so far recorded in the region is analyzed according to some ecological standards and relevant theories of island biogeography, such as the relationships between richness and area (Mediterranean islands), the mechanisms of dispersion. In relation to the patterns of habitat selection by the species, their ecological characteristics and so forth.

The second part deals with the biogeographical composition of the bird faunas and their history since the glacial times. It is shown that the Mediterranean bird fauna of the present times derive from three main complexes : a Palaearctic and Holarctic stock which makes up the great bulk of forest and fresh water birds, a Palaearctic-Steppe and semi-arid fauna originating from the arid belt encircling to the south and the east the Mediterranean basin and an autochthonous but far less abundant truly Mediterranean avifauna which evolved in evergreen Mediterranean habitats. Many clues (mainly paleobotanical and paleontological) strongly suggest that the birds of the present times did remain in the Mediterranean area even at the height of the last glaciation.

---

## Citer ce document / Cite this document :

Blondel Jacques. Caractérisation et mise en place des avifaunes dans le bassin méditerranéen. In: Ecologia mediterranea, tome 8 n°1-2, 1982. Définition et localisation des écosystèmes méditerranéens terrestres / Definition and localization of terrestrial Mediterranean biota. Saint-Maximin (France) 16-20/11/81. pp. 253-272;

doi : <https://doi.org/10.3406/ecmed.1982.1952>

[https://www.persee.fr/doc/ecmed\\_0153-8756\\_1982\\_num\\_8\\_1\\_1952](https://www.persee.fr/doc/ecmed_0153-8756_1982_num_8_1_1952)

---

Fichier pdf généré le 20/04/2020

## Caractérisation et mise en place des avifaunes dans le bassin méditerranéen

Jacques BLONDEL \*

### LE CADRE GEOGRAPHIQUE

La région méditerranéenne a été l'objet de multiples définitions et expressions cartographiques sans qu'aucune n'ait suscité à ce jour d'adhésion unanime. Cela provient d'abord de ce que la notion de méditerranéité n'est pas nécessairement perçue de la même façon par le géographe, le climatologue et le biologiste, ensuite et surtout parce qu'il n'est pas possible d'opposer par une frontière rigide — un trait sur une carte — ce qui est «méditerranéen» à ce qui ne l'est pas. La transition progressive avec les climats axériques vers le nord et désertiques vers le sud et vers l'est ainsi que les multiples variantes climatiques introduites au cœur de la Méditerranée géographique par la diversité et la puissance du relief rendent arbitraire et discutable toute représentation cartographique. Toutes ces difficultés et différences d'interprétation expliquent pourquoi la notion de biome méditerranéen qui devrait émerger de l'intégration de données d'ordre climatique, botanique et zoologique reste encore floue.

Mais dans toute analyse biogéographique il faut bien se fixer un cadre. Nous l'avons fait en nous inspirant de la carte de l'UNESCO (1963), dressée par GAUSSEN et de PHILIPPIS, qui repose sur la notion de bioclimat, «concept synthétique expriment les facteurs du climat qui ont une importance particulière pour les êtres vivants» (GAUSSEN et de PHILIPPIS 1963). A l'échelle de résolution des phénomènes où nous nous situons, la représentation cartographique des bioclimats est en gros du même ordre de grandeur d'échelle que celle que nous avons de leur distribution. Seront donc considérés comme appartenant à l'aire méditerranéenne l'ensemble des territoires compris à l'intérieur du périmètre indiqué sur la figure 1 même si localement certains secteurs ne sont pas à proprement parler méditerranéens au sens bioclimatique du terme. Bien entendu, il existe sur ce vaste ensemble géographique de multiples variantes climatiques qu'il n'y a pas lieu d'analyser ici et qui, selon GAUSSEN, s'échelonnent du climat xérothernoméditerranéen aux confins du désert au climat subméditerranéen à l'approche des climats axériques tempérés. En raison d'une certaine disparité entre la représentation cartographique de la végétation et celle des oiseaux, notamment en Méditerranée orientale où les limites de distribution des espèces sont souvent mal connues, nous avons choisi d'adopter une attitude «optimiste», notre périmètre d'étude débordant parfois, notamment en Asie Mineure, le cadre méditerranéen sensu stricto tel qu'il est décrit par exemple par di CASTRI (1981).

L'aire méditerranéenne ainsi circonscrite couvre une surface d'environ 2 968 000 km<sup>2</sup> ; pour les besoins de l'analyse, elle a été subdivisée par quatre grands secteurs continentaux : un secteur nord-ouest englobant la péninsule ibérique et les régions méditerranéennes de France et d'Italie, un secteur central comprenant la péninsule balkanique (Yougoslavie méditerranéenne, Albanie, Grèce, sud de la Bulgarie, Turquie d'Europe), un secteur oriental comprenant l'Asie Mineure et le Proche Orient, enfin l'Afrique du nord-ouest (Maghreb). Parmi les grandes îles méditerranéennes et «îles biologiques» continentales dont l'importance biogéographique apparaîtra plus loin et qui se devaient, pour de multiples raisons, d'être traitées séparément des secteurs continentaux, nous en avons retenu deux dont la presqu'île du Péloponèse et la Cyrénique. Cette dernière région est véritablement

\* Centre d'Etudes Phytosociologiques et Ecologiques -- B. P. 5051, 34033 -- Montpellier Cedex

une «île biologique» dans la mesure où elle est, avec la Tripolitaine, la seule région de Lybie à bénéficier d'un climat méditerranéen, ce qu'elle doit à l'existence du djebel Akhdar (700 m), à moitié entouré par la mer, et qui reçoit 400 mm d'eau par an contre 25 mm en moyenne dans le reste du pays (BUNDY 1976). On y trouve une xérophytaie à *Juniperus*, *Lentis*, *Arbutus* qui entretient des espèces boréales comme *Troglodytes troglodytes* et *Parus caeruleus*.

On notera d'emblée l'importance prise en région méditerranéenne par les îles, les presqu'îles et les reliefs, bref par les caractères de discontinuité, d'isolement spatial et de diversité physiographique des territoires. Leur importance sur les phénomènes de structuration des peuplements a été l'objet de théories fécondes maintes fois éprouvées avec succès dans les quinze dernières années (cf. MacARTHUR & WILSON 1967, BLONDEL 1979). Les caractères physiques de l'aire méditerranéenne favorisent les contrastes et se traduisent par une gamme extraordinairement variée de situations d'habitat allant des steppes semi-arides d'Afrique du Nord et du Moyen-Orient aux forêts humides du type Hêtraie-Sapinière.

## CARACTERES GENERAUX DES PEUPELEMENTS D'OISEAUX

Cette diversité des milieux se répercute sur les richesses en oiseaux qui sont particulièrement élevées en raison de la conjonction de ces particularités écologiques et de facteurs biogéographiques qui permettent d'expliquer l'origine et les modalités de mise en place des faunes. Sur l'ensemble de l'aire méditerranéenne telle que nous l'avons circonscrite, 335 espèces d'oiseaux ont été répertoriées au moyen des sources bibliographiques existantes\* ; le nombre d'espèces par secteur géographique est indiqué sur le tableau 1 et la figure 1. Ces 335 espèces habitent une aire de 2 970 000 km<sup>2</sup> alors que sur l'ensemble de l'Europe, 419 espèces habitent une aire de 10 100 000 km<sup>2</sup> (VOOUS 1960). Le rapport richesse/surface (S/A. 10<sup>-5</sup>) passe de 4,15 pour l'Europe à 11,3 pour l'aire méditerranéenne. L'analyse détaillée des causes de cet enrichissement considérable dépasserait le cadre de ce travail. Il est dû à la situation géographique de l'aire méditerranéenne, à l'interface de trois grandes masses continentales, à l'effet de latitude, documenté dans le cas de la France par BLONDEL & HUC (1978), à l'influence des facteurs historiques, notamment des glaciations répétées, enfin à la diversité du relief qui retentit sur les richesses spécifiques comme l'ont montré SIMPSON (19464) et COOK (1969) à propos des faunes d'Amérique du Nord. De plus, un relief tourmenté et l'insularité favorisent l'isolement écologique et géographique, notamment chez les espèces sédentaires, augmentant de ce fait les probabilités de spéciation comme nous le verrons plus loin à propos des Sittelles du genre *Sitta*, des Fauvettes du genre *Sylvia* et des Perdrix du genre *Alectoris*.

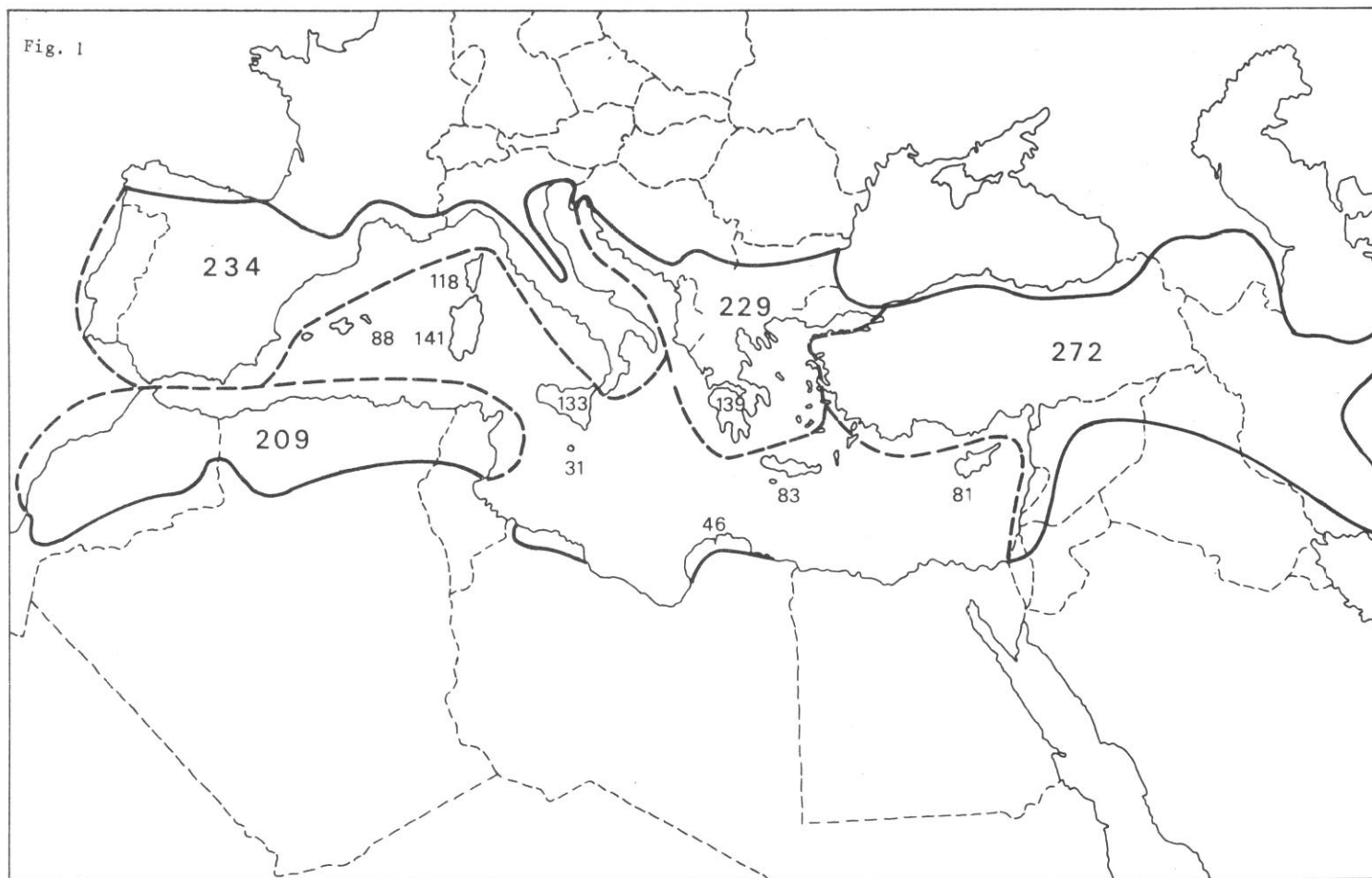
### Influence de la superficie sur le nombre et l'identité des espèces dans les différents secteurs géographiques

La quantité d'espèces ou richesse d'une région est plus qu'un simple nombre ; elle est porteuse de nombreuses informations qu'il est intéressant de confronter à différents caractères des milieux. Ces informations peuvent être *écologiques*, c'est-à-dire liées à des propriétés actuelles des milieux, et *biogéographiques*, l'histoire des peuplements méditerranéens ne pouvant être comprise que par référence à celle des grands biomes périphériques (Paléarctique, Afro-tropical, Oriental) et en tenant compte des vicissitudes géotopographiques et géobotaniques qu'a connues la région depuis le début du Quaternaire.

Sur les 335 espèces nichant dans l'aire méditerranéenne, 7 seulement sont présentes dans tous les secteurs et 39 dans 12 secteurs au moins (tableau 2). Compte tenu d'aléas biogéographiques secondaires, d'éventuelles lacunes dans nos connaissances, ou de problèmes de vicariance ou d'exclusion par compétition (*Passer domesticus* est remplacé en Sardaigne par *P. hispaniolensis*, *Lanius senator* est remplacée à Chypre par *L. nubicus*, *Sylvia melanocephala* est remplacée à Chypre par une endémique, *S. melanothorax*), ces 39 espèces peuvent être considérées comme ubiquistes, leur absence de certains secteurs exigus comme Malte ou marginaux comme la Cyrénaïque n'ayant pas grande signification.

Comme on pouvait s'y attendre à la lumière de nombreux travaux consacrés à l'étude des relations richesse-surface (cf. par exemple PRESTON 1962, WILLIAMS 1964, Mac ARTHUR & WILSON 1967, BLONDEL

\* Cette étude ne concerne que les oiseaux nicheurs, étroitement inféodés aux biotopes représentés dans la région, mais il ne sera pas fait allusion ici aux oiseaux migrateurs, particulièrement abondants aux deux saisons de migration, comme on l'a largement développé ailleurs (Blondel 1969).



**Fig. 1 -- LIMITES DE L'AIRE MEDITERRANEENNE (trait gras) ET NOMBRE D'ESPECES D'OISEAUX NICHEURS RECENSES DANS 14 SECTEURS GEOGRAPHIQUES CONTINENTAUX ET INSULAIRES (cf. texte)**

Secteurs géographiques	superficie (km <sup>2</sup> )	nombre d'espèces
Ibérie-France-Italie	756 300	234
Balkans	270 200	229
Asie Mineure	1 271 100	272
Maghreb	580 000	209
Baléares	4 981	88
Corse	8 720	118
Sardaigne	24 100	141
Sicile	25 500	133
Malte	316	31
Péloponèse	27 000	139
Crête	8 222	83
Rhodes	1 404	64
Chypre	9 250	81
Cyrénaïque	1 800	46

Tableau 1. — NOMBRES D'ESPECES D'OISEAUX NICHEURS RECENSEES DANS CHAQUE SECTEUR CONTINENTAL ET SUR LES GRANDES ILES ET «ILES BIOLOGIQUES» DE L'AIRE MEDITERRANEENNE

Espèces	Nombre de secteurs habités	Absentes de :
<i>Tachybaptus ruficollis</i>	12	Rhodes, Malte
<i>Phalacrocorax aristotelis</i>	13	Malte
<i>Falco peregrinus</i>	12	Cyrénaïque, Rhodes
<i>Falco tinnunculus</i>	14	----
<i>Coturnix coturnix</i>	12	Cyrénaïque, Rhodes
<i>Gallinula chloropus</i>	12	Malte, Cyrénaïque
<i>Burhinus oedicnemus</i>	12	Malte, Rhodes
<i>Larus cachinnans</i>	13	Cyrénaïque
<i>Columba livia</i>	14	----
<i>Columba palumbus</i>	12	Malte, Cyrénaïque
<i>Streptopelia turtur</i>	13	Rhodes
<i>Cuculus canorus</i>	12	Malte, Cyrénaïque
<i>Tyto alba</i>	14	----
<i>Otus scops</i>	12	Malte, Cyrénaïque
<i>Athene noctua</i>	12	Baléares, Malte
<i>Caprimulgus europaeus</i>	12	Malte, Cyrénaïque
<i>Apus pallidus</i>	12	Malte, Crête
<i>Apus melba</i>	13	Malte
<i>Merops apiaster</i>	13	Cyrénaïque
<i>Calandrella brachydactyla</i>	13	Cyrénaïque
<i>Hirundo rustica</i>	14	----
<i>Riparia rupestris</i>	13	Malte
<i>Delichon urbica</i>	12	Malte, Cyrénaïque
<i>Motacilla flava</i>	12	Malte, Cyrénaïque
<i>Laius senator</i>	13	Chypre
<i>Cettia cetti</i>	12	Rhodes, Cyrénaïque
<i>Sylvia melanocephala</i>	13	Chypre
<i>Muscicapa striata</i>	13	Cyrénaïque
<i>Monticola solitarius</i>	13	Cyrénaïque
<i>Luscinia megarhynchos</i>	13	Cyrénaïque
<i>Parus caeruleus</i>	12	Malte, Chypre
<i>Troglodytes troglodytes</i>	13	Malte
<i>Miliaria calandra</i>	13	Cyrénaïque
<i>Fringilla coelebs</i>	14	----
<i>Carduelis carduelis</i>	14	----
<i>Carduelis chloris</i>	12	Malte, Cyrénaïque
<i>Carduelis cannabina</i>	14	----
<i>Passer domesticus</i>	13	Sardaigne
<i>Corvus corax</i>	13	Malte

Tableau 2. — LISTE DES ESPECES HABITANT AU MOINS 12 DES 14 SECTEURS GEOGRAPHIQUES DE L'AIRE MEDITERRANEENNE

1979), on trouve une relation linéaire hautement significative entre le Log de la richesse et le Log de la surface (fig. 2). La droite de régression a pour équation  $\text{Log } S = 0,22 \text{ Log } A + 2,56$  ( $r = 0,97$   $P < 0,001$ ) ou  $S = 12,9 A^{0,22}$ , ce qui vérifie l'équation de PRESTON :  $S = cA^z$ , la constante de PRESTON étant de 0,22. La richesse en espèces d'un secteur géographique étant d'autant plus élevée que sa surface est plus grande, quelque chose fait que certaines espèces sont exclues des surfaces exigües ou empêchées pour une raison ou pour une autre de s'y planter. Il ne saurait être question ici d'entrer dans les détails de la biogéographie insulaire (cf. BLONDEL 1979, ch. 5) mais quelques caractères généraux des faunes insulaires doivent être soulignés ici.

### Amplitude géographique

On peut définir pour chaque espèce son amplitude géographique, *AG* c'est-à-dire la quantité d'espace qu'elle habite, qui n'est autre ici que le nombre de secteurs géographiques où elle est présente (14 au maximum). Une amplitude géographique de 1 sera le fait d'espèces très localisées, par exemple les endémiques comme les Sittelles Corse et Kabyle, et une amplitude de 14 sera réalisée par les ubiquistes énumérés sur le tableau 3. Mais on peut aussi calculer pour chaque secteur un *indice d'amplitude géographique*, *IAG* qui est la moyenne des amplitudes réalisées à l'échelle de l'aire méditerranéenne par les espèces qui habitent ce secteur. Calculé pour chacun d'eux, cet indice permet quelques constatations intéressantes (tabl. 3).

<u>Secteurs continentaux</u>	<u>IAG</u>	<u><math>\sigma</math></u>
Ibérie-France-Italie	7,21	3,62
Balkans	7,23	3,64
Asie-Mineure	6,30	3,97
Maghreb	7,29	3,90
<i>Moyenne</i>	<i>7,01</i>	
<u>Secteurs insulaires</u>		
Baléares	10,24	2,90
Corse	9,62	3,03
Sardaigne	8,99	3,11
Sicile	9,42	2,88
Malte	11,94	2,05
Péloponèse	9,35	2,87
Crête	10,39	2,68
Rhodes	10,91	2,59
Chypre	10,14	3,14
Cyrénaïque	9,34	4,24
<i>Moyenne</i>	<i>10,03</i>	

Tableau 3-INDICES D'AMPLITUDE GEOGRAPHIQUE (IAG) DES PEUPEMENTS D'OISEAUX DE 14 SECTEURS GEOGRAPHIQUES DE L'AIRES MEDITERRANEE

Il existe une relation hautement significative entre l'indice d'amplitude géographique *IAG* et la surface *A* telle que cet indice est inversement proportionnel au logarithme de la surface. En moyenne, les peuplements des secteurs continentaux présentent un *IAG* inférieur à ceux des secteurs insulaires : 7,01 contre 10,03, ce qui signifie qu'il y a en moyenne davantage d'espèces rares et localisées sur les continents que sur les îles. Tout se passe comme si les espèces qui sont répandues et abondantes sur les continents avaient davantage de chances de coloniser les îles que les espèces rares et localisées. D'où cette conclusion importante : loin d'être des assemblages particuliers ayant leurs espèces propres (sauf cas particuliers d'endémisme), les peuplements insulaires ne sont qu'un reflet des terres continentales voisines, ce reflet étant d'autant plus pâle que l'île est plus petite. A Malte, il n'existe que 28 espèces d'oiseaux terrestres qui sont toutes largement répandues ailleurs en Méditerranée. Contrairement à d'autres groupes animaux (Reptiles, Mammifères, Poissons) et à beaucoup de végétaux dont les moyens de dispersion sont considérablement moins efficaces que ceux des oiseaux, les mécanismes de structuration des avifaunes insulaires n'exigent pas nécessairement la prise en considération des connections passées entre continents et îles. Quelques exemples choisis dans trois familles illustreront ces phénomènes de «sélection» par les îles des espèces les plus largement répandues sur les continents voisins :

– *Anatidés* ; la famille est représentée par 12 espèces mais seul le Colvert *Anas platyrhynchos* atteint une amplitude géographique de 8 (contre 4,1 en moyenne pour les autres) et a réussi à coloniser les grandes îles de Méditerranée occidentale.

– *Picidés* ; sur les 9 espèces présentes dans l'aire méditerranéenne, seuls le Pic épeiche *Picoides major*, le Pic épeichette *Picoides minor* et le Torcol *Jynx torquilla* ( $AG = 7$ ) ont réussi à s'implanter dans quelques grandes îles comme la Corse, la Sardaigne et la Sicile.

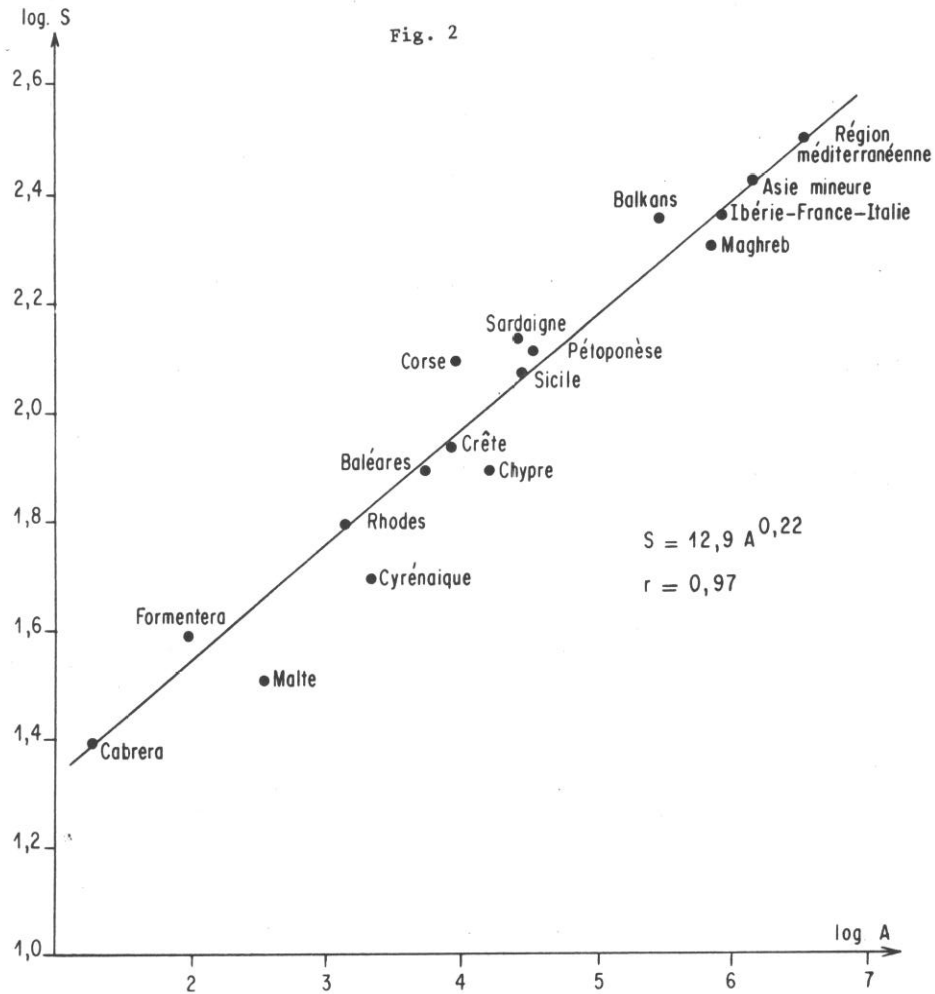


Fig. 2. — RELATION, EN ECHELLE LOG-LOG, ENTRE LA RICHESSE EN OISEAUX NICHEURS (S) D'UN TERRITOIRE ET SA SUPERFIE A (en km<sup>2</sup>)

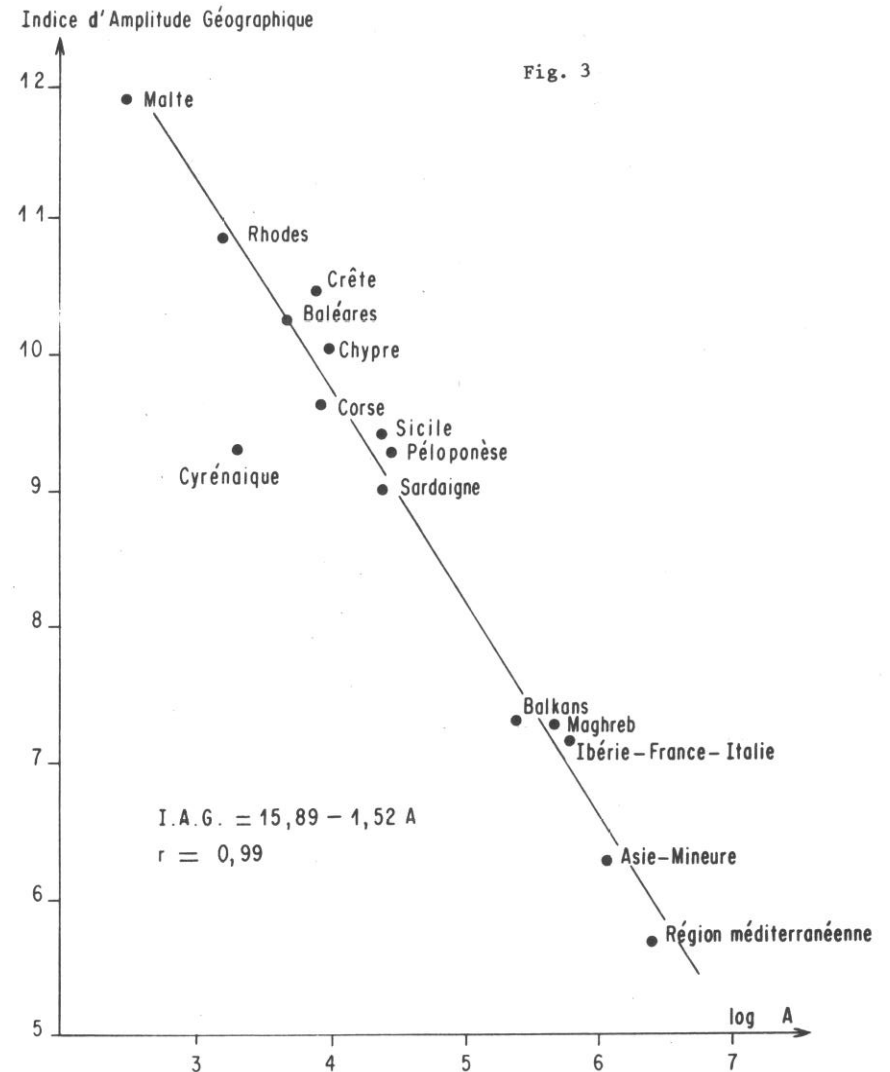


Fig. 3. — RELATIONS ENTRE L'INDICE D'AMPLITUDE GEOGRAPHIQUE, I.A.G. DES SECTEURS GEOGRAPHIQUES (MOYENNE DES AMPLITUDES GEOGRAPHIQUES DES ESPECES D'OISEAUX QUI LES HABITENT) ET LA SURFACE DE CES SECTEURS.

*Plus cette surface est exigüe, plus les espèces qui les peuplent ont une vaste répartition dans l'aire méditerranéenne.*

– *Paridés* ; sur les 6 Mésanges du genre *Parus*, les trois les plus répandues sur les continents : *Parus ater*,  $AG = 9$ , *Parus major*,  $AG = 11$  et *Parus caeruleus*,  $AG = 12$  sont celles qui ont colonisé avec le plus de succès les biotopes méditerranéens insulaires.

### La taille des espèces

Un autre caractère jouant un grand rôle dans la probabilité de colonisation des îles est la taille des espèces. Comme on l'a démontré ailleurs (Mac ARTHUR *et al.* 1972, BLONDEL & FROCHOT 1976, BLONDEL 1979, 1980), les grosses espèces, pour qui la constitution de populations viables exige des biotopes de superficie assez vaste, sont handicapées par rapport aux petites pour coloniser les îles, avec toutefois une exception notable, celle des grands rapaces, Aigles et Vautours, dont un ou plusieurs représentants sont représentés sur presque toutes les îles. Mais pour les Passereaux et familles apparentées, le poids individuel moyen de 93 espèces présentes dans les quatre secteurs continentaux est de 105 g alors que ce même poids individuel moyen, calculé pour 75 espèces habitant au moins quatre îles n'est que de 76,8 g ; la différence étant significative.

Quelques exemples : chez les *Strigidés*, les trois espèces les plus répandues sont la Chouette effraie *Tyto alba* ( $AG = 14,330$  g), le Hibou petit-duc *Otus scops* ( $AG = 12,90$  g) et la Chouette chevêche *Athene noctua* ( $AG = 12,156$  g) mais le Hibou grand-duc (2 200 g) n'habite que la Sicile et la Hulotte *Strix aluco* (500 g) la Sicile et Rhodes. Chez les *Picidés*, nous avons vu que les trois espèces ayant le mieux colonisé les îles sont le Pic épeiche *Picoides major* (81 g), le Pic épaichette (*Picoides minor* (21 g) et le Torcol *Jynx torquilla* (35 g) mais le Pic vert *Picus viridis* (160 g) et le Pic noir *Dryocopus martius* (280 g) sont absents de toutes les îles. Un examen à plus grande échelle de la structure des peuplements d'oiseaux confirme cette tendance à la diminution de taille des oiseaux en milieu insulaire puisque dans 7 paires de biotopes étudiés le long de gradients de structure de la végétation en Provence et en Corse, le poids individuel moyen des oiseaux est statistiquement plus faible sur l'île (tableau 4).

Stades	Provence	Corse
1 (pelouse)	53,8 g	35,1 g
2	27,2 g	35,5 g
3 (garrigue=maquis)	35,2 g	19,0 g
4	43,5 g	23,5 g
5 (taillis)	41,9 g	20,0 g
6	35,1 g	28,0 g
7 (forêt)	24,0 g	19,8 g

Tableau 4. – VARIATION DU POIDS INDIVIDUEL MOYEN DES OISEAUX LE LONG DE DEUX GRADIENTS DE STRUCTURE DE LA VÉGÉTATION, L'UN EN PROVENCE, L'AUTRE EN CORSE (BLONDEL 1979)

### CARACTÈRES ÉCOLOGIQUES DES PEUPEMENTS

Les 335 espèces recensées dans l'aire méditerranéenne ont été classées en sept grandes catégories en fonction des biotopes qu'elles habitent. L'analyse de la proportion de ces types écologiques dans les différents secteurs géographiques permet de faire une caractérisation des peuplements sur la base des données biogéographiques actuelles (tableau 5).

*Le type forestier* ; il regroupe 74 espèces soit 22 % du total. Il est assez remarquable de constater que les espèces forestières dont la plupart appartiennent au stock faunique paléarctique (*Picus*, *Picoides*, *Sitta*, *Turdus*, *Parus* etc.) sont uniformément réparties partout : en moyenne, 23,2 % des espèces des peuplements continentaux sont forestières et 19,8 % des espèces des peuplements insulaires. La différence est faible et non significative ; elle tient à ce que plusieurs espèces, rares dans les peuplements continentaux ou appartenant à des faunes « froides », sont exclues des îles parce que leur biotope n'est pas représenté ou parce qu'il est trop exigu pour qu'elles puissent y construire des populations viables. Mais la proportion partout élevée d'espèces forestières paléarctiques en région méditerranéenne est un phénomène intéressant sur lequel nous reviendrons en analysant l'origine biogéographique et la mise en place des peuplements d'oiseaux ; il signe le caractère foncièrement boréal



et sylvatique des faunes méditerranéennes. Plusieurs arguments (données paléontologiques, dynamique des avifaunes le long de successions écologiques) indiquent clairement que les avifaunes forestières méditerranéennes ne se démarquent en rien de celles du biome décidu d'Europe moyenne : aucune césure d'ordre systématique ou biogéographique ne permet de déceler un quelconque syndrome de méditerranéité dans les vieilles forêts méditerranéennes, même sempervirentes. Les oiseaux d'une vieille futaie de Chênes verts sont les mêmes que ceux d'une vieille futaie de Chênes sessiles bourguignonne.

Secteurs géographiques		E. D.	E. M.	Lag.	Step.	For.	Buis.	Sax.
Ibérique-France-Italie	N	48	6	14	50	60	24	16
	%	21	3	6	21	26	10	7
Balkans	N	47	7	13	47	61	22	17
	%	21	3	6	21	26	10	7
Asie-Mineure	N	51	7	15	70	57	36	19
	%	19	3	6	26	21	13	7
Maghreb	N	32	9	11	65	39	22	20
	%	15	4	5	31	19	11	10
Baléares	N	17	7	2	20	16	10	9
	%	19	8	2	23	18	11	10
Corse	N	17	7	2	23	32	15	10
	%	14	6	2	19	27	13	8
Sardaigne	N	26	7	11	30	31	14	13
	%	18	5	8	21	22	10	9
Sicile	N	24	5	2	30	34	17	13
	%	18	4	2	23	26	13	10
Malte	N	1	4	0	5	4	11	2
	%	3	13	0	16	13	35	6
Péloponèse	N	16	3	4	34	34	20	15
	%	12	2	3	24	24	14	11
Crête	N	9	4	0	23	15	15	9
	%	11	5	0	28	18	18	11
Rhodes	N	1	2	1	24	12	11	9
	%	2	3	2	38	19	17	14
Chypre	N	7	2	0	26	16	11	9
	%	9	2	0	32	20	14	11
Cyrénaïque	N	1	2	2	19	5	8	5
	%	2	4	4	41	11	17	11

Tableau 5. — PROPORTION DES DIFFÉRENTES CATEGORIES ÉCOLOGIQUES D'OISEAUX DANS LES 14 SECTEURS GÉOGRAPHIQUES

E.D = Eau douce, E.M. = Eau de mer, Lag. = Lagunes, Step. = Steppes, For. = Forestier, Buis. = des buissons, Sax. = Saxicole  
21 espèces dont le biotope est « indéterminé » n'ont pas été classées dans ce tableau.

*Le type steppique* ; avec 92 espèces, il est encore mieux représenté que le précédent. Il s'agit de cet ensemble d'espèces qui ont évolué dans les marges de la région méditerranéenne, notamment à l'est, au nord-est et au sud, bref dans l'immense ceinture semi-aride qui, des rivages de l'Atlantique aux steppes d'Asie centrale, a de tout temps séparé le monde Paléarctique des mondes Afrotropical et Oriental. L'importance relative de ce type a certainement été largement favorisée par le recul généralisé de la couverture forestière depuis le Néolithique et de nombreuses espèces rares et localisées jadis sont aujourd'hui largement répandue partout. C'est évidemment dans les parties méridionales de notre périmètre que ce type est le mieux représenté (31 % du peuplement au Maghreb, 41 % en Cyrénaïque) ainsi qu'en Méditerranée orientale (28 % en Crête, 38 % à Rhodes, 32 % à Chypre). Le recul généralisé de la forêt dans l'aire méditerranéenne a favorisé ces espèces, ce qui a eu pour effet d'homogénéiser les peuplements qui devaient jadis être davantage « forestiers » en Méditerranée septentrionale et moins « steppiques » en Méditerranée méridionale.

*Les oiseaux des buissons* ; liés aux fruticées et aux faciès de dégradation des séries forestières, leurs meilleurs représentants sont les Fauvettes du genre *Sylvia* et du genre *Hippolais*. En écho à ce que nous venons de dire à propos des phénomènes d'homogénéisation des structures végétales dans l'ensemble de l'aire méditerranéenne du fait de l'homme, on remarque que la proportion d'espèces des buissons reste étonnamment constante dans l'ensemble des secteurs géographiques, aux alentours de 13 %. La participation somme toute très faible de

ce type écologique qu'on s'attendrait *a priori* à trouver dominant dans ces paysages de garrigues et de maquis dont nous sommes imprégnés depuis des générations, est en soi très instructif : sur les 335 espèces qui peuplent l'aire méditerranéenne, 43 seulement, soit 13 %, relèvent de ce type (contre 22 % d'espèces forestières et 27 % d'espèces des milieux steppiques). De toute évidence ces biotopes si répandus partout aujourd'hui n'ont pas été le siège d'une radiation importante ; d'autres indices suggèrent fortement que les garrigues et maquis d'aujourd'hui sont des formations secondaires trop récentes pour qu'à l'échelle des oiseaux, une spéciation ait pu se faire (mais il en va autrement pour les flores et les entomofaunes).

*Les oiseaux saxicoles* ; il s'agit des espèces inféodées aux rochers, falaises et éboulis qui constituent une fraction toujours assez mineure des peuplements, entre 7 % et 14 % ; d'un point de vue biogéographique, cette faunule ne se démarque pas franchement des faunes steppiques mais plusieurs espèces sont probablement originaires des milieux montagnards secs du Paléarctique méridional (genres *Monticola* et *Pyrrochorax* par exemple).

*Les oiseaux d'eau* ; une distinction doit être faite entre les oiseaux de mer (Procellariés, Sulidés, certains Laridés), les oiseaux du milieu lagunaire saumâtre et les oiseaux d'eau douce. En raison de leur mode de dispersion et de leur distribution qui les démarquent nettement des faunes terrestres, nous ne parlerons pas des premiers. Les oiseaux du milieu lagunaire, qui constituent en moyenne 3,3 % des peuplements, appartiennent soit à une faune paléarctique largement répandue ailleurs (*Haematopus*, *Himantopus*, *Recurvirostra*, *Tringa*, *Charadrius*), soit à une faune Pliocène très ancienne qui s'est développée dans les lagunes et régions côtières de la mer Sarmatique, saumâtre et peu profonde, qui prolongeait vers le nord-est l'actuelle Méditerranée. A défaut d'être abondante, cette faune est très originale et compte des représentants exclusifs de ce milieu (*Phoenicopterus*, *Oxyura*, *Anas angustirostris*, *Larus genei*, *Larus melanocephalus* etc.). Quant aux oiseaux d'eau douce, ils appartiennent tous à la faune paléarctique et sont largement répandus ailleurs que dans l'aire méditerranéenne. Leur contribution aux peuplements atteint 21 % dans les grands secteurs continentaux européens mais elle tombe rapidement dans les secteurs méridionaux et, surtout, sur les îles. La probabilité pour qu'une île possède un réseau hydrographique complexe dépendant beaucoup de sa surface, il n'est pas étonnant que le nombre d'espèces d'eau douce soit inversement proportionnel à la superficie des îles : 26 espèces en Sardaigne, 9 en Crète et une seulement à Malte !

\*  
\* \* \*

Sur la base de la distribution actuelle des espèces et de leurs caractères écologiques, on peut tenter de dégager, à l'intérieur de l'aire méditerranéenne, quelques tendances sur les affinités faunistiques des différents secteurs. Nous le ferons brièvement à partir des peuplements insulaires qui présentent l'avantage d'être un reflet caractéristique mais appauvri, donc statistiquement plus « robuste » des peuplements des sources continentales.

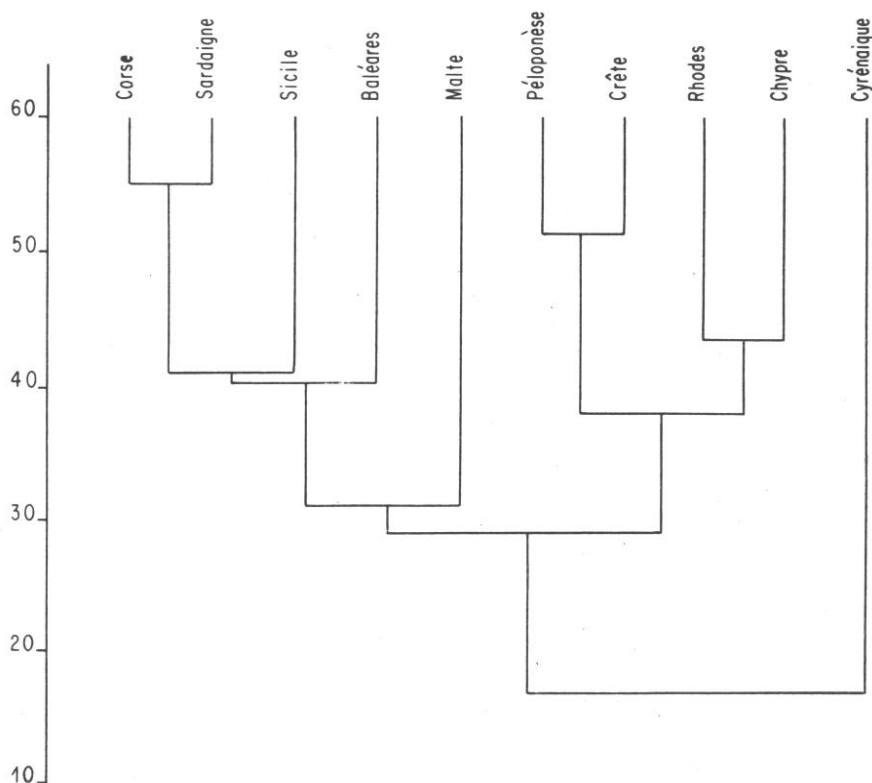


Fig. 4. — AFFINITÉS BIOGÉOGRAPHIQUES DES PEUPELEMENTS D'OISEAUX DE 10 ÎLES (ET « ÎLES BIOLOGIQUES ») DE L'AIRES MÉDITERRANÉENNE

On constate une opposition entre deux groupes d'îles, un groupe occidental et un groupe oriental, séparés par une césure au niveau de l'île de Malte. Noter la position excentrée de la Cyrénaique, « enclave méditerranéenne » dans le désert (dendrogramme construit à partir des coefficients de corrélation de point sur les listes systématiques).

voisines. Une discussion approfondie de la figure 4 nécessiterait de longs développements ; contentons-nous des remarques suivantes (fig. 4). Il y a une « opposition géographique », au niveau de similitude 0,28 entre Méditerranée occidentale et Méditerranée orientale qui reflète les caractères généraux des avifaunes continentales au double point de vue écologique et biogéographique : les îles de Méditerranée occidentale sont davantage imprégnées des faunes sylvatiques que celles de Méditerranée orientale, plus sèche et climatiquement plus contrastée. Mais les principales différences entre Méditerranée occidentale et Méditerranée orientale, qui expliquent d'ailleurs l'alignement ouest-est des secteurs sur la figure 4, sont d'ordre biogéographique : dans la moitié occidentale de l'aire méditerranéenne les faunes sont essentiellement européennes et ne se démarquent pas fondamentalement de celles qu'on trouve plus au nord en Europe moyenne. Cette influence européenne s'atténue progressivement à l'approche de la Méditerranée orientale où le poids qu'exercent sur les peuplements les faunes d'Asie du sud-est devient prépondérant. Il y a de la sorte une rupture biogéographique, très nette au niveau de l'étranglement de la Méditerranée, providentiellement symbolisé dans la réalité et sur la fig. 4 par l'île de Malte ! Quant à la Cyrénaïque, sa position sur la figure reflète son caractère marginal d'îlot méditerranéen enclavé dans le désert. Une analyse plus approfondie des relations faunistiques inter-sectorielles nécessiterait de longs développements qu'il n'est pas possible d'aborder ici.

## ORIGINE BIOGEOGRAPHIQUE DES AVIFAUNES MEDITERRANEENNES

L'aire méditerranéenne s'appuie sur trois grands continents, l'Europe, l'Asie et l'Afrique ; quelle est la contribution de chacun d'eux à la composition faunistique actuelle de l'aire méditerranéenne et quelle est l'importance d'une avifaune authentiquement méditerranéenne, si tant est qu'il y en ait une ? Pour préciser l'identité biogéographique et les affinités d'une faune, il ne suffit pas de comparer des listes ; le but est de comprendre les distributions actuelles à la lumière des mouvements passés des faunes. Malheureusement, les avifaunes ne sont pas des assemblages homogènes mais des ensembles composites et dynamiques en perpétuel réajustement par modification des aires, contractions et expansions qui mettent les espèces en contact et les isolent à nouveau. La mise en place d'une faune ne peut être retracée qu'en envisageant les taxons cas par cas et certains groupes ne nous apprennent rien. Chez les Hérons par exemple, toutes les espèces qui nichent dans l'aire méditerranéenne sont également distribuées en Afrique au sud du Sahara, ainsi d'ailleurs qu'en Asie tropicale et même, pour certaines d'entre elles, en Amérique. L'ubiquité actuelle de la famille ne nous permet en rien de connaître son histoire. A l'inverse, il y a très peu de relations entre représentants européens et africains de la famille des Anatidés : 4 genres seulement en commun (*Anas*, *Oxyura*, *Tadorna*, *Netta*) sur 14 genres en Europe et 12 en Afrique. Sur ces quatre genres, une seule espèce est commune aux deux régions, *Tadorna ferruginea*, encore qu'elle soit marginale en Europe. L'évolution des Anatidés d'Europe et d'Afrique s'est manifestement faite sans aucune relation entre eux.

Ces contrastes entre Ardéidés et Anatidés, choisis ici à titre d'exemple, sont si marqués qu'on peut se demander si des comparaisons statistiques d'ensemble ont une quelconque signification, les listes faunistiques étant des amalgames de groupes ayant des histoires si différentes que s'ils ne sont pas examinés cas par cas ils s'obscurcissent les uns les autres. Ces difficultés rendent spéculative toute tentative d'interprétation biogéographique de faunes entières tant il est vra que « la répartition d'un complexe dépend d'une conjonction de circonstances dont la résultante est imprévisible » (FAVARGER & KUPFER 1981). Cela dit, quelques traits généraux peuvent tout de même être dégagés.

### Relations Méditerranée – Afrique

Pour un groupe aussi pauvre en documents fossiles que les oiseaux, il n'est guère possible de remonter très loin dans le passé. Tout ce que l'on peut dire sur la base de la paléontologie, c'est que des groupes aussi typiquement afrotropicaux que les Touracos ont été distribués en Eurasie au Pliocène, donc bien au-delà de leurs limites actuelles. Par contre, les schémas de distribution de certains genres et familles très anciens comme les Corvidés ou les Accenteurs montrent à l'évidence qu'ils sont authentiquement paléarctiques. Cela signifie que dès le Tertiaire, il a dû y avoir quelque barrière efficace (mer et/ou désert) isolant les avifaunes d'Afrique de celles d'Europe de sorte qu'un centre évolutif s'est développé quelque part en Eurasie. L'analyse des flores conduit d'ailleurs à la même constatation : « tout cet ensemble méditerranéen est isolé du monde tropical par les vastes déserts qui ont dû apparaître à la charnière miocène-pliocène (Messinien) encore aue les pluviaux interglaciaires du Quaternaire aient localement autorisé une pénétration de flores non désertiques » (FAVARGER & KUPFER 1981). Ce point étant acquis, quelles sont les relations entre avifaunes d'Afrique et celles d'Europe au cours des

quelques dernières dizaines de milliers d'années, c'est-à-dire pendant une période où les espèces n'étaient pas sensiblement différentes des espèces actuelles ? Si l'on en reste aux distributions d'aujourd'hui, faisant abstraction de la dynamique passée des faunes, on constate que les relations faunistiques sont beaucoup plus étroites entre l'Europe et l'Amérique du Nord qu'entre l'Europe et l'Afrique tropicale malgré les contacts qui ont dû avoir lieu entre faunes eurasiennes et faunes afrotropicales au tardi- et au post-glaciaire. C'est ainsi par exemple que la distribution mondiale des 419 espèces d'oiseaux nichant en Europe (à l'ouest d'une ligne passant par l'Oural et le Bosphore) s'établit ainsi (VOOUS 1959) :

Région biogéographique	non passereaux	passereaux	total	Pourcentage
Paléarctique	250	164	419	100
Néarctique	97	24	121	29
Afrotropicale	68	7	75	18
Orientale	58	18	76	18
Australienne	31	1	32	8
Néotropicale	22	0	22	5
Antarctique	2	0	2	.5

Il ressort de ce tableau que 75 espèces européennes d'origine boréale, soit 18 % de l'avifaune d'Europe, sont également représentées en Afrique tropicale alors que 6 espèces seulement actuellement présentes dans l'aire méditerranéenne sont sûrement d'origine afrotropicale où elles entretiennent des populations conspécifiques : *Falco biarmicus*, *Clamator glandarius*, *Ardeola ralloides*, *Fulica cristata*, *Cercotrichas galactotes*, *Cisticola juncidis*. Trois autres espèces, *Upupa epops*, *Coracias garrulus*, *Merops apiaster* sont peut-être issues d'un groupe afrotropical mais leur origine précise ne peut être identifiée. Ces données montrent que contrairement à la notion communément admise selon laquelle les faunes tempérées sont en grande partie issues des faunes tropicales, l'Afrique tropicale a beaucoup plus reçu du nord qu'elle ne lui a donné. Il est donc clair qu'une bonne partie de l'avifaune méditerranéenne actuelle est issue de groupes d'origine paléarctique ou holarctique, une barrière s'étant opposée à la pénétration d'espèces afrotropicales (cf. SNOW 1978).

### Relations Méditerranée – Asie – Afrique

Les affinités faunistiques des peuplements actuels sont par contre très étroites avec l'Asie, plus particulièrement l'Asie steppique du sud-est qui, actuellement et à maintes reprises dans le passé a réalisé un écran de «Paléarctique steppique» entre le «Paléarctique sylvatique» et l'Asie tropicale. Les apports faunistiques de cette région sont considérables et imprègnent fortement les peuplements de Méditerranée orientale comme on l'a vu en commentant la figure 4 : plus d'une centaine d'espèces. La plupart des genres actuellement présents dans le Sahara appartiennent à cette faune qui «fond» peu à peu en importance à mesure qu'on va vers le sud où les conditions climatiques du désert deviennent plus sévères. Cette faune a largement conquis les biotopes non sylvatiques de l'aire méditerranéenne et a été favorisée par les dégradations de la forêt. La plupart des espèces que l'Europe, l'Asie du sud-est et l'Afrique ont en commun se sont répandues dans les trois continents à des époques qu'il n'est guère possible de préciser mais les distributions ont été tellement remodelées par les vicissitudes climatiques du Quaternaire qu'il nous suffit de nous référer à ce passé récent pour interpréter les échanges de faunes. Au vu de leur distribution actuelle et de leurs affinités taxinomiques, tout un lot d'espèces considérées comme «Indo-africaines» (VOOUS 1960) dont l'origine, difficile à préciser, se situe soit en milieu tropical asiatique, soit dans le Paléarctique steppique, se sont répandues par la grande connection continentale indo-africaine. Ce sont par exemple *Ardea purpurea*, *Ardeola ibis*, *Neophron percnopterus*, *Aquila rapax*, *Hieraaëtus fasciatus*, *Circaetus gallicus*, *Accipiter badius*, *Turnix sylvatica*, *Porphyrio porphyrio*, *Elanus caeruleus*, *Glareola pratincola*, *Apus melba*, *Hirundo daurica* ainsi que des genres entiers comme *Pterocles*, *Alaemon*, *Oenanthe*, *Chersophilus* etc.

### Avifaune méditerranéenne

Si l'on réserve le qualificatif de «méditerranéen» à la faune qui a évolué dans les paysages caractérisés par une flore méditerranéenne au sens bioclimatique du terme, force est de constater qu'il y a fort peu de chose contrairement à ce qu'on observe pour la flore dont la richesse actuelle en éléments méditerranéens s'explique «par la puissance de l'endémisme au niveau de certaines zones privilégiées et géographiquement stables» (QUEZEL *et al.* 1981).

Deux cas de figure doivent être distingués :

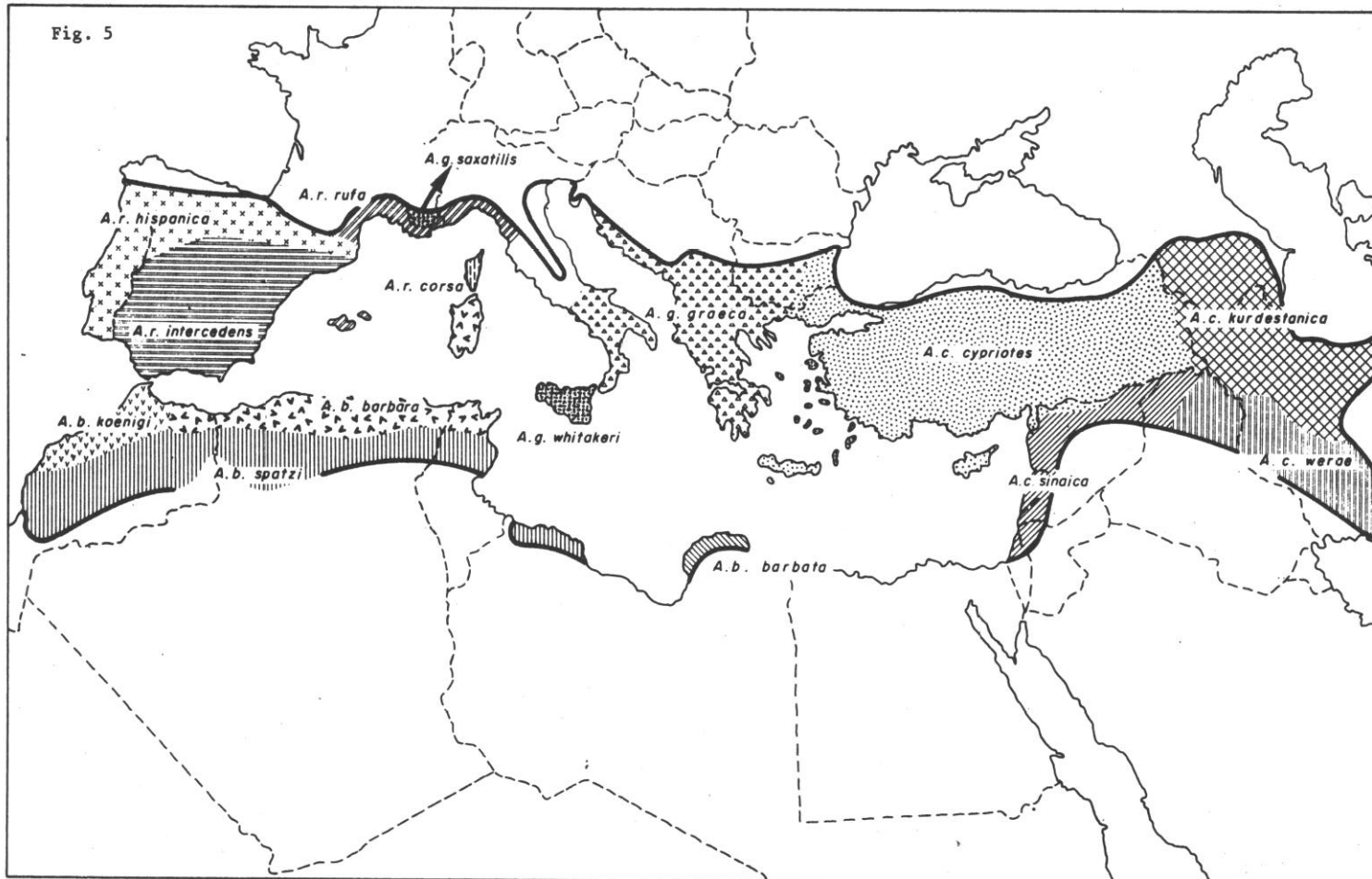
1) Certaines espèces ont fait leur spéciation dans des milieux forestiers, à la faveur d'isolements géographiques plus ou moins anciens ; c'est notamment le cas des trois Sittelles forestières endémiques qui forment sans doute une superespèce : *Sitta whiteheadi* endémique corse liée aux Pins laricio, *Sitta kruperi*, également liée aux conifères en Turquie et *Sitta ledanti*, endémique dans un peuplement d'*Abies numidica*, lui-même endémique en Kabylie. Alors que la Sittelle corse peut être très ancienne, l'isolement du bloc cyrnosarde remontant à l'oligomiocène, les deux autres sont peut-être issues d'une souche commune aux trois espèces à une époque beaucoup plus récente, à la faveur d'isolements géographiques survenus pendant le pléistocène. Il s'agit donc là d'espèces liées aux conifères de montagne, donc à une végétation non typiquement méditerranéenne au sens bioclimatique du terme.

2) D'autres espèces liées aux fruticées et garrigues méditerranéennes ont manifestement réalisé leur spéciation dans ce type de formation et à l'intérieur (ou légèrement au sud) des limites actuelles de l'aire méditerranéenne. Le meilleur exemple est celui des espèces du genre *Sylvia*, genre paléarctique dont aucune espèce n'a pénétré dans la région afrotropicale et qui est représenté par 14 espèces dont 10 sont exclusivement liées à une végétation frutescente et arbustive méditerranéenne. Leur aire de distribution ne déborde pas des limites de la région et deux sont endémiques sur des îles, la Fauvette sarde *Sylvia sarda* en Méditerranée occidentale (Baléares, Corse, Sardaigne, Sicile et leurs satellites) et la Fauvette de Chypre *Sylvia melanothorax*. Les affinités taxinomiques étroites entre ces espèces laissent supposer qu'il peut s'agir d'une radiation récente non antérieure au début du pléistocène, les processus de spéciation s'étant déroulés dans les limites actuelles de l'aire méditerranéenne à la faveur de fractionnements des paysages et d'isolements géographiques liés aux glaciations puisqu'on sait maintenant qu'une végétation de type méditerranéen a persisté dans la région même au plus fort de la dernière glaciation (Würm II). De nombreux travaux récents, par exemple ceux de MANGEL (1964) sur les Parulidés d'Amérique du Nord, ceux de HAFFER (1974) sur les avifaunes amazoniennes ou ceux de BRERETON & KIKAWA (1963) sur les avifaunes australiennes ont en effet montré que les phases cycliques d'expansion et de rétraction d'aires géographiques sous l'effet de modifications climatiques avaient été à l'origine d'actifs processus de spéciation. Parmi les Turdidés, plusieurs espèces sont très probablement d'origine méditerranéenne, *Diplootocus moussieri*, endémique du Maghreb et les deux Monticoles du genre *Monticola* liés aux milieux saxicoles de basse et moyenne altitude. Un autre genre d'origine méditerranéenne probable est le genre *Alectoris* lié aux milieux ouverts à végétation clairsemée ; quatre espèces sont répandues dans l'aire méditerranéenne : *Alectoris graeca*, *A. chukar*, *A. barbara* et *A. rufa* (fig. 5). Elles constituent d'ailleurs un remarquable exemple de remplacement géographique et toutes sont polytypiques, ayant manifesté localement une forte variation infrasécifique.

Au total, sur les 335 espèces qui se reproduisent actuellement dans l'aire méditerranéenne, 44 au maximum (13 %) peuvent être considérées comme méditerranéennes c'est-à-dire ayant évolué dans les limites géographiques du Bassin méditerranéen et dans des formations végétales caractéristiques d'un bioclimat méditerranéen. Le centre de gravité de leur aire de distribution (cf. BLONDEL & HUC 1978) tombe en effet dans les limites de la région, ce qui n'est pas le cas des autres. Cette faune méditerranéenne représente donc un peu de chose au regard de la participation massive des avifaunes boréales sylvatiques d'une part et des avifaunes de type steppique et semi-aride d'autre part. Cette faible spéciation dans l'aire méditerranéenne contraste singulièrement avec ce qui se passe chez les flores, particulièrement riches en endémiques dans le sud de l'Europe, cet endémisme étant en partie dû à l'isolement géographique des taxons durant les glaciations : «la région méditerranéenne a fonctionné comme «matrice» de nombreux taxons, du cytotype à la famille» (FAVARGER & KUPFER 1981).

## MISE EN PLACE DES PEUPELEMENTS

Des propos qui précèdent, il découle que les peuplements d'oiseaux de l'aire méditerranéenne relèvent de trois grands ensembles faunistiques, boréal sylvatique, méridional et oriental steppique, méditerranéen, ce dernier étant très minoritaire. Ces ensembles ont évolué dans des régions géographiquement bien distinctes et leur distribution actuelle est l'héritage d'une longue histoire intimement liée aux bouleversements bioclimatiques pléistocène, relayés ensuite, de façon moins brutale mais néanmoins importante par l'action de l'homme. C'est cette histoire qu'il convient maintenant d'essayer de retracer brièvement.



**Fig. 5 – DISTRIBUTION ET VARIATION GEOGRAPHIQUE DE QUATRE ESPECES DE PERDRIX :  
 ALECTORIS RUFA (MEDITERRANEE OCCIDENTALE), A. GRAECA (MEDITERRANEE CENTRALE),  
 A. CHUKAR (MEDITERRANEE ORIENTALE) et A. BARBARA) AFRIQUE DU NORD, SARDAIGNE, CYRENAIQUE)**

## Les avifaunes méditerranéennes ont-elles pu survivre sur place au cours du Quaternaire ?

Il est évident qu'aucune tentative d'interprétation de la mise en place des faunes contemporaines ne peut être faite sans référence aux bouleversements climatiques du Quaternaire. Chaque glaciation ayant dans une certaine mesure oblitéré les effets des précédentes, c'est évidemment la dernière qui est la mieux connue et notamment sa deuxième phase (Würm-Weichsel, 70000 BP) dont l'importance est capitale pour tenter de comprendre l'histoire récente des avifaunes paléarctiques (MOREAU 1954). Mais les mêmes phénomènes généraux de contraction, de réexpansion et d'isolement géographique des flores et des faunes ont dû se répéter, *mutatis mutandis*, à maintes reprises au cours du dernier million d'années, au gré des pulsations glaciaires.

Du point de vue biogéographique et évolutif, quelles furent les conséquences des temps glaciaires ? Il semble d'abord que presque tous les genres et espèces connus à l'état fossile dès le début du pléistocène existent encore actuellement en Europe (LAMBRECHT 1933, MOREAU 1954, MOURER-CHAUVIRÉ 1975), ce qui ne signifie d'ailleurs pas, bien loin de là, que les glaciations n'aient provoqué ni extinctions, ni spéciations (cf. *supra*). Mais cela signifie qu'en dépit de ces immenses fluctuations climatiques, les caractères généraux des avifaunes européennes n'ont pas subi de modifications radicales depuis le début du pléistocène. Cette notion que confirme l'analyse des documents paléontologiques s'éclaire singulièrement quand on tente de la rapprocher des travaux paléobotaniques récents qui lui apportent une justification de poids : « depuis une quinzaine d'années, à une conception quasimonolithique de l'ensemble méditerranéen, a succédé, à la faveur des recherches poursuivies en paléobotanique, palynologie, mais aussi en paléogéographie et paléoclimatologie, une interprétation beaucoup plus nuancée, arrivant à faire de cette flore un ensemble hétérogène actuellement lié à une région tout particulièrement affectée par les vicissitudes géologiques et climatiques » (QUEZEL *et al.* 1981). Ces études paléobotaniques qu'il ne saurait être question de résumer ici, même brièvement, tant elles sont nombreuses et complexes (cf. PONS & QUEZEL 1981) nous apprennent qu'au cours du maximum de développement des végétations forestières qui eut lieu à l'Atlantique (7500–4500 BP), la forêt était répandue partout et sous des formes très diverses dans l'aire méditerranéenne. Mais les isollements géographiques répétés au cours du pléistocène, l'extrême complexité paléogéographique et paléoclimatique de la région, sa diversité orographique qui provoque des zonations altitudinales, donc des isolats biologiques, rendent particulièrement délicate la reconstitution du couvert forestier d'alors qui est pourtant la référence à laquelle l'ornithologue doit faire appel pour reconstituer l'histoire des faunes. Or les modifications considérables de composition et de distribution de la flore et de la végétation dans le bassin méditerranéen depuis près d'un million d'années, leurs avancées et leurs reculs, leurs isollements plus ou moins longs et répétés, la modification des liserés côtiers due à l'abaissement d'une centaine de mètres du niveau des océans (ZEUNER 1952) n'ont pas seulement entraîné des déplacements d'espèces, mais ont aussi provoqué des spéciations locales dont quelques exemples ont déjà été suggérés. Retenons ce point, fondamental pour nous : les flores contemporaines étaient déjà en place au pléistocène moyen et si les vicissitudes climatiques les ont bouleversées à maintes reprises, ces bouleversements ont davantage affecté leur répartition à grande échelle que leur composition (BAZILLE-ROBERT 1979). Dès lors, l'histoire plausible des peuplements d'oiseaux pendant les temps glaciaires s'éclaire singulièrement car les conséquences biologiques de la diversité de conditions d'habitat décrite par les paléobotaniques sont considérables : l'existence d'une mosaïque de formations végétales différentes pendant la dernière glaciation (REILLE 1975, TRIAT-LAVAL 1978, BAZILLE-ROBERT 1979, PONS & QUEZEL 1981) suggère, s'il en fut de même lors des glaciations antérieures, ce qui paraît probable, que pendant tout le pléistocène, y compris au cours des phases de froid les plus sévères, les conditions ont dû être réalisées pour que, localement au moins, toutes les espèces d'oiseaux actuelles, y compris les plus thermophiles, aient pu résister à ces vicissitudes climatiques. Il leur suffisait de trouver, sous des formes plus ou moins discontinues et exigües des biotopes leur permettant d'entretenir des populations assez abondantes pour être viables. La présence indiscutable d'une espèce aussi thermophile et peu mobile (par rapport aux oiseaux) que la Tortue d'Hermann au Würm II (CHEYLAN 1981) tend à le prouver. La survie locale de taxons végétaux méditerranéens pendant la dernière glaciation, maintenant bien établie, expliquerait en tout cas la rapidité de la reconquête de la végétation méditerranéenne pendant les interglaciaires (VERNET 1972, 1974, 1979, FAVARGER & KUPFER 1981). Tout cela indique que les conditions climatiques de la dernière glaciation (et des glaciations antérieures) ont été moins rudes, au moins localement, que ce que l'on croyait encore naguère. Si l'extrême diversité actuelle des types de végétation défie toute tentative de représentation cartographique à petite échelle, *a fortiori* en est-il pour les conditions passées. Ce fait, joint à l'indigence en fossiles d'oiseaux et aux difficultés de leur interprétation dans une perspective paléobiogéographique rend nécessairement spéculative toute tentative de reconstitution spatio-temporelle des peuplements d'oiseaux dans l'aire méditerranéenne.

Certains traits généraux peuvent toutefois être proposés en rassemblant les indices issus de la paléoécologie et des faunes actuelles et en admettant comme postulat, au demeurant plausible, que les caractéristiques

écophysiologicals et comportementales des espèces n'ont pas fondamentalement changé dans temps, sauf, probablement en ce qui concerne le comportement migratoire.

## 1 – L'apport des fossiles

Des indications aussi précieuses et *a priori* aussi irréfutables que les documents paléontologiques peuvent-elles nous apporter quelque indication sur les avifaunes du Quaternaire ? Bien que les faunes pléistocènes ne soient pas différentes des faunes actuelles (LAMBRECHT 1933, MOURER-CHAUVIRÉ 1975), leur contribution est malheureusement limitée pour plusieurs raisons dont la première est évidemment la mauvaise fossilisation d'un squelette pneumatiqué et la difficulté de trouver des caractères spécifiques décisifs pour de nombreux passereaux. Une autre difficulté tient au fait que le nombre, la nature et l'ampleur des fluctuations climatiques au cours du pléistocène exigent que les fossiles soient situés avec la plus grande précision dans les couches chronostratigraphiques, ce qui est fort difficile et n'a pas toujours été fait avec la précision souhaitable si l'on excepte certains travaux récents, par exemple ceux de MOURER-CHAUVIRÉ (1975). Par ailleurs, la mobilité et le comportement migratoire de beaucoup d'espèces rendent incertaine leur appartenance aux «faunes locales» décrites par les paléontologistes qui se contentent trop souvent de listes non argumentées par des considérations biologiques. De ce fait, seules les espèces sédentaires devraient être utilisées encore qu'il soit bien probable que les grandes fluctuations climatiques aient modifié à diverses reprises les schémas de migration. Les oiseaux sont, pour toutes ces raisons, l'un des groupes animaux les moins utilisables en paléobiologie. Mais l'aspect le plus déroutant de l'étude des avifaunes fossiles, qui découle en partie de ce que nous venons de dire, réside dans leur composition : beaucoup de listes sont des mélanges hétéroclites d'espèces manifestement liées à des biotopes et des bioclimats complètement différents. C'est ainsi par exemple que MOURER-CHAUVIRÉ (1975) trouve dans deux foyers du Würm II de la grotte du Prince à Monaco des oiseaux aux exigences écologiques on ne peut plus disparates : plusieurs *Anas*, *Gyps fulvus*, *Accipiter gentilis*, *Haliaeetus albicilla*, *Lagopus mutus*, *Lyrurus tetrix*, *Alectoris sp.*, *Vanellus vanellus*, *Gallinago media*, *Pyrhocorax pyrrhocorax* etc. Quant aux oiseaux trouvés dans l'abîme de La Fage (Corrèze) par ce même auteur, et qui correspondent à des couches rissiennes, leur éclectisme fait sursauter l'ornithologue : comment interpréter des listes où se trouvent côte à côte *Oceanodroma leucorhoa* (oiseau pélagique de l'Atlantique nord), *Falco naumanni* (rapace thermophile méditerranéen), *Lagopus mutus* (Tétraonidé de la toundra ou de l'étage alpin), *Nyctea scandiaca* (chouette arctique), *Monticola saxatilis* (Turdidé saxicole méditerranéen) etc. ? Des ensembles aussi composites et apparemment aberrants conduisent obligatoirement à l'alternative suivante : ou bien la contemporanéité, même grossière, de ces oiseaux est discutable et ces mélanges correspondent à des époques distinctes mais indéfinissables, ou bien ils traduisent une juxtaposition locale ou régionale de milieux aussi tranchés que des toundras à *Nyctea scandiaca* et des forêts à *Garrulus glandarius*, le tout entrecoupé de steppes où auraient pu subsister *Falco naumanni*. Si cette hypothèse devait être retenue, et bien des indices la rendent plausible, elle signifierait un extraordinaire télescope des faunes d'Europe qui se seraient toutes ramassées dans les régions méridionales d'Europe, profitant de ce kaléidoscope de milieux qu'autorisait la diversité physiographique du Bassin méditerranéen. Après tout, pourquoi ne pas admettre que ce qui nous paraît inconcevable dans l'époque interglaciaire où nous sommes, à savoir la juxtaposition dans un espace beaucoup plus limité qu'aujourd'hui, de faunes froides et de faunes chaudes, de faunes sylvatiques et de faunes des toundras n'ait pu se réaliser pendant les temps glaciaires ? Si tel est le cas, une telle hypothèse lèverait le voile sur l'aspect déconcertant des dépôts fossiles et ne serait pas contradictoire avec le schéma plausible de l'histoire des avifaunes depuis le début des temps glaciaires. En tout cas, quelles que soient les difficultés de datation de ces faunes, leur composition spécifique prouve que les régions méditerranéennes d'Europe et d'Afrique du nord ont été en mesure d'assurer la survie de tous les types fauniques européens et ce, même au plus fort des glaciations. D'où une extraordinaire résilience de ces faunes à travers les vicissitudes climatiques. De fait, «la dynamique de la végétation se traduit par une alternance spatio-temporelle de «pluviaux boisés» et d'interpluviaux steppiques sans que ces deux types de végétation ne soient jamais exclus de la région» remarque BAZILLE-ROBERT (1979). Tout cela est parfaitement compatible avec l'hypothèse d'un gigantesque télescope des faunes paléarctiques dans la région puisque des structures végétales boisées très diversifiées, boréales et méditerranéennes, ont perduré dans l'aire méditerranéenne, assurant la survie sur place de faunes sylvatiques pendant tout le pléistocène.

## 2 – Le bassin méditerranéen, refuge des avifaunes d'Europe pendant les temps glaciaires

Comme on l'a vu précédemment, les avifaunes d'Europe sont sylvatiques pour un bon quart des espèces et ont évolué dans le Paléarctique, les apports de faunes tropicales ayant toujours été très limités, contrairement à ce qu'on observe en Amérique du Nord où de nombreux groupes, Tyrannidés, Vireonidés, Icteridés sont mani-



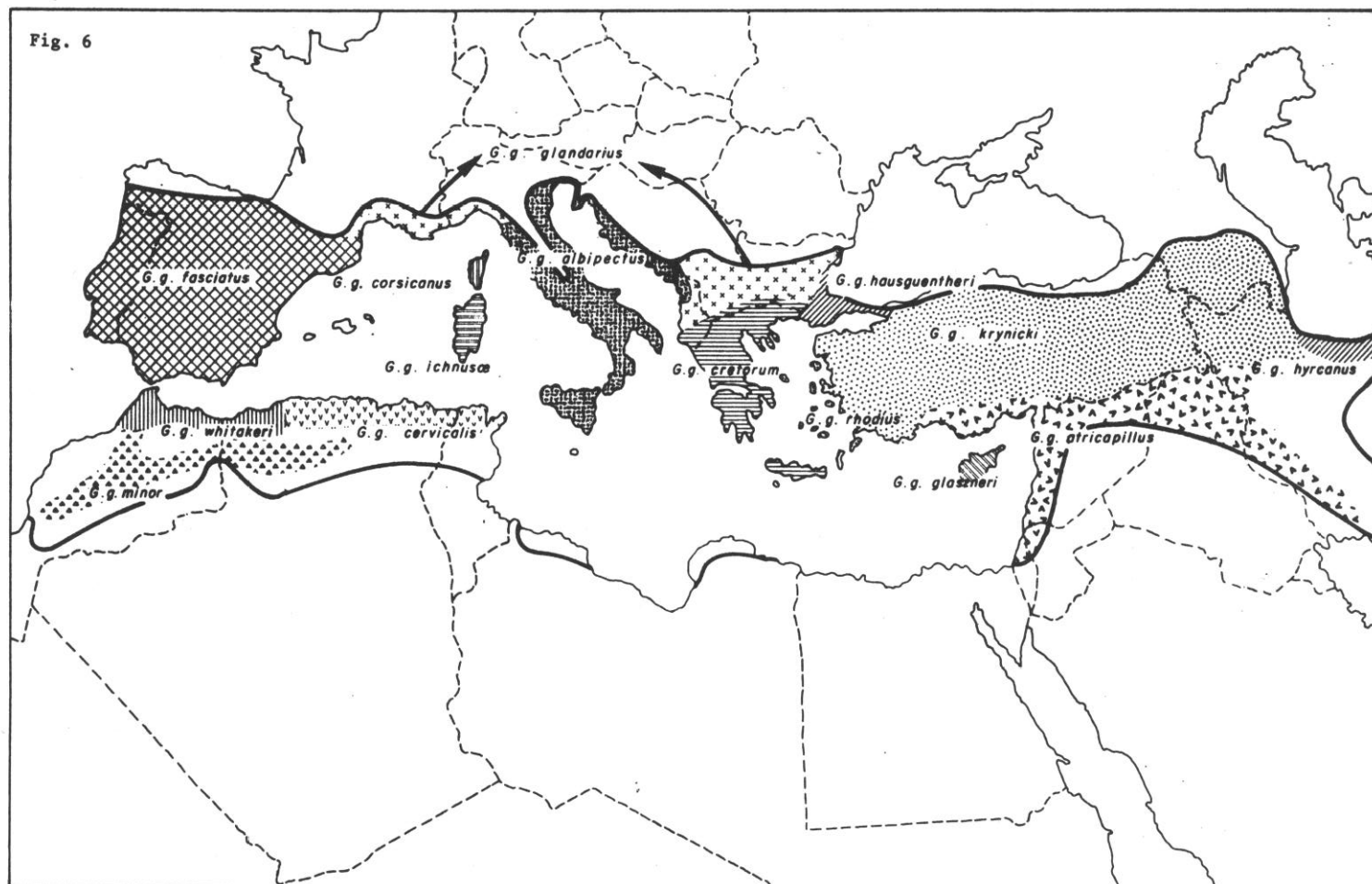


Fig. 6 -- VARIATION GEOGRAPHIQUE DU GENRE *GARRULUS GLANDARIUS*  
DANS L'AIRE MEDITERRANEENNE

festement d'origine tropicale (SNOW 1978). Il en découle nécessairement que pendant les phases les plus sévères des glaciations, ces faunes ont été refoulées dans les seuls refuges boisés qui pouvaient persister sur de plus ou moins grands espaces, à savoir les trois grandes péninsules (ibérique, italienne, balkanique) ainsi qu'en Afrique du Nord jusqu'aux confins d'un Sahara qui fut moins large et moins sévère qu'aujourd'hui quoique sans doute jamais absent. C'est là que survécurent les faunes qui constituent aujourd'hui le fond de l'avifaune forestière européenne (*Turdus*, *Parus*, *Sitta*, *Picus*, *Picoides*, *Certhia*, *Prunella* etc.), les forêts d'alors, plus ou moins morcelées sous forme de taches entourées de steppes, ayant probablement été le siège de processus de spéciation, au moins au niveau infraspécifique. Les figures 5 et 6 illustrent à titre d'exemple ces processus de variation au plan spécifique (*Alectoris*) et infraspécifique (*Garrulus*), particulièrement nets chez les espèces sédentaires. Même s'il est impossible de savoir quand cette variation géographique s'est amorcée, les isolements créés par les modifications du climat n'ont pu que les favoriser. Puisque des îlots de végétation méditerranéenne (*Olea*, *Quercus*, *Pinus*, *Abies* méditerranéens) ont subsisté dans les secteurs les mieux exposés, on peut penser qu'ils assurèrent la survie des rares espèces franchement méditerranéennes (*Sylvia* spp., *Hippolais* spp., *Alectoris* spp.). Il est significatif à cet égard que Bate (1928) ait noté, parmi une trentaine d'autres espèces actuelles, *Hieraaetus fasciatus* et *Falco eleonora*, deux rapaces strictement méditerranéens, dans des gisements moustériens de Gibraltar. Pratiquement aucun oiseau du type forestier caducifolié ne pouvait trouver d'habitat favorable au nord des Pyrénées et du piémont méridional des Alpes et des Carpathes ; toute l'avifaune des forêts décidues d'Europe dût se replier dans ces refuges de l'actuel bassin méditerranéen et dans eux seuls puisque lors de la dernière glaciation, la végétation méditerranéenne et la ceinture tempérée des ligneux caducifoliés ne disposaient pas de refuges au sud de l'actuelle aire méditerranéenne (FAVARGER & KUPFER 1981). Au nord de cette végétation boisée et sur certaines montagnes de l'aire méditerranéenne s'étendaient probablement l'équivalent des actuelles taïgas dont l'extension spatiale devait être bien moindre qu'aujourd'hui. Elles devaient être relayées plus au nord par d'immenses steppes froides et plus ou moins boisées, puis par des toundras qui s'étendaient de façon discontinue d'Asie au sud de l'Angleterre. Pour rigoureux qu'il ait été, le climat de ces milieux périglaciaires était probablement dans les limites de tolérance, élevées chez des vertébrés homéothermes, de nombreuses espèces actuellement caractéristiques des milieux de plaine et d'altitude ainsi que des steppes méridionales et orientales à étés chauds et secs. La grande variété de ces milieux non boisés dut offrir les conditions d'habitat favorables à de nombreux genres aujourd'hui caractéristiques des milieux ouverts : *Anas*, *Lagopus*, *Tetrax*, *Capella*, *Asio*, *Alauda*, *Galerida*, *Carduelis*, *Emberiza* etc. Bref, on pourrait dresser la liste d'une cinquantaine d'espèces vivant aujourd'hui dans l'aire méditerranéenne et qui ont pu peupler cette partie de l'Europe pendant les temps glaciaires. En bref, tout se passe comme si la situation actuelle, de type interglaciaire, avait permis la réexpansion en Europe moyenne et septentrionale d'une avifaune qui, en d'autres temps, ne pouvait survivre que dans les limites de l'aire méditerranéenne. Rien d'étonnant dans ces conditions que les peuplements d'oiseaux de cette aire, notamment les oiseaux forestiers et les oiseaux d'eau douce qui constituent plus de la moitié des espèces en Méditerranée d'Europe, ne présentent pas de syndrome particulier de « méditerranéité »

## LES TRANSFORMATIONS DES PEUPEMENTS DU FAIT DE L'HOMME

Quelques mots pour terminer sur ce point qu'on ne peut éluder quand on cherche à reconstituer l'histoire des peuplements d'oiseaux dans la région. Les conditions de milieu que nous avons sous les yeux et que nous avons naturellement tendance à considérer comme un standard de comparaison sont partout, sauf en haute montagne, l'héritage d'une pression humaine qui s'exerce depuis 4 000 ans. Le maximum de développement des végétations forestières eut lieu pendant une période somme toute assez courte de quelques millénaires au cours de l'Atlantique (7500–4500 BP), entre la fin de post-glaciaire et l'impact grandissant de l'homme éleveur et agricole. Dès le IV<sup>ème</sup> siècle avant notre ère, VERNET (1972) déduit des dépôts paléochrétiens de la grotte de l'Hortus (Hérault) qu'une végétation ouverte de type garrigue avec *Quercus coccifera*, *Juniperus oxycedrus*, *J. communis* était déjà en place. Cette végétation était déjà très fortement anthropisée. Si pendant les temps glaciaires et post-glaciaires, les avifaunes contemporaines étaient déjà présentes, ce que ne contredisent ni les documents fossiles, ni les données paléobotaniques, on peut supposer que l'action de l'homme s'est davantage traduite par une modification de la répartition et des abondances relatives des espèces que par des bouleversements dans la composition des faunes, exception faite toutefois d'extinctions locales de grandes espèces fragiles et vulnérables (Grande Outarde, grands Rapaces). Les faunes terrestres du Bassin méditerranéen, au moins dans sa partie septentrionale sont fondamentalement sylvatiques et boréales avons-nous vu ; l'éradication et l'ouverture de la forêt ont donc eu pour conséquence de réduire considérablement l'importance de ces faunes au profit d'espèces des milieux ouverts, frutescents et herbacés, qui devaient être cantonnées dans des espaces beaucoup plus restreints qu'aujourd'hui. Deux indications permettent d'étayer ce scénario d'une dynamique des avifaunes sous l'effet indirect de la pression humaine :

1) L'analyse des peuplements d'oiseaux le long de gradients de structure de la végétation ou de successions écologiques montre que plus la structure de cette dernière, dans une même série de végétation, devient complexe et s'approche d'un type forestier, moins la participation des espèces d'oiseaux dites « méditerranéennes », Fauvettes par exemple, est importante et ce, aussi bien en situation continentale qu'insulaire (tableau 6).

Stades :		1	2	3	4	5	6	7
Origine biogéographique								
Méditerranéenne	<u>P</u>	67	86	76	58	28	20	1
(sensu lato)	<u>C</u>	49	41	42	44	6	2	3
Boréale	<u>P</u>	33	14	24	42	72	80	99
	<u>C</u>	51	59	58	56	94	98	97
<u>P</u> = Provence, <u>C</u> = Corse								

Tableau 6. – COMPOSITION BIOGEOGRAPHIQUE (en %) DES PEUPEMENTS D'OISEAUX LE LONG DE DEUX SUCCESSIONS ECOLOGIQUES

(stade 1 = pelouse, stade 7 = forêt, cf. tableau 4) en Provence et en Corse (Blondel 1981)

D'où cet apparent paradoxe : plus la végétation s'approche d'un climax forestier en région méditerranéenne, moins il y a d'oiseaux « méditerranéens ». C'est ainsi que les dix huit espèces qui peuplent une vieille futaie de Chênes verts en Corse sont toutes d'origine boréale et se retrouvent aussi bien dans les forêts caducifoliées d'Europe centrale. BLONDEL (1978) a pu montrer combien les reboisements opérés dans le Mont-Ventoux dès la fin du siècle dernier avaient reconstitué des peuplements d'oiseaux sylvatiques et médio-européens que la coupe, les essarts et la dent du mouton avaient indirectement chassé.

2) La déprise rurale, amorcée dès le milieu du XIXème siècle et qui s'est considérablement accélérée depuis la fin de la seconde guerre mondiale se traduit par une reprise de la végétation. Cette reprise est lente certes, par suite de blocages dans la dynamique de la végétation, mais elle est bien sensible, surtout depuis que l'emploi généralisé des combustibles fossiles a supprimé la carbonisation du bois pour le chauffage et l'industrie. Cette « remontée biologique », soulignée par les géographes (DUGRAND 1964) et les botanistes (PONS *in litt.*) s'accompagne d'une extension très sensible d'oiseaux forestiers qui reconquièrent le terrain que la destruction de la forêt méditerranéenne leur avait fait perdre. Une bonne quinzaine d'espèces qui étaient rares et localisées en Provence il y a encore 20 ans sont aujourd'hui bien plus répandues et descendent peu à peu vers le sud : *Buteo buteo*, *Dryocopus martius*, *Sitta europaea*, *Phylloscopus collybita*, *Phoenicurus phoenicurus*, *Aegithalos caudatus*, *Parus caeruleus*, *Picoides major*, *Picoides minor*, *Erithacus rubecula* etc. Or ces espèces n'ont rien de « méditerranéen ».

Ces indications que nous n'avons pas la place de développer ici traduisent le caractère fondamentalement boréal des avifaunes dans une aire méditerranéenne où la dynamique de la végétation conduirait, ne serait l'influence de l'homme, à des climax forestiers fort divers dans la plupart des milieux de plaine et de moyenne montagne. La seule différence, mais elle est d'importance entre avifaunes et flores, c'est qu'il n'existe aucun oiseau forestier « méditerranéen » alors que la flore spécifiquement méditerranéenne est très importante.

**SUMMARY** – The bird fauna of the Mediterranean area is analyzed from an ecological and biogeographical point of view. In the first part of this paper, the distribution of the 335 species so far recorded in the region is analyzed according to some ecological standards and relevant theories of island biogeography, such as the relationships between richness and area (Mediterranean islands), the mechanisms of dispersal, in relation to the patterns of habitat selection by the species, their ecological characteristics and so forth.

The second part deals with the biogeographical composition of the bird faunas and their history since the glacial times. It is shown that the Mediterranean bird fauna of the present times derive from three main complexes : a palaeartic and holarctic stock which makes up the great bulk of forest and fresh water birds, a palaeartic-steppic and semi-arid fauna originating from the arid belt encircling to the south and the east the Mediterranean basin and an autochthonous but far less abundant truly Mediterranean avifauna which evolved in evergreen Mediterranean habitats. Many clues (mainly paleobotanical and paleontological) strongly suggest that the birds of the present times did remain in the Mediterranean area even at the height of the last glaciation.

## BIBLIOGRAPHIE

- BATE, D. M., (1928). - Excavation of a Mousterian rock shelter at Devil's Tower, Gibraltar. *J. R. Anthropol. Inst. London* 58 : 92-113.
- BRERETON, J. L. & KIKKAWA, J., (1963). - Diversity of avian species. *Australian J. Sci.* 26 : 12-14.
- BAZILLE-ROBERT, E., (1979). - Flore et végétation du sud de la France pendant la dernière glaciation d'après l'analyse anthracologique. *Th. 3ème cycle*, USTL, Montpellier.
- BLONDEL, J., (1969). - Les migrations transcontinentales d'oiseaux vues sous l'angle écologique. *Bull. Soc. Zool. France* 94 : 577-598.
- BLONDEL, J., (1978). - L'avifaune du Mont-Ventoux, essai de synthèse biogéographique et écologique. *La Terre et la Vie* 32, supp. 1 : 111-145.
- BLONDEL, J., (1979). - *Biogéographie et Ecologie*, Masson, Paris.
- BLONDEL, J., (1980). - L'influence du morcellement des paysages sur la structure des communautés. *Acta Oecologica/Oecologia generalis* 1 : 91-100.
- BLONDEL, J., (1981). - Structure and dynamics of Bird communities in mediterranean habitats. In F. di Castri, D. W. Goodall & R. L. Specht, Eds. *Mediterranean-Type Shrublands* : 361-385, Elsevier, Amsterdam.
- BLONDEL, J. & FROCHOT, B., (1976). - Caractères généraux de l'avifaune corse ; effets de l'insularité et influence de l'homme sur son évolution. *Rev. Sci. Hist. Nat. Corse* 96 : 63-74.
- BLONDEL, J., & HUC, R., (1978). - Atlas des oiseaux nicheurs de France et biogéographie écologique. *Alauda* 46 : 107-129.
- BUNDY, G., (1976). - *The birds of Lybia*. BOU check list n° 1. Zool. Soc., London, 102 pp.
- CHEYLAN, M., (1981). - Biologie et écologie de la Tortue d'Hermann *Testudo hermanni* Gmelin 1789. *Thèse Univ. EPHE*, Montpellier.
- COOK, R. E., (1969). - Variation in species density of North American Birds. *Syst. Zool.* 18 : 63-84.
- DI CASTRI, F., (1981). - Mediterranean-type shrublands of the world. In F. di Castri, D. W. Goodall & R. L. Specht, Eds. *Mediterranean-Type Shrublands* : 1-52, Elsevier, Amsterdam.
- DUGRAND, R., (1964). - *La garrigue Montpellieraine*. P.U.F., Paris.
- FAVARGER, C. & KUPFER, Ph., (1981). - Applications de la cytotaxinomie à quelques problèmes d'origine ou de mise en place de la flore méditerranéenne. In A. Pons & P. Quézel, Eds. *La mise en place, l'évolution et la caractérisation de la flore et de la végétation méditerranéennes*. Natur. Monsp. n° h. s. 237 pp.
- GAUSSEN, H. & de PHILIPPIS, A., (1963). - Carte bioclimatique de la zone méditerranéenne, notice explicative, UNESCO-FAO.
- HAFFER, J., (1974). - Avian speciation in tropical South America *Publ. Nuttall Ornith. Club*, 14, 390 pp.
- LAMBRECHT, K., (1933). - *Handbuch der Palaeornithologie*. Berlin.
- Mac ARTHUR, R. H., KARR, J. M. & DIAMOND, J. M., (1972). - Density compensation in island faunas. *Ecology* 53 : 330-342.
- Mac ARTHUR, R. H. & WILSON, E. O., (1967). - *Island Biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton, N. J.
- MANGEL, R. M., (1964). - The probable history of species formation in some Northern Wood-warblers (*Parulidae*) *The Living Bird* 3 : 1-27.
- MOREAU, R. E., (1954). - The main vicissitudes of the european avifauna since the Pliocene. *Ibis* 96 : 411-431.

- MOURER-CHAVIRÉ, C., (1975).— Les oiseaux du Pléistocène moyen et supérieur de France. *Thèse d'Etat*, Univ. Cl. Bernard, Lyon.
- PONS, A. & QUEZEL, P. (Eds.), (1981).— *La mise en place, l'évolution et la caractérisation de la flore et de la végétation méditerranéenne*. Natur. Monsp. n° h. s., 237 pp.
- PRESTON, F. W., (1962).— The canonical distribution of commonness and rarity. *Ecology* 43 : 185-215 : 410-432.
- QUEZEL, P., GAMISANS, J. & GRUBER, M., (1981).— Biogéographie et mise en place des flores méditerranéennes. In PONS, A. & QUEZEL, P. (Eds.) *La mise en place, l'évolution et la caractérisation de la flore et de la végétation méditerranéennes*. Natur. Monsp. n° h. s., 237 pp.
- REILLE, M., (1975).— Contribution pollenanalytique à l'histoire tardiglaciaire et holocène de la végétation de la montagne corse. *Thèse d'Etat*, Univ. Aix-Marseille III.
- SIMPSON, G. G., (1964).— Species density of North American recent Mammals. *Syst. Zool.* 12 : 57-73.
- SNOW, D. W., (1978).— Relationships between the European and African avifaunas. *Bird Study* 25 : 134-148.
- TRIAT-LAVAL, H., (1978).— Contribution pollenanalytique à l'histoire tardi – et postglaciaire de la végétation de la basse vallée du Rhône. *Thèse d'Etat*, Univ. Aix-Marseille III.
- VERNET, J. L., (1972a).— Flore et végétation de la région méditerranéenne au Würm II, d'après l'étude des charbons de bois de la grotte de l'Hortus (Hérault). *Et. Quat. Mém.* 1 : 329-339.
- VERNET, J. L., (1972b).— Aspects de la végétation des environs de la grotte de l'Hortus (Hérault), d'après l'étude des charbons de bois à l'époque paléochrétienne. *Et. Quat. Mém.* 1 : 341-343.
- VERNET, J. L., (1974).— Les données historiques et l'étude de la flore méditerranéenne. *Coll. Intern. CNRS* n° 235 : 305-326.
- VERNET, J. L., (1979).— Le milieu végétal à la fin du Würm, de 15 000 à 8 000 BC d'après les charbons de bois. *Coll. Intern. CNRS* 271 : 55-59.
- VOOUS, K. H., (1959).— The relationships of the european and aethiopian avifaunas. *Ostrich* suppl. 3 : 34-39.
- VOOUS, K. H., (1960).— *Atlas of European Birds*. Nelson, Amsterdam.
- WILLIAMS, C. B., (1964).— *Patterns in the balance of Nature*. Academic Press. London & New York.
- ZEUNER, F. E., (1952).— *Dating the Past*, 3rd Ed., London.