

BIOGEOGRAPHIE, ORIGINE ET EVOLUTION DES OISEAUX AUX COMORES

Michel LOUETTE

Musée Royal de l'Afrique Centrale, B 3080 Tervuren, BELGIQUE

ABSTRACT.- The Comoro Islands appear to have been colonised by land birds in successive stages. An initial, ancient wave resulted in 9 endemic species, of African (or possibly Asian) origin. A second wave, represented by 4 species and 22 more endemic subspecies, originated from Madagascar. Other, more recent arrivals of nesting birds are still undistinguishable from forms present in Madagascar (5), Africa (4), or both areas (8). Interpretation of these data is complicated, however, because definitive isolation may have been more likely for colonisers from Africa than from Madagascar due to prevailing wind direction and the presence of stepping-stones (additional intermediate islands) in the Pleistocene. Unfortunately, few fossils are available. Multiple colonisations of a single taxon from one source have been demonstrated. Grand Comoro, the highest, largest, and westernmost in the archipelago, along with Mohéli, a satellite one fifth its size, form a centre of speciation. Mayotte in the east is another, smaller speciation centre, which is surprising considering its proximity to Madagascar. The central island, Anjouan, is poor in endemics, and shows affinities with Aldabra, sharing with it several species of direct Malagasy origin not found elsewhere in the archipelago. Some species present on Aldabra and the granitic Seychelles may have arrived as colonists from the Comoros. These diverse patterns caution against using generalized explanations for the colonisation of Indian Ocean islands by land birds.

KEY-WORDS.- Comoros, Island colonisation, Birds, Speciation, Sea level

RESUME.- Une ancienne vague colonisatrice, d'origine Africaine, voire Asiatique, laisse 9 espèces d'oiseaux endémiques. La deuxième vague, provenant de Madagascar, résulte en 4 espèces endémiques et des races dans 22 autres. D'autres nicheurs (venus plus récemment?) sont indiscernables des formes de Madagascar (5), d'Afrique (4), ou des deux (8). L'interprétation est compliquée par la probabilité que l'isolation serait plus définitive pour les oiseaux venus d'Afrique que pour ceux de Madagascar, à cause de la direction des vents et des « stepping stones » pléistocènes. Malheureusement, il n'y a que peu de fossiles disponibles. Des colonisations multiples du même taxon sont démontrées dans certains cas. A l'ouest, la Grande Comore, la plus grande et la plus élevée (et son « satellite » Mohéli, cinq fois plus petit) est un centre de spéciation. Mayotte, à l'est, est un centre secondaire, surprenant, vu sa proximité de Madagascar. Au centre, Anjouan, pauvre en endémiques semble plus apparentée à Aldabra, car toutes les deux possèdent des oiseaux d'arrivage direct de Madagascar, qui font défaut aux autres Comores. Certains oiseaux à Aldabra (et aux Seychelles) proviennent peut-être des Comores. Les relations diverses doivent nous mettre en garde contre une explication générale de la colonisation des îles de l'Océan Indien par les oiseaux terrestres.

MOTS-CLES.- Comores, Colonisation insulaire, Oiseaux, Spéciation, Niveau de la mer

INTRODUCTION

Les quatre îles Comores, d'origine volcanique (Miocène), n'ont jamais été connectés à un continent et sont isolées de tous cotés par des mers profondes de plus de 3000 m (Figs. 1 et 2). L'âge géologique de l'archipel diminue de l'est à l'ouest, avec une activité volcanique encore persistante à l'île de la Grande Comore ou Ngazidja, la plus occidentale du groupe (ÉMERICK & DUNCAN, 1982; NOUGIER *et al.*, 1986). La faunistique et la taxonomie des oiseaux des Comores sont maintenant bien connues, grâce au travail pionnier de BENSON (1960a). J'ai donné plusieurs précisions (LOUETTE, 1988a). BENSON (1960) avait aussi étudié l'origine de l'avifaune. Ce travail-ci reprend les interprétations que j'avais publié déjà (LOUETTE, 1992), et en me basant sur des données récentes, je fais le point ici.

Les schémas d'évolution aux Comores peuvent être illustrés en examinant les caractéristiques de l'avifaune de chaque île et leurs relations. Bien entendu, ce procédé est basé uniquement sur des espèces survivantes, il n'est pas exclu que des éléments de l'avifaune aient disparus depuis l'arrivée de l'homme au 9^{ième} ou 10^{ième} siècle (WRIGHT, 1984). Malheureusement les fossiles récoltés jusqu'à présent ne fournissent pas de données dans cette matière (MOURER s.d., GOODMAN *in* WRIGHT, 1984). Des formes sténotypiques de forêt, sans doute les oiseaux les plus caractéristiques de ces îles pourraient être éteints. Pourtant, des forêts relativement intactes survivent en altitude à la Grande Comore et à Mohéli, mais à Anjouan ou Ndzuani (très peuplée par les humains) il ne reste que des lambeaux sur les crêtes et à Mayotte (Maore) l'on ne trouve que de la végétation secondaire (BENSON, 1960a). Certaines espèces endémiques pourtant, vivent en dehors de la forêt. D'autres, normalement confiés à la forêt dans l'archipel peuvent être rencontrés dans les régions côtières de Mayotte, la seule île à posséder des mangroves d'une superficie importante.

DISCUSSION

En excluant les oiseaux marins et les espèces introduites par l'homme, 51 espèces d'oiseaux terrestres nichent. Parmi ceux-ci, 13 sont endémiques (Tableau I) y compris le genre endémique *Humblotia* (pourtant proche de *Muscicapa* - VAURIE, 1953).

Les affinités de ces oiseaux endémiques sont variables. Neuf d'entre eux sont d'origine probable Africaine. *Columba polleni* est parfois considéré comme sous-espèce du pigeon Africain *C. arquatrix* (BENSON, 1960a) et *Turdus bewsheri* est peut être proche de la superespèce Africaine *T. olivaceus* (HALL & MOREAU, 1970; HERREMANS, 1988; KEITH & URBAN, 1992). Pourtant, l'on ne trouve pas d'espèces Africaines plausibles pour supposer une relation des autres 7 oiseaux. Il n'est pas exclu que certains proviennent d'Asie. VAURIE (1953) n'a pas pu trouver l'espèce de *Muscicapa* pouvant servir comme ancêtre d'*Humblotia flavirostris*. Les caractéristiques de cet oiseau existent chez plusieurs espèces de *Muscicapa* (obs. pers.). Il est à remarquer que *M. latirostris* possède une population isolée sur l'île Indonésienne de Sumba (WHITE & BRUCE, 1986), démontrant les possibilités de colonisation parmi ce genre. De toute façon, une origine Malgache pour ces neuf oiseaux semble exclue. *Columba*, *Turdus* et *Muscicapa* n'y existent pas et aucune des autres espèces endémiques Comoriennes ne ressemble à ses congénères Malgaches. *Otus pauliani* n'est pas proche d'*Otus rutilus* (MARSHALL, 1978; HERREMANS *et al.*, 1991). *Nectarinia coquereli* et *N. humbloti* ne ressemblent pas

particulièrement à *N. notata* ou *N. souimanga*, *Dicrurus fuscipennis* et *D. waldenii* sont très différents de *D. forficatus* (VAURIE, 1949); en fait *D. waldenii* ressemble plutôt à *D. macrocercus* d'Asie (WHITE, 1951). *Zosterops mouroniensis* et la race endémique de *Z. maderaspatana* se remplacent en altitude sur la Grande Comore, mais ceci ne veut pas dire qu'ils sont très proches (contra WHITE & BRUCE, 1986): en fait je les considère comme bien différents (LOUETTE, 1988b). Ce genre est très remarquable pour ses possibilités de colonisation des îles lointaines (MEES, 1969).

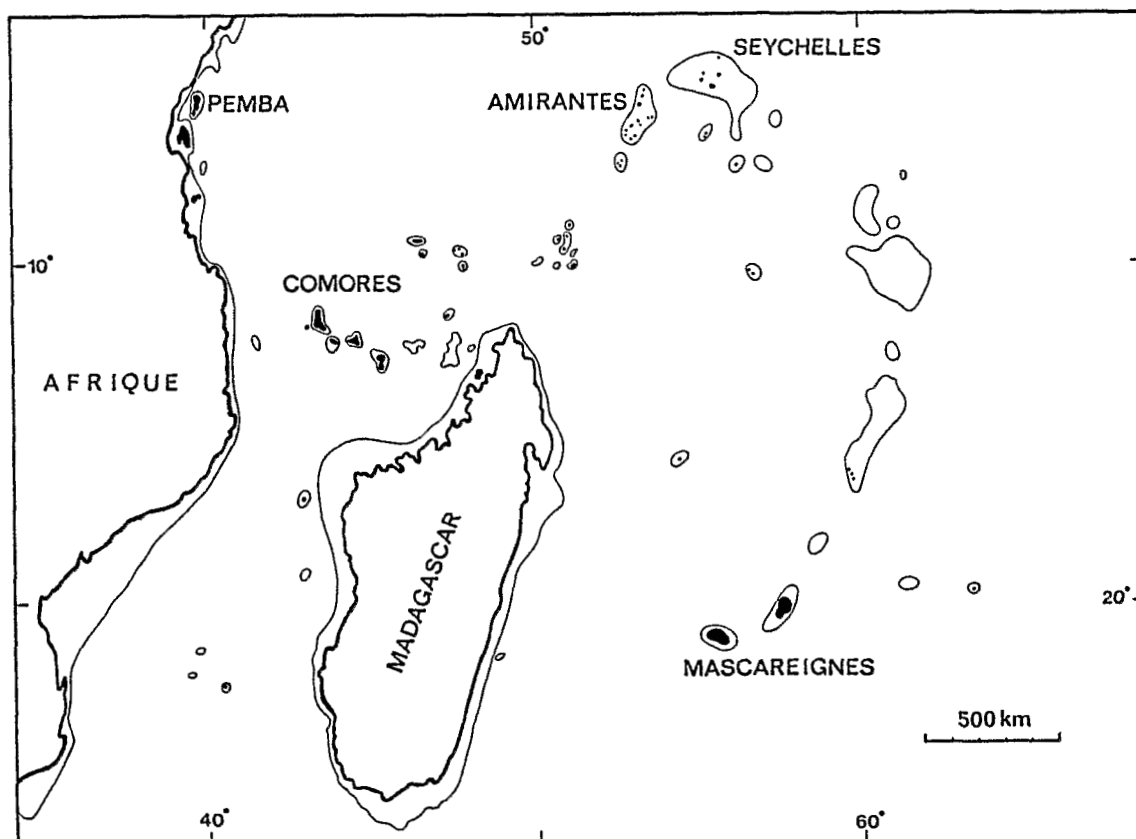


Fig. 1. Position des îles dans l'Océan Indien occidental. La profondeur de 200 m est indiquée par un trait fin (données du « International Chart Series »: Indian Ocean. Maputo to Mugdisho. N° 4701-1986).

D'autre part, quatre autres espèces endémiques appartiennent toutes à des super-espèces englobant un taxon Malgache. En nous basant sur leur morphologie, l'on pourrait les considérer comme conspécifiques de leur vicariants Malgaches. Ceci est surtout le cas d'*Alectroenas sganzini*, ressemblant fortement *A. madagascariensis* (BENSON, 1960b). Mais *Hypsipetes parvirostris* et *H. madagascariensis* sont allopatriques, sans s'hybrider aux Comores (LOUETTE & HERREMANS, 1985). *Nesillas mariae* et la sous-espèce endémique du taxon Malgache *N. typica* sont en fait sympatriques à Mohéli, tandis que *N. brevicaudata* (à la Grande Comore) est devenue bien différente de l'espèce fondatrice *typica* de Madagascar (LOUETTE *et al.*, 1988). Les sous-espèces endémiques sont mentionnés dans le Tableau II. A l'exception de *Butorides striatus* (peut être d'origine Asiatique: KEITH, 1980), toutes sont des sous-espèces

d'espèces Malgaches. Les taxons non-forestiers (*Treron australis*, *Cypsiurus parvus*, *Apus barbatus*, *Saxicola torquata*) sont aussi présents sur le continent Africain, mais les oiseaux Comoriens paraissent plus proches de la sous-espèce Malgache en nous basant sur la morphologie.

Parmi les autres espèces, non endémiques, certains taxons sont aussi présents en Afrique, d'autres à Madagascar, certains même dans tous les deux (Tableau III). Ce groupe consiste en partie de grands oiseaux qui existent à densité réduite ou ne sont peut-être pas permanents aux Comores; une échange régulier avec l'Afrique et/ou Madagascar est probable. D'autres parmi ceux-ci sont des anthropophiles ou d'oiseaux des habitats dérangés et de valeur zoogéographique réduite.

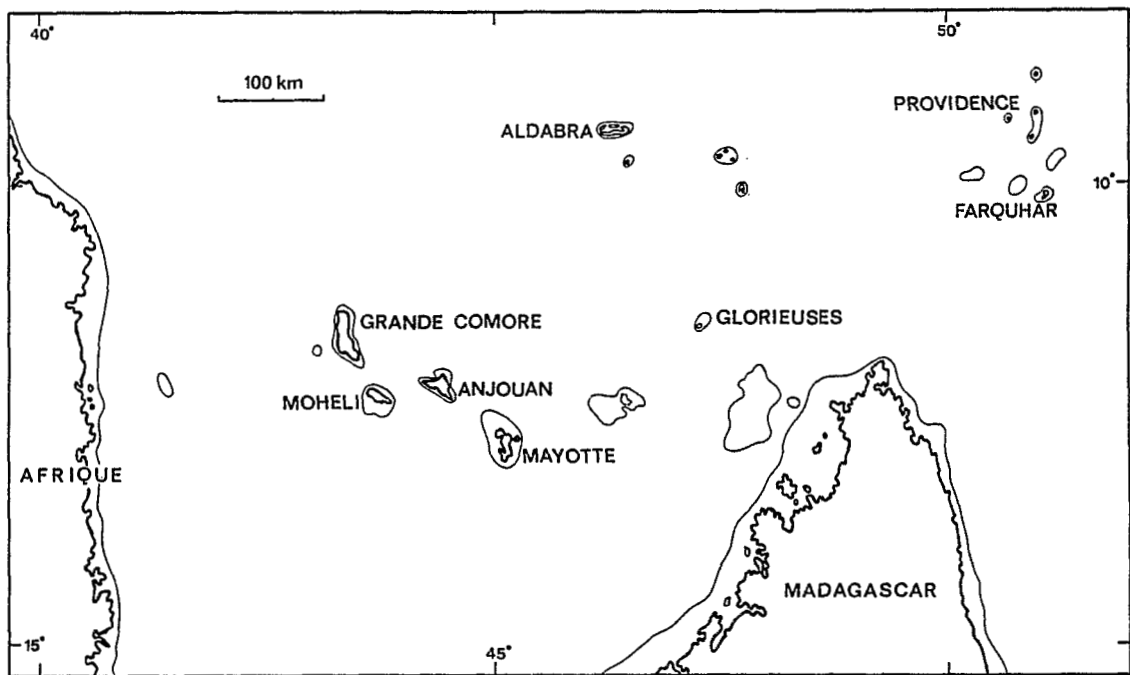


Fig. 2. Position des Comores et des îles limitrophes dans le canal de Mozambique. La profondeur de 200 m est indiquée par un trait fin.

CONCLUSIONS

COLONISATION

Si l'on prend la différence morphologique comme indice d'âge évolutif, il apparaît que les Comores ont été colonisées par trois vagues successives d'oiseaux. La première vague comporte les oiseaux qui ont atteint le niveau « espèce ». Leur origine est Africaine (peut être en partie Asiatique); les quatre espèces d'affinités Malgaches ont une morphologie peu différenciée (d'arrivée plus récente) et on peut donc les considérer

comme appartenant à la deuxième vague. Celle-ci comporte aussi les taxons du niveau « sous-espèce endémique » et est venue de Madagascar. L'impression est donc que les Comores ont été colonisés d'abord par des oiseaux Africains, puis dans une phase ultérieure par des oiseaux Malgaches. La troisième vague est hétérogène et de directions différentes. Comment expliquer la composition des deux premières vagues? Les îles sont presque équidistantes des côtes Africaines et Malgaches (300 km) (Figs. 1 et 2). Pourtant le vent souffle à présent surtout du côté Malgache dans une grande partie de l'année (ERGO, 1984) ce qui favoriserait des colonisateurs de cette direction (l'on ignore les possibilités de colonisation fortuite due aux cyclones). Mais la colonisation en provenance de Madagascar semblerait surtout possible durant certaines époques du Pléistocène ou des îles supplémentaires ont existé comme « stepping-stones » entre les Comores et Madagascar. PEAKE (1971) et BENSON (1984) mentionnent que dans la période autour d'environ il y a 18.000 années, le niveau de la mer était apparemment plusieurs dizaines de mètres en dessous du niveau actuel. ELMOUTAKI *et al.* (1992) ont analysé des échantillons de Mayotte et indiquent la position du niveau de la mer à -61m vers 10.000 BP. A ce moment, la côte du nord-ouest de Madagascar avait progressé ainsi que celle des Glorieuses et deux îles supplémentaires seraient apparues, à l'est des Comores (Fig. 2: le contour de -30 m est presque partout très proche de celui de -200 m). La distance entre les Comores et l'Afrique, par contre, serait presque la même à cette époque. Ces facteurs ont sans doute contribué à une isolation moins forte de colonisateurs venus de Madagascar vis-à-vis de ceux d'Afrique, donnant l'impression d'espèces « anciennes » venues d'Afrique et espèces « récentes » venues de Madagascar.

L'existence aux Comores de plusieurs cas de double colonisation, dans les genres *Hypsipetes* et *Nesillas* a été démontrée ailleurs (LOUETTE, 1988b). Dans ces cas, le deuxième colonisateur est venu suffisamment plus tard après le premier pour que tous les deux se soient maintenus comme espèces différentes. Un autre cas est *Leptosomus discolor*: tandis que les populations de la Grande Comore et d'Anjouan sont des endémiques, celles de Mohéli et de Mayotte ne sont pas séparables de la population Malgache. Bref, des colonisations multiples de Madagascar ont sans doute été assez fréquentes.

EVOLUTION

Grande Comore

Cette île a le plus grand nombre d'oiseux nicheurs et d'éléments endémiques. Pourtant, et un peu paradoxalement, elle est la plus jeune dans l'archipel et toujours sous activité volcanique, ce qui ne semblerait pas favorable pour acquérir un niveau élevé d'endémisme. Pourtant, elle est la plus éloignée de Madagascar (diminuant les chances de colonisations multiples) et surtout elle est la plus grande et la plus élevée avec une série diversifiée d'habitats; son sommet de 2300 m la rend aussi très visible pour des oiseaux égarés au dessus de l'océan. La Grande Comore est la plus rapprochée d'Afrique et possède 7 des espèces endémiques anciennes d'origine Africains probable (Tableau I). Les espèces endémiques de cette île ne sont pas toutes confinées à la forêt. *Zosterops mouroniensis* se trouve exclusivement dans les bruyères géantes (qui n'existent que sur cette île-ci) et *Dicrurus fuscipennis* est limité à la zone de contact forêt/végétation de

basse altitude. Toutes pourtant, ont des limites altitudinales minimales (et parfois maximales) (LOUETTE *et al.*, 1988), y compris les éléments en commun avec Mohéli, à l'exception de *Nectarinia humbloti*. (Tous les souimangas de ces îles sont devenus de nos jours des généralistes, ayant sans doute bénéficié de l'introduction par l'homme de plantes florissantes en permanence à tous les niveaux). L'avifaune de la Grande Comore est donc très sténotypique. Cette île doit être considéré comme un centre de spéciation.

Mohéli

Les éléments endémiques de Mohéli (possédant une crête centrale atteignant 700 m) sont souvent en commun au niveau spécifique avec la Grande Comore, et limités à ces deux îles. Il s'agit de généralistes, tels *Nectarinia humbloti* et *N. notata* et des espèces forestières, tels *Hypsipetes parvirostris* et *Coracina cinerea* (possédant des races endémiques sur chaque île).

Pourtant, certaines formes sont limitées à Mohéli. *Nesillas mariae* pourrait être dérivé de *N. brevicaudata* de la Grande Comore, mais les races endémiques de *N. typica* (LOUETTE *et al.*, 1988) et de *Treron australis* sont, sans doute, dérivés directement de formes Malgaches. Tous ceux sont des oiseaux forestiers: Mohéli a peut-être conservé des oiseaux déjà éteints ailleurs à cause de sa forêt quasi intacte jusqu'à une époque récente. A Mohéli existe la race nominale non-endémique de *Leptosomus discolor* (comme à Mayotte, venue récemment de Madagascar). Cet oiseau est plus eurytypique que les populations endémiques de forêt à la Grande Comore et à Anjouan. Sa présence et celle de *N. typica* démontrent qu'on ne doit pas être trop dogmatique en présumant que tous les colonisateurs auraient d'abord atteint la Grande Comore avant de venir à Mohéli. Il est vrai cependant que puisque Mohéli est cinq fois plus petite que la Grande Comore et moins élevée, ce scénario reste le plus plausible pour bien des cas. Jusqu'à un certain niveau, Mohéli est à considérer comme satellite de la Grande Comore.

Anjouan

La composition avifaunistique d'Anjouan est surprenante. J'estime qu'il n'y a pas d'espèces endémiques, car je ne suis pas l'avis de HERREMANS (1988) sur la population locale de *Turdus bewsheri*, ni celui de SAFFORD (1993) sur celle de *Otus rutilus*. Mais de toute façon, *Turdus (bewsheri) bewsheri* et *Otus (rutilus) capnodes* sont des taxons isolés à Anjouan, qui ne sont pas très proches de leurs conspécifiques aux autres îles Comores. Même parmi les sous-espèces endémiques les sténotypiques de forêt sont rares. Mais la destruction de la forêt, très importante ici, peut avoir fait disparaître des endémiques. Pourtant certaines espèces tels *Accipiter francesae*, *Coracopsis vasa*, *C. nigra* et *Leptosomus discolor* sont toujours présentes, bien que rares, démontrant leurs capacités d'adaptation. Anjouan est la deuxième île en superficie de l'archipel, avec un sommet de 1500 m, altitude insuffisante pour posséder un habitat et des oiseaux montagnards. L'avifaune d'Anjouan ressemble un peu celle d'Aldabra, puisque sur toutes les deux l'on trouve *Nectarinia souimanga* et *Dicrurus forficatus* et des populations de basse altitude de *Nesillas typica* (pour lequel une race de montagne existe à Mohéli), mais il pourrait s'agir de colonisations parallèles. En tout cas, l'île partage peu d'éléments endémiques caractéristiques avec les autres îles Comores: outre les précitées: *Coracopsis vasa* avec la Grande Comore et Mohéli et *Accipiter francesae* (LOUETTE, in prep.) C.

nigra et *L. discolor* avec la Grande Comore. Sa faune diffère assez fortement de celle de Mayotte puisque on ne trouve aucun élément endémique caractéristique en commun. En conclusion: Anjouan, l'île centrale, manque beaucoup d'éléments des Comores occidentales et possède quelques espèces uniques dans l'archipel, qu'elle partage avec Madagascar, d'où ces populations proviennent.

Mayotte

Cette île, entourée d'un lagon circulaire et atteignant une altitude maximale de 660m, est la plus proche de Madagascar. Sa faune est appauvrie puisqu'elle manque des genres typiques des Comores: *Turdus*, *Coracopsis* et *Nesillas*. Pourtant, les deux derniers sont de provenance Malgache; néanmoins les populations d'autres espèces: *Leptosomus discolor*, *Terpsiphone mutata*, *Foudia eminentissima* (?) sont plus proches de celles de Madagascar que de celles des autres îles Comores, ce qui prouve que l'influx de gènes Malgaches est important. Des éléments endémiques de Mayotte, le souïmanga *Nectarinia coquereli* n'est pas lié à la forêt, mais *Dicrurus waldenii* est plus sténotypique, se trouvant surtout en altitude et dans les mangroves. Certaines autres espèces sont présentes au niveau de la mer (comme *Otus rutilus*, *Foudia eminentissima*; et même de temps à autre *Alectroenas sganzini*). La présence de mangroves est sans doute responsable. Cette végétation est très restreinte aux trois autres îles.

Mayotte est l'île la plus ancienne de l'archipel. Au Pléistocène, ses dimensions auraient à certaines époques été plus grandes. Ainsi rien de surprenant que cette île fut un deuxième centre de spéciation, (d'importance plus restreinte que celui de la Grande Comore - Mohéli à l'Ouest). Dans la période de superficie plus grande, une faune plus importante pourrait sans doute exister et l'on ne voit actuellement à Mayotte que les restes de cette faune. Rien de surprenant qu'elle se soit adaptée aux habitats de basse altitude présents ici, à l'opposé des Comores occidentales, beaucoup plus élevées.

Les Glorieuses sont actuellement trop petites pour contenir des populations endémiques et même permanentes pour certaines de ces espèces (BENSON *et al.*, 1975).

LES COMORES COMME ORIGINE POSSIBLE D'OISEAUX ETABLIS AILLEURS

Aldabra

Une seule espèce est limitée aux quatre îles Comores et à Aldabra: *Alectroenas sganzini*. Il est logique de penser que la population d'Aldabra est venue des Comores, puisque l'archipel est beaucoup plus grand et élevé que cet atoll récent. Le genre *Alectroenas* est aussi présent à Madagascar (*A. madagascariensis*), les Seychelles (*A. pulcherrima*) et éteint à Maurice (*A. nitidissima*) et à Farquhar et Providence, (une espèce inconnue: BENSON & PENNY, 1971). Les races à Aldabra de *Streptopelia picturata* et de *Foudia eminentissima* ressemblent plus celles des Comores que celles de Madagascar. Plus spéculatif: *Nesillas aldabranus* est similaire à *N. brevicaudata* et *N. mariae* des Comores (LOUETTE *et al.*, 1988) où se situe peut-être son origine. A

Madagascar, c'est la race du sud-ouest qui leur ressemble le plus. Bien entendu, d'autres espèces à Aldabra sont sans aucun doute de provenance Malgache.

Les Seychelles granitiques

Les races de *Streptopelia picturata* et de *Coracopsis nigra* des deux archipels semblent plus proches entre elles que de celle de Madagascar (BENSON, 1984). Il n'est pas exclu que *Coracopsis nigra* des Seychelles serait introduit par l'homme. Ensuite, certaines espèces endémiques des Seychelles pourraient être dérivés des Comores: *Alectroenas pulcherrima* d'*A. sganzini* (BENSON, 1984, la population d'Aldabra est une intermédiaire géographique), *Hypsipetes crassirostris* de *H. parvirostris* (LOUETTE, 1987), *Nectarinia dussumieri* de *N. humbloti* (LOUETTE, 1992), *Zosterops semiflava* de *Z. maderaspatana* subsp. (BENSON, 1984; MOREAU, 1957) considérait *Z. semiflava* et la race de Mayotte *Z. maderaspatana mayottensis* comme des conspécifiques), *Foudia sechellarum* de *F. eminentissima* subsp. (BENSON, 1984).

La direction de colonisation est probablement des Comores vers les Seychelles. Bien que ce dernier archipel a formé une grande île pendant les glaciations et aurait été capable d'accueillir une faune importante, la morphologie de ses oiseaux suggère qu'ils sont un pas « plus évolué » que leurs pendants des Comores. *A. pulcherrima* a développé une caroncule rouge et montre plus de rouge qu'*A. sganzini*, qui lui, est déjà de coloration plus rouge que l'espèce parentale de Madagascar *A. madagascariensis*. Certaines autres parties du plumage montrent cette tendance (BENSON & PENNY, 1974). *Hypsipetes crassirostris* est plus grand que *H. parvirostris*, probablement un caractère évolutionnaire secondaire (LOUETTE, 1987). *Nectarinia dussumieri* et *Foudia sechellarum* sont plus sombres que leurs parents aux Comores de couleur riche, une autre caractéristique de « l'insularisation » (pourtant les souimangas sur les îles peuvent avoir un plumage très coloré tel *N. newtonii* de São Tomé, ou par contre, très sombre tel *N. balfouri* de Socotra).

Pemba

Otus pembaensis et *Zosterops vaughani*, les deux espèces endémiques de cette île, ont une origine douteuse (PAKENHAM, 1979). SNOW (1978) supposait une origine Malgache pour l'hibou, mais les Comores sont une source plausible pour les deux espèces. De toutes les îles mentionnées ici, la Grande Comore est la plus rapprochée de Pemba, à 750 km.

CONSIDERATIONS GENERALES

Les exemples mentionnés concernent probablement des cas de colonisations inter-îles. Ceci est surtout remarquable pour la connexion Comores-Seychelles. La distance séparant les deux archipels est à peu près équivalente à celle Madagascar-Seychelles et Madagascar est beaucoup plus grande que les Comores. Faut-il conclure que les oiseaux insulaires seraient plus aptes à coloniser d'autres îles? Mais la colonisation inter-îles n'est pas la règle générale. Certains taxons trouvent leur origine à Madagascar d'où sont

parties des colonisations parallèles vers les Mascareignes et les Comores; certains voudront ajouter même les Seychelles. Des exemples sont *Terpsiphone* (BENSON, 1971) et *Zosterops* (LOUETTE, 1988b). Dans d'autres genres des colonisateurs sont venus de régions différentes, produisant une image insolite. LOUETTE *et al.* (1988) ont démontré ceci pour *Nesillas* aux Comores. Pour la région en général, *Nectarinia* est un bon exemple. Les Comores occidentales et les Seychelles auraient une lignée en commun (*humbloti* et *dussumieri*), Mayotte en possède une deuxième (*coquereli*), les deux lignées étant d'origine inconnue. D'autres lignées sont venues plus tard (de Madagascar): *notata* aux Comores occidentales, et *souimanga* à Aldabra et les atolls limitrophes et à Anjouan. Les Mascareignes n'ont pas de *Nectarinia*, mais un *Zosterops* y a évolué vers la morphologie de ce genre ! *Dicrurus* possède des lignées différentes à la Grande Comore, à Mayotte, à Aldabra, à Madagascar (et Anjouan) et *Otus* en possède à la Grande Comore, à Pemba, aux Seychelles, à Anjouan, à Madagascar (et Mayotte). Ceci indique des colonisations de sources diverses, et l'on doit être prudent à formuler trop rapidement des règles générales quant à la colonisation des îles de l'Océan Indien occidental par les oiseaux.

REMERCIEMENTS

Cette étude est un des résultats de conventions entre le Musée Royal de l'Afrique Centrale, Belgique et respectivement la Direction de l'Agriculture et de la Forêt, Mayotte et le Centre National de Documentation et de la Recherche Scientifique, République Fédérale Islamique des Comores. Mes collaborateurs aux expéditions ornithologiques aux Comores: Marc Herremans, Jan Stevens et Werner Plompen ont contribué aux résultats et à la discussion. Alain Reygel a dessiné les figures et Danny Meirte et Sylvia Vanderheyden m'ont aidé pour la mise en page.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BENSON, C.W., 1960a. The birds of the Comoro Islands: results of the British Ornithologists' Union Centenary Expedition 1958. *Ibis*, 103b: 5-106.
- BENSON, C.W., 1960b. Les origines de l'avifaune de l'archipel des Comores. *Mém.Inst.Sc.Mad.Sér. A*, 14: 173-204.
- BENSON, C.W., 1967. The birds of Aldabra and their status. *Atoll Res.Bull.*, 118: 63-111.
- BENSON, C.W., 1971. Notes on *Terpsiphone* and *Coracina* spp. in the Malagasy region. *Bull.Br.Orn.Cl.*, 91: 56-64.
- BENSON, C.W., 1984. Origins of Seychelles land birds. In: Stoddart, D.R. (ed.) *Biogeography and ecology of the Seychelles islands*. pp. 469-486. Junk, The Hague.
- BENSON, C.W., H.H. BEAMISH, C. JOUANIN, J. SALVAN & G.E. WATSON, 1975. The birds of the Iles Glorieuses. *Atoll Res.Bull.*, 176: 1-34.
- BENSON, C.W. & M.J. PENNY, 1971. The land birds of Aldabra. *Phil.Trans.Roy.Soc.Lond., B.*, 260: 417-527.

- ELMOUTAKI, S., A.M. LEZINE & B.A. THOMASSIN, 1992. Mayotte (Canal de Mozambique). Evolution de la végétation et du climat au cours de la dernière transition glaciaire-interglaciaire et de l'holocène. C.R. Acad. Sci., Paris, 314 Série III: 237-244.
- EMERICK, C.M. & R.A. DUNCAN, 1982. Age progressive volcanism in the Comores archipelago, western Indian Ocean and implications for Somali plate tectonics. *Earth and Planetary Science Letters*, 60: 415-428.
- ERGO, A.B., 1984. Caractéristiques climatiques des îles Comores. *Africa-Tervuren*, 30: 20-30.
- GAYMER, R., R.A.A. BLACKMAN, P.G. DAWSON, M. PENNY & C.M. PENNY, 1969. The endemic birds of Seychelles. *Ibis*, 111: 157-176.
- GREIG-SMITH, P.W., 1980. Foraging, seasonality and nesting of Seychelles sunbirds *Nectarinia dussumieri*. *Ibis*, 122: 307-320.
- HALL, B.P. & R.E. MOREAU, 1970. An atlas of speciation in African passerine birds. British Museum (Nat.Hist.), London, 423p.
- HERREMANS, M., 1988. Inter-island variation in bird vocalisations on the Comoros. Proc. VI Pan-Afr. Orn. Congr. (Francistown): 281-295.
- HERREMANS, M., M. LOUETTE & J. STEVENS, 1991. Conservation status and vocal and morphological description of the Grand Comoro Scops Owl *Otus pauliani* Benson 1960. *Bird Conservation International*, 1: 123-133.
- KEITH, S., 1980. Origins of the avifauna of the Malagasy Region. Proc. IV Pan Afr. Orn. Congr. (Mahé, Seychelles): 99-108.
- KEITH, S. & E. URBAN, 1992. A summary of present knowledge of the status of thrushes in the *Turdus olivaceus* species complex. Proc. VII Pan-Afr. Orn. Congr. (Nairobi): 249-260.
- LOUETTE, M., 1987. Size increase as a result of successive bird colonisation: a hypothesis. *Revue Zool. Afr.*, 101: 257-264.
- LOUETTE, M., 1988a. Les oiseaux des Comores. *Ann. Mus. R. Afr. Centr. (Zool.)*, 255: 1-192.
- LOUETTE, M., 1988b. Double invasions of birds on the Comoro Islands. Proc. VI Pan-Afr. Orn. Congr. (Francistown): 65-75.
- LOUETTE, M., 1992. The origin and evolution of Comoro land birds. Proc. VII Pan-Afr. Orn. Congr. (Nairobi): 207-215.
- LOUETTE, M. & M. HERREMANS, 1985. Taxonomy and evolution in the bulbuls (*Hypsipetes*) on the Comoro Islands. Proc. Int. Symp. Afric. Vert. Bonn: 407-423.
- LOUETTE, M., M. HERREMANS, L. BIJNENS & L. JANSSENS, 1988. Taxonomy and evolution in the brush warblers *Nesillas* on the Comoro Islands. *Tauraco*, 1: 110-129.
- LOUETTE, M., J. STEVENS, L. BIJNENS & L. JANSSENS, 1988. A survey of the endemic avifauna of the Comoro Islands. International Council for Bird Preservation Study Report No 25. International Council for Bird Preservation, Cambridge, 43p + 35figs.
- MARSHALL, J.T., 1978. Systematics of smaller Asian night birds based on voice. *Orn. Monogr.*, 25: 1-58.
- MEES, G.F., 1969. A systematic review of the Indo-Australian Zosteropidae (Part III). *Zool. Verh. (Leiden)*, 102: 1-390.

- MOREAU, R.E., 1957. Variation in the western Zosteropidae (Aves). *Bull.Brit.Mus.(Nat.Hist.) Zool.*, 4: 309-433.
- MOURER, C. s.d. Les oiseaux. *In*: C. Allibert, A. Argant & J. Argant. Le site de Dembeni. pp. 135-136.
- NOUGIER, J., J.M. CANTAGREL & J.P. LARCHE, 1986. The Comoros archipelago in the western Indian Ocean; volcanology, geochronology and geodynamic setting. *J. Afric. Earth Sci.*, 5: 135-145.
- PAKENHAM, R.H.W., 1979. The birds of Zanzibar and Pemba. B.O.U. Check-List No 2. British Ornithologists' Union, London, 134p.
- PEAKE, J.F., 1971. The evolution of terrestrial faunas in the western Indian Ocean. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B.*, 260: 581-610.
- SAFFORD, R.J., 1993. Rediscovery, taxonomy and conservation of the Anjouan Scops Owl *Otus capnodes* (Gurney 1889). *Bird Conservation International*, 3: 57-74.
- SNOW, D.W., 1978. An atlas of speciation in African non-passerine birds. London: British Museum (Nat.Hist.), London, 390p.
- VAURIE, C., 1949. A revision of the bird family Dicruridae. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 93: 199-342.
- VAURIE, C., 1953. A generic revision of the flycatchers of the tribe Muscicapini. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 100: 453-538.
- WHITE, C.M.N., 1951. Systematic notes on African birds. *Ibis*, 93: 460-465.
- WHITE, C.M.N. & M.D. BRUCE, 1986. The Birds of Wallacea. B.O.U. Checklist No 7. British Ornithologists' Union, London, 534p.
- WRIGHT, H.T., 1984. Seafarers of the Comoro Islands: the Dembeni Phase of the IXth-Xth Centuries AD. *Azania*, 19: 13-59.

Tableau I. Liste des oiseaux endémiques des Comores et leur répartition sur les îles. (G=Grande Comore; L=Mohéli; U=Anjouan; O=Mayotte).

¹Sous-espèces différentes

²Herremans (1988) considère la population d'Anjouan comme espèce séparée.

Espèces anciennes		Espèces récentes	
<i>Columba polleni</i>	GLUO	<i>Alectroenas sganzeni</i>	GLUO (Aldabra ¹)
<i>Otus pauliani</i>	G	<i>Hypsipetes parvirostris</i>	GL ¹
<i>Turdus bewsheri</i>	GLU ^{1,2}	<i>Nesillas brevicaudata</i>	G
<i>Humblotia flavirostris</i>	G	<i>Nesillas mariae</i>	L
<i>Nectarinia coquereli</i>	O		
<i>Nectarinia humbloti</i>	GL ¹		
<i>Zosterops mouroniensis</i>	G		
<i>Dicrurus fuscipennis</i>	G		
<i>Dicrurus waldenii</i>	O		

Tableau II. Espèces à sous-espèces endémiques aux Comores et leur répartition sur les îles (abréviations: voir Tableau 1).

¹Sous-espèces différentes

²Safford (1993) considère la population d'Anjouan comme espèce.

³Les populations de Mohéli et de Mayotte appartiennent à la sous-espèce nominale de Madagascar.

<i>Butorides striatus</i>	GLUO	<i>Leptosomus discolor</i>	GU ^{1,3}
<i>Accipiter francesae</i>	GUO ¹	<i>Coracina cinerea</i>	GL ¹
<i>Streptopelia picturata</i>	GLUO	<i>Cyanolanius madagascarinus</i>	GL ¹
<i>Treron australis</i>	L	<i>Saxicola torquata</i>	G
<i>Coracopsis vasa</i>	GLU	<i>Nesillas typica</i>	LU ¹
<i>Coracopsis nigra</i>	GU	<i>Terpsiphone mutata</i>	GLUO ¹
<i>Otus rutilus</i>	UO ^{1,2}	<i>Nectarinia souimanga</i>	U
<i>Zoonavena grandidieri</i>	G	<i>Nectarinia notata</i>	GL ¹
<i>Cypsiurus parvus</i>	GLUO	<i>Zosterops maderaspatana</i>	GLUO ¹
<i>Apus barbatus</i>	GLUO	<i>Foudia eminentissima</i>	GLUO ¹
<i>Corythornis vintsioides</i>	GLUO	<i>Dicrurus forficatus</i>	U

Tableau III. Taxons non-endémiques des Comores.

¹Populations de Mohéli et Mayotte.

²Actuellement éteint comme nicheur.

Sous-espèce Africaine	Sous-espèce Malgache	Inséparable des populations Africaines et Malgaches
<i>Ardea cinerea</i>	<i>Circus maillardi</i>	<i>Tachybaptus ruficollis</i>
<i>Streptopelia capicola</i>	<i>Gallinula chloropus</i>	<i>Bubulcus ibis</i>
<i>Turtur tympanistria</i>	<i>Tyto alba</i>	<i>Egretta alba</i>
<i>Lonchura cucullata</i>	<i>Leptosomus discolor</i> ¹	<i>Milvus migrans</i> ²
	<i>Hypsipetes madagascariensis</i>	<i>Coturnix coturnix</i>
		<i>Falco peregrinus</i>
		<i>Merops superciliosus</i>
		<i>Corvus albus</i>