

endozoïques. Avec le temps, ces remaniements biotiques s'amplifieront; la végétation ainsi que la faune sténotopes émigreront, ne se maintenant qu'en certains endroits, où les nouvelles conditions climatiques se trouvent sensiblement amorcies, soit par la configuration du terrain, soit par le mécanisme de l'autosélection permettant à des écotypes de s'y accommoder progressivement. Les incursions fréquentes d'animaux étrangers dans une biocénose instable occasionnent invariablement des destructions. Elles sont inévitables et indispensables pour précipiter la marche de la transformation naturelle.

Il s'ensuit que chaque paysage où le bioclimax climatique n'est pas encore parvenu au terme de son évolution peut présenter localement soit des refuges, soit des reliques dont les relations génétiques avec la flore et la faune des bioclimax antérieurs sont évidentes.

Dans une région soumise à un climat assez instable et où, par conséquent, aucun bioclimax n'a le temps d'imposer son empreinte, le paysage affecte l'aspect d'une mosaïque de biocénoses, dont chacune peut correspondre à un stade dans l'histoire de l'évolution du climat local. C'est notamment le cas au Parc National de l'Upemba, où, par suite des différences altitudinales assez prononcées, plusieurs formations végétales à physionomie propre et caractérisées par une faune sténotope répondent vraisemblablement à autant de reliques bioclimatiques des périodes géographiques écoulées. On pourrait vérifier cette hypothèse de travail en analysant la composition floristique, mais on pourrait également le faire en s'adressant à n'importe quel groupe faunistique. C'est l'objet du chapitre suivant de montrer que la dispersion des oiseaux peut utilement servir de base à retracer l'histoire des grandes successions biocénotiques au Parc National de l'Upemba. Cette Réserve Intégrale, créée en 1939, n'a probablement jamais subi de remaniements anthropiques considérables; le petit nombre de formations botaniques secondaires et la présence d'un nombre fort limité d'espèces de vertébrés supérieurs adaptés à l'homme le prouvent à suffisance.

ESSAI SUR L'ORIGINE ET L'HISTOIRE DE L'AVIFAUNE DU PARC NATIONAL DE L'UPEMBA

Des études minutieuses permettent d'affirmer que chaque espèce d'oiseau se distingue d'une autre par ses exigences écologiques particulières, et que les sujets sédentaires, ayant lié leur existence à des formations botaniques bien définies, peuvent être considérés comme des indicateurs précieux dans les études biogéographiques comparatives. Ayant contribué d'une manière effective au développement des biomes et des bioclimax, les oiseaux sédentaires permettent de dépister la présence d'associations bio-

cénotique
ne co
disper
L'a
appari
affecté
à reel
recont
paléon

Les
ment
Penda
dû na
du Se
extrém
termin
au mil
produi
indépe
ments
buées
est cer
perturb
ont lin
sière ve
le régio
ments
océans
diquen
rique,
locaux
Par sui
de l'alt
bles, e
période
sion de
avec la
Nord,
Centre
lacs eq
l'air co
la limé

cénologiques à évolution finale dans n'importe quel paysage, même si celles-ci ne couvrent que de faibles étendues de terrain et présentent une aire de dispersion discontinue.

L'avifaune du Parc National de l'Upemba est complexe, mais il est apparu que l'aire de dispersion de la plupart de ses espèces sédentaires affecte un aspect zonal ou de mosaïque. Cette particularité nous a amené à rechercher l'origine et à tracer l'évolution de chacun des biotopes reconnus, à la lumière des données fournies par la paléoclimatologie, la paléontologie et la géologie.

PALEOCLIMATOLOGIE

Les conditions climatiques équatoriales et tropicales qui existent actuellement dans le bassin du Congo s'y sont installées vers la fin du Tertiaire. Pendant ce même cycle géographique, la bande climatique équatoriale a dû migrer de la position assez septentrionale qu'elle avait atteinte à la fin du Secondaire, vers la zone qu'elle occupe actuellement. Cette migration extrêmement lente (en moyenne environ 9 cm par an : ZEUNER, 1950) était terminée vers la fin du Tertiaire. C'est durant la période qui va du Miocène au milieu du Quaternaire que des mouvements tectoniques importants se produisirent, notamment la formation des grabens africains, qui n'est pas indépendante du cycle d'orogénèse alpin, durant lequel de grands plissements se sont manifestés avec violence le long d'énormes bandes distribuées sur toute la surface du Globe (ROBERT, 1951; SHACKLETON, 1951). Il est certain que ces jeunes chaînes de montagnes élevées ont causé des perturbations très sérieuses dans la circulation de l'atmosphère, qu'elles ont limité l'influence des alizés chauds d'origine océanique et qu'une poussière volcanique abondante a contribué, dans une large mesure, à influencer le régime pluvial de nombreuses régions du Globe. L'ensemble des changements a eu, corrélativement, des répercussions sur la température des océans et sur l'orientation des courants maritimes, dont l'effet a été périodiquement nuancé par des oscillations dans la position de l'équateur calorifique, dans l'activité solaire et volcanique, ainsi que par des mouvements locaux de l'écorce terrestre sous la pression d'énormes couches de glace. Par suite de ces interférences tectoniques et climatologiques, la température de l'atmosphère, au cours du Quaternaire, a subi des variations très sensibles, ce qui, dans l'hémisphère Nord, a donné lieu à une succession de périodes glaciaires et interglaciaires et, en Afrique tropicale, à une succession de périodes pluviales et interpluviales (BROOKS, 1949). Corrélativement avec la glaciation des massifs de montagnes en Europe et en Amérique du Nord, la cape de neiges persistantes et les glaciers des hauts sommets du Centre africain avaient pris une extension considérable, tandis que les lacs equilibraient le miroir de leurs eaux à des niveaux bien plus élevés. Par contre, pendant les périodes interpluviales, on y notait un retrait de la limite des neiges et des glaciers et un abaissement considérable du niveau

des eaux accumulées dans les lacs, parfois même jusqu'à l'évaporation complète (WAYLAND, 1934; NILSSON, 1931 et 1950).

Il est notoire que les précipitations atmosphériques abaissent la température et que, corrélativement, une augmentation des pluies entraîne non seulement une saturation rapide de l'air, mais aussi une diminution notable de l'évaporation. Il s'ensuit que dans le Centre africain, par exemple, le régime des pluies n'a pas dû changer beaucoup pour affecter sérieusement les températures extrêmes et moyennes et pour entraîner des fluctuations très importantes dans le débit des fleuves et le niveau des lacs, comme l'a montré MOREAU (1933) en se basant sur la survivance de certaines formations botaniques de montagne de l'Est africain.

En se référant aux observations de SANDFORD, relatives à l'assèchement de la vallée du Nil supérieur, BROOKS (1949) estime que la glaciation d'une grande partie de l'hémisphère Nord a déterminé le déplacement des zones climatiques équatoriales et tropicales vers le Sud, et que l'augmentation des précipitations était par conséquent beaucoup plus importante au Sud qu'au Nord de l'équateur. Mais, comme le fait remarquer le même auteur, l'abaissement de la température est principalement enregistré dans la zone des glaciations ou des précipitations maxima, ainsi que dans les régions périphériques soumises aux inondations périodiques et aux alizés, de sorte qu'ailleurs le climat régional n'est pas affecté de manière brutale, bien qu'on puisse admettre qu'il y soit sensiblement plus orageux. Ce fut notamment le cas pour l'Afrique australe, vers le Nord au moins jusqu'en Rhodésie, où des traces de glaciations quaternaires n'ont pas été relevées, mais où, par contre, des phases pluviales (humides) et interpluviales (arides) ont été reconnues (VAN RIET LOWE, 1938; COOKE et CLARK, 1939). La fin de la migration de la bande climatique équatoriale vers le Sud marquait donc, pour l'Afrique australe, le début d'une ère géographique caractérisée par un climat qui, d'après les apparences géologiques, a oscillé périodiquement entre le chaud aride et le froid humide (cfr. CLARK, BREUIL, van RIET LOWE et du TOIT, dans ZEUNER, pp. 259-261, 1950).

Malgré les grandes perturbations climatiques, l'ancienne flore d'Afrique australe, quelle que soit son origine, a pu se maintenir et atteindre un haut degré de spécialisation. C'est notamment l'avis de nombreux phytogéographes, dont les investigations et les considérations ont été mises en relief par LEBRUN (1947) dans son étude sur l'origine de la flore de la plaine des Rwindi-Rutshuru et où l'auteur s'exprime en ces termes : « La flore afro-australe a subi, au cours de l'histoire climatologique du Continent africain, des alternatives diverses d'expansion et de contraction. Elle a dû s'étendre, à certains moments, assez loin vers le Nord, à la faveur de phases climatiques favorables. Le changement radical du climat à la fin du Tertiaire a ouvert à cette flore de grandes possibilités d'émigration, qu'elle a mises à profit pour occuper les régions abandonnées par le retrait des types de végétation sylvestre à caractère ombrophile ». On se

perd
flore
autres
théor
« tort
ranée
vraise
florist
plexes
après
d'aille
faune
étrangi
steppic
des ter

Au c
par l'E
Nord-Es
aux con
forme v
était lin
lions s
climatiq
question
qu'une p
mainteni
et du Se
tale, pou
refuges
côté, le
et, de l'a

L'acce
admettre
s'étendar
intermédi
d'un clim
de la pu
les massi
d'autres
matels é

perd encore en conjectures quant à savoir jusqu'à quelle distance cette flore à caractère xérophile a pu s'éloigner de son centre, mais certains auteurs, cités par LEBRUN (1947), attachent une réelle importance à la théorie suivant laquelle certains groupements végétaux auraient pénétré « non seulement en Afrique tropicale, mais encore dans la région méditerranéenne et même dans la région euro-sibérienne ». Mais alors il est vraisemblable qu'au cours de ces mêmes époques d'expansion, des échanges floristiques aient pu se reproduire dans le sens opposé, puisque des complexes végétaux, originaires de l'Asie, ont atteint l'Afrique méridionale après avoir traversé tout le continent (LEBRUN, 1947; PHILLIPS, 1951). C'est d'ailleurs la base de la théorie de LÖNNBERG (1929), qui proclame que la faune steppique africaine serait demeurée fort pauvre, sans un apport étranger important originaire des régions à caractère très anciennement steppique et où les prédécesseurs des migrants s'étaient adaptés depuis des temps immémoriaux à ce genre d'habitat.

L'ORIGINE DE LA FAUNE AFRICAINE

Au début du Tertiaire, lorsque la bande climatique équatoriale passait par l'Europe méridionale (KÖPPEN & WEGENER, 1926), il existait dans le Nord-Est africain une zone aride habitée par une faune spéciale adaptée aux conditions désertiques, et parmi laquelle figurait, entre autres, une forme voisine de l'Autruche (LOWE, 1928). Vraisemblablement cette zone était limitée tout autour par des biocénoses xérophiles, dont les ramifications s'étendaient jusqu'en Afrique occidentale. La migration de la bande climatique équatoriale détermina le déplacement des biocénoses dont il est question et qui, progressivement, furent refoulées vers le Sud. Tandis qu'une partie des effectifs faunistique et floristique a pu s'installer et se maintenir sur les hauts plateaux actuels du Nord-Est africain, du Sahara et du Soudan, une autre partie a graduellement colonisé l'Afrique orientale, pour atteindre finalement l'Afrique méridionale. Il se conçoit que les refuges les plus importants pour les biocénoses xérophiles étaient, d'un côté, le massif du Nord-Est africain (cfr. FRIEDMANN, 1937; TOSCHI, 1947) et, de l'autre, l'Afrique méridionale.

L'accord des géologues, climatologues et biogéographes est unanime pour admettre l'existence, durant l'Oligocène, d'une flore forestière commune s'étendant de l'Indo-Malaisie à l'Afrique septentrionale, à travers les régions intermédiaires de l'Arabie et de l'Égypte. Cette formation jouissait alors d'un climat chaud et humide. Sa dispersion se limitait aux basses altitudes de la partie septentrionale du Continent noir, tandis que vers le Sud et sur les massifs de montagnes (donc à des altitudes plus élevées) se succédaient d'autres formations botaniques climatiques et édaphiques qui ont fourni maints éléments génétiques pour la constitution des formations actuelles.

telles les biocénoses subalpines et les forêts ombrophiles de montagne, ainsi que les diverses forêts claires à essences tropophiles et les groupements steppiques, herbeux et subligneux.

L'existence et l'ancienneté de la formation forestière tropicale, à bioclimax réel et commun à l'Indo-Malaisie et à l'Afrique septentrionale, peuvent se défendre par des arguments d'ordres paléogéographique, paléontologique et génétique (cfr. KÖPPEN & WEGENER, 1926; FRIEDMANN, 1937; LEBRUN, 1947; ZEUNER, 1950). Elle constituait par conséquent une barrière infranchissable aux échanges intercontinentaux d'éléments biocénétiques, propres aux régions désertiques, semi-arides et steppiques.

Il s'ensuit que la faune et la flore xérophiles africaines se sont trouvées isolées en Afrique australe, ainsi que sur les hauts plateaux du Soudan, de l'Abyssinie et de l'Afrique orientale pendant une grande partie du Tertiaire (soit environ 26 millions d'années, à partir du Miocène : HOLMES, 1947), ce qui leur a permis de réaliser des spécialisations très poussées, ainsi que des bioclimax réels. Leurs affinités génétiques avec les éléments d'autres continents remontent donc à des époques chronologiquement antérieures à l'Oligocène.

LE CLIMAT AU PLEISTOCÈNE

Un deuxième point dans la théorie de LÖNNBERG se rapporte à la steppification graduelle d'étendues énormes du continent africain, ce qui aurait permis aux biocénoses xérophiles eurasiatiques d'étendre leurs aires de dispersion à travers l'Afrique. En effet, ne voit-on pas, en Afrique orientale, brusquement apparaître dans des dépôts fossilifères, datés du Quaternaire, des types de mammifères d'emblée spécialisés et parfaitement adaptés à vivre dans les savanes boisées, arbustive et herbeuse, alors qu'au Miocène la faune de la région du Victoria-Nyanza en était encore en grande partie dépourvue (ANDREWS, 1914) ?

Ces prédécesseurs de la faune steppique actuelle (zèbre, buffle de savane, rhinocéros, antilopes, lion, guépard, hyène, lycan, girafe, lièvre, ratel, vautours, autruche, marabout, outardes, grues, agames, varan, etc.), avec tout un cortège floristique, ne peuvent être venus, d'après LÖNNBERG, que de l'Eurasie, où, au cours du Miocène (cfr. KÖPPEN & WEGENER, 1926), une steppe continue s'était formée depuis l'Asie jusqu'en Espagne et au Maroc, en passant par la région aralo-caspienne, l'Europe centrale et l'Égypte. Il se conçoit que cette période sèche, à laquelle LÖNNBERG fait allusion, a dû être de très longue durée, pour avoir permis aux différents bioclimax xérophiles d'origine paléarctique de s'installer sur une grande partie de l'Afrique orientale et même méridionale. LÖNNBERG la situe dans le Pliocène, mais de récentes investigations ont montré qu'il y aurait lieu de dater les fossiles des Kaiso-Bone Beds du Quaternaire (LEAKEY, 1931; WAYLAND, 1930 et 1934; NILLSON, 1940).

C'est au cours du Miocène et du Pliocène que la bande climatique équatoriale continue sa migration vers le Sud et que la grande formation

forêt
tuan
été r
LEBR
ment
nient
(1934,
landis
Tangan
On
phases
cussion
WAYLAN
pléiade
biogéogr
phases s
1° La
d'import
l'Afrique
rieure à
les plain
glaciers s
un abais
ont large
pendant
beaucoup
stations, is
effectifs
Suivant
aurait duré
± 500.000).
D'après
pond, pour
tiques, don
semi-aride,
2° Le
pluvial,
d'après Sc
60.000 ans,
de la phas
biosphère U
du Centre
relativement

forestière tropicale pénètre plus avant dans le Centre africain en se substituant progressivement aux formations bioclimatiques autochtones qui ont été refoulées sur les contreforts des hautes montagnes (MOREAU, 1933; LEBRUN, 1947) ainsi qu'en direction de l'Afrique méridionale. C'est également pendant cette même période que des mouvements tectoniques continuent à modifier le modelé du relief continental et que, d'après WAYLAND (1934), la grande dépression du graben oriental commencerait à se dessiner tandis que d'importants effondrements auraient lieu dans la région du lac Tanganika (LANGDON BROOKS, 1950).

On sait que le Quaternaire a comporté, dans l'hémisphère Nord, quatre phases glaciaires qui, de l'avis de tous les climatologues, ont eu des répercussions en Afrique. Aussi voit-on les synchronisations proposées par WAYLAND (1934) adoptées — avec toutes les réserves d'usage — par une pléiade de chercheurs qui s'intéressent à l'histoire géophysique et paléontologique de l'Afrique centrale (cfr. ZEUNER, 1950). Elles se rapportent aux phases suivantes :

1° La Günzienne. — Le premier pluvial est précédé par d'importants mouvements tectoniques qui tendent à créer le relief actuel de l'Afrique orientale et centrale. Il est caractérisé par une pluviosité supérieure à celle qu'on observe actuellement, par le débordement des lacs dans les plaines environnantes, par une extension des capes de neiges et des glaciers sur les montagnes de l'Afrique centrale et orientale, ainsi que par un abaissement de la température moyenne. Il se conçoit que ces conditions ont largement avantagé les formations bioclimatiques de montagne qui, pendant cette phase climatique, ont pu couvrir des étendues de terrain beaucoup plus importantes qu'actuellement, et qu'un certain nombre de stations, isolées depuis le milieu du Pliocène, ont pu ainsi rajeunir leurs effectifs (cfr. MOREAU, 1933; HAUMANN, 1933; SCAËTTA, 1937; LEBRUN, 1947).

Suivant SCHWARZBACH (1948) et ZEUNER (1950), la glaciation gūnzienne aurait duré de 60.000 à 70.000 ans (temps absolu, depuis 600.000-590.000 à ± 500.000).

D'après J.D. CLARK (cfr. ZEUNER, 1950), ce pluvial centro-africain correspond, pour la vallée du Haut Zambèze/Rhodésie, à quatre phases climatiques, dont la première, très humide, est suivie successivement par une semi-aride, une très aride et une humide.

2° Le Premier Interglaciaire. — Le premier interpluvial, caractérisé par un fléchissement relatif de la pluviosité, s'étend, d'après SCHWARZBACH (1948) et ZEUNER (1950), sur une période de 60.000 ans. La température moyenne s'élève quelque peu par rapport à celle de la phase gūnzienne, mais de façon générale les répercussions sur la biosphère tropicale n'ont guère eu de conséquences importantes. Le climat du Centre africain au cours du premier interpluvial est donc humide et relativement frais. En Rhodésie, par contre, il était très aride (J.D. CLARK).

3° La Mindélienne. — Le deuxième pluvial est plus important que le précédent; la pluviosité a encore augmenté et, d'après les estimations de MOREAU (1933), la température moyenne de l'Afrique centrale était de 4° à 5° C plus basse que de nos jours. Les formations bioclimaciques de montagne ont pris une extension encore plus considérable, tandis que les biocénoses aquatiques des basses altitudes sont entrées dans une ère de prospérité exceptionnelle. Selon SCHWARZBACH (1948) et ZEUNER (1950), cette période glaciaire aurait duré dans l'hémisphère Nord environ 60.000 ans. Du point de vue relief elle a été en outre marquée en Afrique par d'importants mouvements tectoniques.

D'après J.D. CLARK, le deuxième pluvial centro-africain correspond, pour les vallées du Haut Zambèze et de ses tributaires, à cinq phases climatiques, dont la première, semi-aride, est suivie successivement par une très humide, une semi-aride, une humide et enfin une aride.

4° Le Deuxième Interglaciaire. — Le deuxième interpluvial est non seulement caractérisé par une durée très longue, mais aussi par son climat particulier. D'après ZEUNER (1950), cet interglaciaire s'est étendu, dans l'hémisphère Nord, sur une période de 190.000 ans. Dès la fin de la phase mindélienne, le climat marque une tendance générale vers une sécheresse toujours plus accrue, pour arriver à un stade d'aridité tel que la biosphère de l'Afrique centro-orientale en a été profondément remaniée. Aussi, d'après J.D. CLARK, un climat désertique a-t-il régné dans la vallée du Haut Zambèze au cours de ce long interpluvial centro-africain. La cape des neiges persistantes des hautes montagnes de l'Afrique centrale s'est retirée, les glaciers ont reculé, les lacs, formés au cours du pluvial précédent, ont équilibré le niveau de leurs eaux à des étages beaucoup plus bas et certains même s'en sont trouvés complètement asséchés; les formations biocénologiques hygrophiles se sont cantonnées sous forme de groupement relictuels sur les versants des hautes montagnes. Concurrentement avec la diminution de la pluviosité et l'abaissement de la nappe phréatique, la température moyenne s'est élevée, engendrant un climat à la fois chaud et aride. Celui-ci a favorisé l'extension des biocénoses à dominance de graminées xérophiles, dont la progression a été largement facilitée par la réduction des galeries forestières et des espaces occupés par d'autres formations botaniques hygrophiles, mais aussi par la plus grande fréquence des feux de brousse naturels.

Bien que des mouvements tectoniques se produisent encore au cours de cette période, les géologues estiment que durant le deuxième interpluvial, le relief de l'Afrique centro-orientale se rapproche sensiblement de celui de la période contemporaine, c'est-à-dire qu'il y a lieu de compter dès à présent avec l'existence des grabens africains qui, comme on sait, s'étendent de la Palestine au Mozambique. Ces accidents tectoniques grandioses s'allongent sur soixante degrés de latitude et ils appartiennent à deux groupes principaux: le graben de l'Afrique orientale et celui de l'Afrique centrale.

D'après ROBERT (1950), « le grand graben Est-africain est bien caractérisé dans l'Afrique orientale, où il passe dans la région du lac Manyara, du volcan Kilimanjaro et du lac Natron; il se prolonge vers le Nord, où il traverse la zone du lac Naivasha, du Kenya et, plus loin, du lac Rodolphe; il suit ensuite le plateau éruptif de l'Abyssinie et vient s'étendre dans le triangle des Danakils; la mer Rouge forme son prolongement septentrional; il se dessine encore plus loin vers le Nord en passant par le golfe d'Akabah, la mer Morte, la vallée du Jourdain, la plaine de Baalbeck et arrive enfin, plus au Nord, jusqu'au contact des premiers plis tertiaires de l'Asie Mineure, les plis de la chaîne du Taurus. Le graben de l'Afrique centrale s'allonge dans la région du Tanganika, des lacs Kivu, Édouard et Albert; une branche, prolongeant ce graben, passe par le lac Rukwa, le Nyassa et vient se terminer par l'escarpement qui limite le Mozambique, au Sud de Sofala. La ligne des grabens est interrompue par des zones déprimées où l'on n'observe pas les fractures caractéristiques des grabens ». Tandis que le graben central comprend des lacs de grande superficie et généralement profonds, le « Rift Valley » oriental, par contre, se caractérise par une série de petits lacs de faible profondeur (Zwai, Langanno, Hora Abjata, Shalla, Awasa, Margherita, Chamo, Stéphanie, Rodolphe, Baringo, Hannington, Nakuru, Elmenteita, Naivasha, Magadi, Natron, Manyara et Eyasi), dont le lac Rodolphe est le plus important. Chaque graben est flanqué par des escarpements; ceux du graben oriental sont moyennement les moins élevés et n'ont en général que quelques centaines de mètres d'élévation, bien que, par endroits, ils puissent atteindre mille mètres et même davantage (NULSON, 1946).

Ce sont les grabens qui, au cours du deuxième interpluvial, ont joué un rôle de première importance dans l'histoire de la flore et de la faune de l'Afrique orientale et australe. L'argumentation en faveur de cette hypothèse se résume à l'interprétation d'un certain nombre d'observations sur la dispersion des formations à tendance bioclimacique.

Sur les escarpements élevés, des zones de végétation peuvent se succéder. Leur composition floristique varie suivant l'altitude, l'humidité atmosphérique, la direction et la constance des alizés (massifs du Ruwenzori, du Kenya, du Kilimanjaro, p. ex.). Ces zones se déplacent corrélativement avec des changements dans les déterminants du climat local. Il en est de même sur les hauts plateaux, mais, par suite de leur plus faible élévation, de l'action prépondérante des alizés et du moindre degré d'humidité de l'air, ils sont généralement couverts d'un tapis d'herbes à dominance de graminées. C'est le cas notamment le long du graben de Kamolondo, sur les Kibara, où la végétation ligneuse, de forme rabougrie, se tient cantonnée le long du pourtour du haut plateau. Vraisemblablement la déforestation de l'Afrique orientale, au cours du second interpluvial, a commencé au départ des points les plus élevés le long du Rift Valley, là où, par suite de l'altitude moindre, les forêts ombrophiles de montagne n'ont pu se maintenir.

Comme l'a montré NILSSON (1940), les multiples lacs situés dans le Rift Valley oriental ont connu, au cours du Pléistocène, des oscillations très importantes dans le niveau de leurs eaux, ce qui a permis à certains d'entre eux de communiquer. Pendant le deuxième interpluvial, les eaux se sont abaissées progressivement et il n'est pas exclu que, sur les plages alluvionnaires, encore périodiquement inondées, se soit développée au début une végétation herbeuse, bordée sur les terres asséchées d'une formation sylvicole hétérogène, devenant xérophile par la suite. Cette transformation est à mettre à l'actif des feux roulants naturels qui, allumés dans les steppes herbeuses des hautes altitudes, s'étaient propagés en direction des lacs, principalement le long des pistes régulièrement foulées par les troupeaux de grands mammifères à large rayon d'action.

Ces conditions se trouvent réalisées au Parc National de l'Upemba, où j'ai eu l'occasion d'observer les effets des feux de brousse naturels et de juger de l'importance du transport et de la dissémination des diaspores par les grands mammifères le long de leurs itinéraires sinueux (VERHEYEN, 1951). Il se pourrait donc que la déforestation de l'Afrique orientale, au cours du deuxième interpluvial, commencée sur les hauteurs, ait rapidement gagné les basses altitudes du graben oriental.

Il se conçoit que, par rapport à l'Afrique centrale, les parties Nord et Sud du Rift Valley ont été plus rapidement transformées en steppes, par suite de leur situation dans des zones climatiques où les saisons pluvieuses et sèches alternent régulièrement. En outre, il n'est pas exclu que le grand nombre de lacs peu profonds et à berges faiblement inclinées aient favorisé l'installation plus précoce des bioclimax xérophiles dans la partie Nord du graben oriental que dans celle située en Afrique méridionale.

Indépendamment des grabens, les déforestations naturelles ont encore pu se reproduire sur les flancs des divers hauts plateaux de l'Afrique, balayés, au cours d'une grande partie de l'année, par des alizés froids à caractère continental et par conséquent pauvres en humidité.

Il est certain que les biocénoses xérophiles, qui ont progressivement envahi l'espace abandonné par les groupements botaniques ombrophiles, ne constituaient nullement des formations bioclimaciques. Elles ne pourraient correspondre qu'à des groupements pionniers fort homogènes, quant à la composition floristique et faunistique, et dont l'évolution dans le temps a été esquissée lors des considérations relatives à la notion du bioclimax.

L'extension de l'aire de dispersion des plantes xérophiles anémochores est conditionnée par la direction des vents alizés au moment de la dissémination. Ces végétaux peuvent donc former la base des groupements pionniers. Leur vitesse de migration peut être considérée comme très élevée. Il en est de même pour cette partie de la faune qui, au cours des déplacements, offre une résistance limitée aux vents, ou qui se caractérise par des tendances grégaires dont le développement est fonction du nombre des participants et dont l'évolution finale est atteinte lors des migrations massives.

Pe
mob
de l'a
ment.
que c
d'apr
sion
princi
tion d
du pr
que la
dispon
dans s
qui pe

Da
très pe
coulne
nant 81
ce cas,
que tro
gagné
végétair
ment st
aralo-ca
espèces

Com
s'appliq
d'un écl
tiques et
qu'un bi

Les d
cours de
par Hory
typique
sp.) ne j
de même
de l'Afri
fait obser
vus, Bos
dans les
du lac B
actuelles
du Tertii
a été dér

Par contre, l'expansion d'une autre partie de la faune est fonction de la mobilité de chaque espèce, mobilité qui dépend des moyens de locomotion de l'espèce, de sa taille, de ses exigences écologiques et de son comportement. Il se comprend qu'elle sera moyennement plus élevée chez les oiseaux que chez les mammifères, le rythme d'expansion de ces derniers n'étant, d'après MAYR (1941), que de l'ordre de 100 m par an. Il s'ensuit que l'extension des plantes zoochores se trouvera subordonnée à celle de la faune, principalement à celle des vertébrés supérieurs terrestres, et que l'installation des différents bioclimax xérophiles en Afrique centrale et orientale a dû prendre nécessairement un temps considérable. Dès lors il est évident que la masse des migrateurs n'a pu gagner en entier tous les habitats disponibles et que son arrière-garde, par exemple, s'est trouvée arrêtée dans sa progression et a même dû reculer au cours du pluvial suivant, ce qui peut être illustré par quelques exemples pertinents.

Du lot des plantes d'origine eurasiennne ayant progressé en Afrique, un très petit nombre seulement a pu étendre sa migration jusqu'au Sud du continent. Dans la liste établie par LEBRUX (pp. 127-132, 1947), et comprenant 81 espèces de xérophytes à des degrés divers, 40 % se trouvent dans ce cas, plus de 50 % des végétaux s'étant arrêtés à la limite Nord de l'Afrique tropicale (Nubie, Soudan, Abyssinie ou Érythrée) et les autres n'ayant gagné que l'Afrique tropicale orientale. Le foyer d'origine de ces types végétaux se situe, d'après le même auteur, dans les pays à caractère nettement steppique, s'étendant du Tibet au Nord de l'Inde et aux contrées aralo-caspiennes (jusque dans le Sud-Est de l'Europe pour certaines espèces).

Comme l'a fait observer LEBRUX (p. 133, 1947), — et cette remarque s'applique aussi à la faune, — la liste établie en vue de montrer la réalité d'un échange floristique entre les régions de savanes et de steppes asiatiques et les régions analogues de l'Afrique tropicale et subtropicale n'est qu'un bien bref raccourci des fort nombreux exemples dignes de mention.

Les dépôts fossilifères du lac kaisien formés, d'après les géologues, au cours de ce deuxième interpluvial particulièrement long, ont été étudiés par HOPWOOD (1926). Il a conclu de leur étude qu'ils représentent une faune typiquement africaine, bien qu'une influence orientale (*Hipparion*, *Elephas* sp.) ne puisse être méconnue. Il est remarquable du reste que des faunes de même âge ont été reconnues dans le Zoulouland et en divers endroits de l'Afrique australe. En reprenant la liste de HOPWOOD (1926), LÖNNBERG fait observer que les genres *Rhinoceros*, *Hipparion*, *Equus*, *Sus*, *Hylocharus*, *Bos*, *Bubalus*, *Tragelaphus*, *Apyceros* ne sont nullement représentés dans les couches fossilifères africaines centro-australes, antérieures à celles du lac Kaiso, et que ces animaux, caractéristiques des savanes africaines actuelles, ne peuvent donc être venus que de l'Asie orientale, où, au cours du Tertiaire, l'existence d'une faune apparentée et hautement spécialisée a été démontrée. Qu'il en soit ainsi pour les genres *Hipparion* et *Equus*,

par exemple, n'exclut pas que de larges réserves s'imposent toutefois quant à l'origine de la plupart des Cavicornia, des Rhinocerotidés, des Suidés et des Hyenidés, par exemple, dont la présence de représentants à caractères primitifs a été reconnue dans les gisements fossilifères du Sud-Ouest Africain datés du début du Miocène (STROMER, 1926; HOPWOOD, 1929).

Quant à l'origine de cette faune, il n'est pas impossible que, durant l'Éocène, ses précurseurs aient habité la steppe égyptienne et qu'au cours du Tertiaire le déplacement de l'équateur calorique les ait progressivement refoulés sur le haut plateau abyssin et en direction du Sud. Cette souche ancienne a pu donner dans ses deux refuges principaux, par différenciation et spéciation ultérieures dans le cadre des régions steppiques, la plupart des éléments faunistiques qui caractérisent actuellement les biocénoses xérophiles de l'Afrique australe et orientale. Nous aurons l'occasion de revenir sur cette hypothèse de travail, énoncée par STROMER (1926) et reprise par BRAESTRUP (1935).

5° La Rissienne. — La troisième phase glaciaire aurait duré, d'après SCHWARZBACH (1948) et ZEUNER (1950), environ 80.000 ans (temps absolu : depuis 230.000 à 150.000). Les conditions climatiques qui, à cette époque, régnaient en Afrique centrale rappellent beaucoup celles du deuxième pluvial, mais à en juger d'après la limite des moraines frontales abandonnées par les calottes glaciaires sur les hautes montagnes, l'abaissement de la température et l'augmentation de la pluviosité furent sensiblement atténués et par conséquent moins catastrophiques pour les biocénoses xérophiles établies dans les basses altitudes de l'Afrique centrale et orientale. Vraisemblablement une partie de ces formations a pu se maintenir en différents refuges, tandis que d'autres ont été refoulées aussi bien vers le Nord que vers le Sud.

D'après J.D. CLARK, le troisième pluvial centro-africain correspond pour la vallée du Haut Zambèze à sept phases climatiques, constituées alternativement de périodes semi-arides et humides.

6° Le Troisième Interglaciaire. — Cette période a duré, dans l'hémisphère Nord, environ 60.000 ans (SCHWARZBACH, 1948, et ZEUNER, 1950). L'interpluvial correspond en Afrique centrale à une hausse de la température et à une sécheresse relative qui, d'après MOREAU (1933), étaient comparables aux conditions climatiques actuelles. Il se conçoit qu'il a conditionné de nouvelles migrations de la flore et de la faune, beaucoup moins importantes du reste qu'au cours du deuxième interpluvial.

Ce troisième interpluvial centro-africain correspondrait, pour le Haut-Zambèze, à un climat aride à tendance désertique (J.D. CLARK). Il n'est pas impossible qu'à cette époque la steppification du paysage ait étendu ses effets même jusqu'à l'équateur en Afrique centrale, comme les galets éoliens à peu de profondeur sous le sol en un point de la forêt équatoriale (à Yangambi, au Nord de Stanleyville, notamment) semblent le prouver (VAN STRAELEN, 1941).

7°
100.00
ZEUNE
capes
la terr
impor
veaux
du ma
d'augr
de fay
montag
Pou
à ce l
suivie

8° I
(Schwa
NILSON
période
durée s
réperen
sente d
pas av
demeur

Conclusi

D'ap
interplu
de la r
d'usage
alternan
multiple
filé, au
brassage
cénoses
LEBRUN,

LÖNN
pluviale
espèces

Consi
biogéogr
les diffé
pour exp
ques pa
Voors, I

7° La Würmienne. — Le dernier glaciaire aurait duré environ 100.000 ans (temps absolu : depuis 115.000 à 15-10.000 (SCHWARZBACH, 1948; ZEUNER, 1950). Les géologues y distinguent trois phases d'extension des capes de neige et deux interglaciaires caractérisés par une légère hausse de la température. En Afrique centrale, le quatrième pluvial s'est avéré moins important que le précédent. C'est au cours de cette période que de nouveaux mouvements tectoniques se produisent et qu'on situe la formation du massif volcanique du Kivu, dont l'activité n'a certainement pas manqué d'augmenter, au moins localement, les précipitations atmosphériques et de favoriser l'extension et la migration des formations ombrophiles de montagne.

Pour la vallée du Haut Zambèze, les phases climatiques correspondantes à ce troisième pluvial centro-africain débutaient par une période humide, suivie d'une semi-aride, d'une aride et enfin d'une semi-aride (J.D. CLARK).

8° Le Postglaciaire. — Cette phase, longue de 10.000 à 15.000 ans (SCHWARZBACH, 1948), nous amène à l'époque contemporaine. D'après NILSSON (1940), le postpluvial coïncide, pour l'Afrique orientale, à une période pendant laquelle différentes phases humides et sèches de courte durée se sont succédé, mais dont l'importance ne semble pas avoir eu des repercussions sensibles sur la mosaïque de biocénoses telle qu'elle se présente de nos jours. Pour le Haut-Zambèze également, le climat ne paraît pas avoir varié beaucoup au cours du postpluvial, durant lequel il serait demeuré semi-aride (J. D. CLARK).

Conclusions.

D'après cet exposé sommaire, la succession des périodes pluviales et interpluviales centro-africaines a eu une influence importante sur le climat de la région du Haut-Zambèze, à laquelle — avec toutes les réserves d'usage — nous pouvons rattacher celle du Haut-Katanga. Cette même alternance de phases humides et arides a provoqué le remaniement des multiples biocénoses établies en Afrique depuis la fin du Pliocène et facilité, au moins en Afrique septentrionale (cfr. HAAS, 1952) et orientale, un brassage important, auquel ont participé des éléments originaires des biocénoses paléarctiques, des migrants venus de l'Afrique australe (cfr. LEBRUN, pp. 135-137, 1947), ainsi que des éléments endémiques.

LÖNNBERG attache une grande importance à cette succession de périodes pluviales et interpluviales, qu'il rend responsable de la genèse de nouvelles espèces.

Considérons cette hypothèse sous les angles de la génétique et de la biogéographie modernes, et rappelons-nous que, dans l'hémisphère Nord, les différentes époques glaciaires quaternaires ont également été invoquées pour expliquer la spéciation récente dans de nombreux groupes faunistiques paléarctiques (cfr. HUXLEY, 1943; MAYR, 1943; STEINBACHER, 1948; VOOUS, 1948; REINIG, 1950; LÜTTSCHWAGER, 1950).

Nous mettrons l'exposé à profit pour montrer que la faune des savanes herbeuse, arbustive et boisée de l'Afrique méridionale est le résultat d'une évolution endémique au départ d'une souche génétique isolée, au moins, depuis le Miocène. Ensuite que cette même faune, au cours du Pléistocène, a connu des phases d'expansion, ce qui a permis, parmi les sujets les plus mobiles, un brassage profond en Afrique orientale et, à un degré moindre, dans les steppes de l'Afrique tropicale occidentale, avec des éléments soit endémiques, soit immigrés de l'Eurasie, mais qui se trouvaient déjà installés en Afrique septentrionale depuis le Miocène également. Et enfin que cette dernière faune, à la faveur de la déforestation des grabens, au cours des interpluviaux arides, a pu pénétrer en Afrique orientale, certains éléments même jusqu'en Afrique australe (cfr. LÖNNBERG, 1929; COOKE & WELLS, 1951).

LE REFUGE DE L'AFRIQUE AUSTRALE

Dans une étude de synthèse (1946), nous avons considéré l'espèce en Ornithologie comme une unité dynamique, autonome et naturelle, dont l'origine remonte à l'ère tertiaire. Les autres unités de classification, telles la sous-espèce, la race géographique et la population géographique, auraient, par contre, une origine plus récente et certaines formes géographiques continueraient même à apparaître de nos jours (cfr. MERTENS & KRAMER, 1938; MILLER, 1939; HUXLEY, 1942; FLINT, 1948; LINDROTH, 1949; EISENTRAUT, 1949; STEINBACHER, 1948; THIENEMANN, 1950; PITELKA, 1951).

ZEUNER (1950), en se basant sur un matériel paléontologique choisi, ainsi que sur une importante bibliographie, arrive à la conclusion qu'aucune espèce nouvelle n'est apparue depuis le début du Quaternaire et que toutes les formes infra-spécifiques sont tout au plus d'âge postglaciaire : « No instance is yet known of a species developing in a faster rate than that found in the elephants (about 500.000 years), and a comparison of this rate with those observed in the evolution of subspecies suggests that species rarely, if ever, have developed at a much faster rate than that of the Pleistocene elephants. A certain minimum time appears to be required for a lineage to advance from species to species ». « It would appear that the rate of species formation in terrestrial groups (mammals and insects) lies between 500.000 and one million years and that very few species have unaltered for more than one million years ».

Suivant ces considérations motivées, il n'y a pas lieu de s'attendre en Afrique à la genèse de nouvelles espèces au cours des différents pluviaux et interpluviaux, de sorte que les fossiles des Kaiso Bone-Beds ne peuvent appartenir qu'à des espèces soit éteintes, soit légèrement transformées. Il n'est donc nullement question qu'au cours du Quaternaire aient apparus de nouveaux genres et de nouvelles familles de vertébrés supérieurs.

Ainsi nous arrivons à examiner le cas des Pique-Bœufs (*Buphagida*), qui ne se rencontrent qu'en Afrique et qui se nourrissent presque exclusive-

ment
peut
boisé
ratta
récen
deux
grand
cran
lion s
l'oise
buffle
naire.
son év
grands
ne em
méri
d'elles
jusqu'à
betail
dentale
domesti
(et en
pourvoy
avec les

Les
d'une fa
beidés
qu'il es
(1937),
genre é
dimorph
sivemen
formes
Afrique
baignes
même
p. ex.
de dispe
n'y a p
(vers le
tory). U
quelques
nitis JA
JACOBSON

ment de tiques (*Ixodidae*), qu'ils parviennent à extraire au complet de la peau des grands mammifères fréquentant la savane herbeuse, arbustive et boisée. LOWE (*The Ibis*, p. 268, 1938), ainsi que MAYR et AMADON (1951), rattachent ces oiseaux aux Sturnidés, bien qu'il n'existe aucun type d'oiseau récent qui puisse figurer comme intermédiaire morphologique entre les deux groupes systématiques. Ces Pique-Bœufs ont lié leur existence aux grands mammifères à instinct grégaire développé et qui se rencontrent communément dans les habitats à dominance de graminées. Cette association symbiotique, qui a nécessité des transformations morphologiques chez l'oiseau et des adaptations éthologiques chez le mammifère (rhinocéros, buffle, antilope, zèbre), n'est par conséquent nullement d'origine quaternaire. Elle est d'âge beaucoup plus ancien, probablement du Miocène, et son évolution a nécessité la présence permanente sur le sol africain de grands herbivores à caractère steppique. La sous-famille des Buphagidés ne comprend que deux espèces, qui toutes deux se rencontrent en Afrique méridionale et en Afrique orientale, vers le Nord jusqu'en Abyssinie, l'une d'elles (*B. africanus* L.) étendant même son aire de dispersion vers l'Ouest jusqu'au Bas-Congo et au Sénégal. Partout ces oiseaux se sont adaptés au bétail et il est vraisemblable que leur présence en Afrique tropicale occidentale est à mettre sur le compte de l'extension de l'élevage des bovidés domestiques. Si l'on situe l'origine des Buphagidés en Afrique méridionale (et en Abyssinie), on doit logiquement y admettre la présence de leurs pourvoyeurs, notamment des grands mammifères, dont l'habitat se confond avec les savanes herbeuse, arbustive et boisée claires.

Les tas d'excréments des herbivores constituent la nourriture exclusive d'une faune spéciale. Considérons le groupe des *Onitini*, parmi les Scarabéidés (*Coleoptera Lamellicornia*), qui nous intéresse spécialement parce qu'il est circonscrit à l'Ancien Monde. Dans sa « Revision des Onitides » (1937), complétée en 1951, JANSSENS groupe 120 espèces différentes dans le genre *Onitis* FABRICIUS, 1798, dont la plupart sont caractérisées par un dimorphisme sexuel très prononcé. De ce nombre, 21 se rencontrent exclusivement en Asie et, suivant l'auteur de cette revision, comprennent les formes les plus primitives: 10 espèces ne s'observent qu'en Abyssinie, 15 en Afrique occidentale, un petit nombre n'est trouvé que dans les régions baignées par la Méditerranée; quelques-unes, enfin, font preuve d'un endémisme particulier (puisqu'elles ne se rencontrent que sur le Kilimanjaro, p. ex.) et, défalcation faite d'un assez grand nombre d'espèces, dont l'aire de dispersion s'étend depuis l'Abyssinie jusqu'en Afrique méridionale, il n'y a pas moins de 35 espèces qui sont endémiques en Afrique australe (vers le Nord jusqu'à l'Angola, le Katanga et le Sud du Tanganyika Territory). C'est d'ailleurs dans cette même région que se rencontrent en outre quelques genres endémiques tels le *Megalonitis* JANSSENS, 1937; le *Tropidonitis* JANSSENS, 1937; le *Gilletellus* JANSSENS, 1937, et le *Kolbeellus* JACOBSON, 1966. Bien que les limites exactes de l'aire de dispersion des

différentes espèces n'aient pas encore été définies de façon satisfaisante, la liste établie par JANSSENS plaide déjà indiscutablement en faveur de l'hypothèse que l'Afrique méridionale et, dans une mesure moindre, les hauts plateaux du Sahara, du Soudan, de l'Afrique orientale et de l'Abyssinie ont constitué différents refuges du seul groupe des *Onitini* et de leurs pourvoyeurs (les antilopes, les buffles, les girafes). Compte tenu des réserves d'usage, nous pouvons considérer ces mêmes régions (qui, au cours du Tertiaire, se sont trouvées isolées en maintes occasions) comme autant de centres de spéciation pour les biocénoses xérophiles à dominance de graminées.

Précisons encore à l'aide de quelques exemples :

Les Colioux (*Coliidae*) constituent une famille d'oiseaux typiquement africains. Ils comprennent six espèces, dont trois sont endémiques en Afrique méridionale (vers le Nord jusqu'au Katanga, l'Angola et le Sud du Tanganyika Territory).

Rappelons-nous que le « heartwater » (une rickettsiose), dont l'extension est provoquée par les tiques *Amblyomma hebraeum* et *A. variegatum*, et le « nagana » (résultant de l'activité du trypanosome *T. brucei* et qui se répand par l'intermédiaire des glossines) sont deux maladies endémiques en Afrique méridionale et qui ont des conséquences néfastes pour le bétail et les autres animaux domestiques introduits, alors que la faune sauvage (phacochère, buffle, zèbre, antilope) jouit vis-à-vis d'elles d'une parfaite immunité. Il se conçoit que des spécialisations pareilles ne peuvent être interprétées qu'à la lumière d'une très longue période d'isolement et d'adaptation.

La famille des hyènes comprend quatre espèces, parmi lesquelles *Proteles cristatus* (SPARRMANN) et *Crocuta brunnea* (THUNBERG) qui sont endémiques en Afrique méridionale.

Les Zèbres sont exclusivement africains; ils composent deux sous-genres, dont l'un le *Dolichohippus*, se répand depuis l'Abyssinie jusqu'au Nord du Kenya, et l'autre, l'*Hippotigris* (qui comporte différentes formes locales), a son centre de différenciation en Afrique méridionale, vers le Nord jusqu'au Kenya également.

Les Antilopes du genre *Hippotragus* comprennent trois espèces, dont l'Antilope noire et le Blauwbok (ce dernier exterminé), qui sont endémiques en Afrique méridionale. L'Antilope-Cheval, par contre, qui se subdivise en différentes formes géographiques, se répand depuis l'Afrique australe jusqu'en Afrique occidentale tropicale.

La famille des Outardes comprend cinq genres qui, en Afrique, possèdent une large dispersion dans les régions arides et semi-arides (il s'agit des *Choriotis*, *Nrotis*, *Heterotetrax*, *Eupodotis* et *Lophotis*). Chacun groupe au moins deux espèces différentes, dont au moins une par genre a son centre de dispersion en Afrique méridionale.

Ces
sud-af
xéroph
certain
de disp
exemp
cours c
(cfr. R

Sch
système
(les do

Eocè
Olig
Mioc
Plioc
Plioc

espèces

Holo

L'int

de zibne

par rapp

orientale

de circo

Il est

de la be

l'altérna

perturba

organism

parfaits,

l'évolutio

ancienn

En se

les don

que, cha

de la sp

giné anc

WOLF, B

1951; M

Il est

de faits

l'installe

Ces quelques exemples suffisent déjà à montrer l'importance du refuge sud-africain (comme centre de spéciation) pour la faune des biocénoses xérophiles, et comment à la faveur de conditions climatiques spéciales, certains éléments ont pu rayonner vers le Nord pour se constituer une aire de dispersion s'étendant des deux côtés de l'équateur. Il se conçoit que des exemples ayant pour but d'illustrer l'importance des phases d'isolement au cours du Tertiaire pourraient être choisis dans chaque groupe systématique (cfr. ROBERTS, 1935; FRIEDMANN, 1937; BASILEWSKY, 1951, e. a.).

Schématiquement, les différenciations successives dans les groupes systématiques pourraient être situées dans le temps de la manière suivante (les données chronologiques d'après HOLMES, 1947) :

Éocène : a débuté il y a 50 millions d'années; genèse des sous-familles.

Oligocène : a débuté il y a 38 millions d'années; origine des genres.

Miocène : a débuté il y a 26 millions d'années; genèse des sous-genres.

Pliocène : a débuté il y a 12 millions d'années; origine des espèces.

Pléistocène : a débuté il y a 600.000 années; d'abord genèse des sous-espèces et ensuite celle des races géographiques.

Holocène : a débuté il y a 10.000 ans; genèse des formes locales.

L'interprétation de ce tableau chronologique permet avantagement de situer la valeur systématique des formes endémiques de l'Afrique australe par rapport à celles de l'Abyssinie et de l'Afrique tropicale occidentale et orientale et à celle des espèces qui, au cours du Pléistocène, à la faveur de circonstances particulières, ont rayonné dans tous les sens.

LE MÉCANISME DE LA SPÉCIATION

Il est généralement admis que la dislocation des continents, la migration de la bande climatique équatoriale, l'orogénèse active à partir du Miocène, l'alternance de périodes froides-humides et chaudes-sèches ont causé des perturbations dans la continuité des aires de dispersion de la plupart des organismes terrestres et aquatiques dulcicoles. Des isolements plus ou moins parfaits, pendant des périodes très longues, ont sans aucun doute stimulé l'évolution et la différenciation des espèces au départ de souches génétiques anciennes.

En se basant sur les résultats de la génétique moderne, ainsi que sur les données d'ordres anatomique, écologique, éthologique et biogéographique, chaque auteur essaie de se former une idée personnelle du mécanisme de la spéciation, qui s'avère beaucoup plus compliqué qu'on se l'était imaginé anciennement (cfr. ROBSON & RICHARDS, 1936; HUXLEY, 1943; SCHINDEWOLF, 1944/1945; LACK, 1944 et 1949; MAYR, 1949; PITELKA, 1951; MILLER, 1951; MORIYA, 1951; CARTER, 1951).

Il est incontestable que, dans le fouillis presque inextricable constitué de faits scientifiquement établis et d'hypothèses élégamment échafaudées, l'intuition de l'auteur joue un rôle prépondérant et que, par conséquent,

chaque nouvel essai en vue d'expliquer les différentes phases, qui ont présidé à l'évolution, mérite de retenir notre attention. A la lumière de certaines idées développées précédemment, on peut concevoir que la diversification des espèces naturelles a bien pu se dérouler au rythme des phases évolutives suivantes :

I. — Dans chaque biocénose à tendance climacique, l'évolution marque un temps d'arrêt. Les composants floristique et faunistique n'accusent guère de fluctuations importantes dans le nombre, et, par suite de l'interférence des multiples facteurs léthaux d'ordres biotique et abiotique, ils se caractérisent : 1° par un patrimoine génétique sensiblement homozygote; 2° par une dispersion équilibrée sur toute l'étendue de l'aire occupée par la biocénose; 3° pour la faune des vertébrés, par un tempérament nettement asocial, leurs associations temporaires se composant surtout de sujets jeunes ou d'espèces différentes.

II. — Surviennent progressivement des changements dans le climat ou dans le modelé du relief. Ils détermineront l'émigration graduelle de la plupart des éléments caractéristiques de la biocénose affectée et l'infiltration progressive d'un lot important de constituants d'associations bioclimaciques étrangères.

III. — La phase qui marque la transition d'un état d'équilibre (entre la biocénose et le climat ou le relief) à un autre peut s'étendre sur une période exceptionnellement longue, au cours de laquelle des biocénoses à tendance subclimacique se constituent, fait qui est attribuable aux différences foncières dans le pouvoir disséminateur ou migrateur des composants du nouveau groupement final.

IV. — Les associations subclimaciques se caractérisent : 1° par leur composition floristique et faunistique plus ou moins homogène; 2° par des épanouissements massifs; 3° quant à la faune des vertébrés supérieurs, par un accroissement des tendances sociales dans les relations intraspécifiques. L'absence ou la carence temporaire de parasites (vecteurs de maladies), de prédateurs, de compétiteurs pour l'espace et la nourriture et le brassage intime d'éléments non sélectionnés détermine à la longue — grâce au phénomène de l'auto-domestication — une hétérozygotie plus ou moins prononcée. C'est d'ailleurs ce dernier phénomène qui, à notre époque, est à l'origine de la diversification morphologique de nos multiples espèces d'animaux domestiques (cfr. NACHTSHEIM, 1938; HAYS, 1940; BERG, 1941; SHRODE & LUSH, 1947; LEDYARD STEBBINS, 1949; KAGELMANN, 1950; MIKULICZ-RADECKI, 1950; HERRE, 1950 et 1951). Les reproductions massives de la faune conduisent invariablement soit à des éclipses périodiques, soit à des migrations englobant la totalité ou une partie seulement des effectifs locaux. L'éloignement des migrants de leur région d'origine peut être temporaire, mais il arrive aussi que les éléments qui participent aux exodes s'établissent à demeure dans des habitats éloignés plus ou moins conformes à leurs

exigen
1943;
TREW
autodo
s'épar
de so
effets
dus q
abioti
conséq
accen
plus h

Les
dégrad
d'un e
dra d'
trou p
local.

V.
ne tard
à patri
l'évolu

Le
ours d
de la d
et bol
même
que che
tempé
tant bio

A la
spécia
Parc Na
lorique
et qui
la région

L'inv
Kibara
en jadis
aurait ét
de parl

exigences écologiques (cfr. ELTON, 1930 et 1938; SHIVONEN, 1941; HUXLEY, 1943; KALELA, 1944 et 1946; SHELFORD, 1945; GROSS, 1947; LACK, 1947; TREWAVAS, 1947; EICHLER, 1948; MAYR, 1949; POLL, 1951). Une population autodomestiquée, à patrimoine génétique hétérozygote qui émigre, qui s'éparpille et qui, par la réduction de ses effectifs et l'affaiblissement de son penchant social, se fixe et s'isole dans l'espace, s'expose aux effets de la sélection par la voie de l'élimination progressive des individus qui ne parviennent pas à résister aux facteurs léthaux biotiques et abiotiques inhérents aux nouveaux habitats colonisés. L'adaptation est par conséquent passive. La diversification et la transformation se trouveront accentuées à mesure que le substrat génétique de la forme-souche sera plus hétérozygote (cfr. WRIGHT, 1940; FORD, 1945; CARTER, 1951).

Les changements dans le climat et dans le relief, qui procèdent à la dégradation d'un bioclimax, peuvent donc entraîner l'autodomestication d'un certain nombre d'éléments biocénotiques dont l'hétérozygotie deviendra d'autant plus prononcée que les séries régressives et progressives mettront plus de temps pour aboutir à un nouveau groupement bioclimacique local.

V. — Si le climat tend à se stabiliser, des formations bioclimaciques ne tarderont pas à se réinstaller. Les composants floristique et faunistique à patrimoine génétique homozygote s'y équilibreront bientôt, de sorte que l'évolution y marquera à nouveau un temps d'arrêt.

Le climat instable et les modifications dans le modelé du relief au cours des cycles géographiques passés peuvent donc être rendus responsables de la disparition et de la transformation de nombreuses formes zoologiques et botaniques et de la genèse de bien d'autres, dont certaines continuent même à apparaître de nos jours dans les formations subclimaciques, ainsi que chez les animaux domestiques et acclimatés quand on a pris soin de tempérer leur penchant asocial et quand le contrôle des facteurs léthaux, tant biotiques qu'abiotiques, a été réalisé.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

A la lumière des données paléoclimatiques et des notions relatives à la spéciation et au bioclimax, l'analyse zoogéographique de l'avifaune du Parc National de l'Upemba nous fournit les éléments pour expliquer l'histoire des formations bioclimaciques qui s'y sont succédé dans le temps et qui ont déterminé la composition faunistique et floristique actuelle de la région qui nous occupe.

L'inventaire avifaunistique de la savane herbeuse du haut plateau des Kihara plaide en faveur de l'hypothèse suivant laquelle ce biotope aurait eu jadis une extension beaucoup plus considérable que de nos jours et aurait été en communication directe avec les savanes du même type sises de part et d'autre de l'équateur et qui se rencontrent actuellement à des

altitudes assez élevées. L'extension d'une savane herbeuse xérophile coïncide avec une diminution de la température moyenne annuelle, une alternance de saisons sèche et humide très marquées, un régime d'alizés secs et froids, de précipitations peu abondantes et irrégulières ainsi que de feux de brousse naturels. Ces conditions ont pu se réaliser au cours du deuxième interpluvial, particulièrement long et pendant lequel un climat désertique a régné dans la vallée du Haut Zambèze. Ceci aurait permis aux éléments faunistique et floristique, caractérisant la savane herbeuse xérophile de l'Afrique méridionale et des hauts plateaux du Nord-Est africain, d'étendre considérablement leurs aires de dispersion, d'établir des contacts en Afrique orientale le long du Rift Valley, et ensuite d'être l'objet d'un brassage intime sur toute l'étendue africaine où leur biotope s'était formé. Ne perdons pas de vue qu'au cours de ces migrations, le rythme de rayonnement de chaque espèce est subordonné à différents facteurs, d'ordre surtout écologique, de sorte que plusieurs types d'oiseaux n'ont pu coloniser l'entière de la savane herbeuse xérophile devenue disponible pendant ce long et aride interpluvial. Il se conçoit que durant cette même époque, la galerie forestière, dénommée « des hautes altitudes », a pu largement bénéficier des mêmes circonstances climatiques, et que des contacts ont pu s'établir à des altitudes sensiblement moins élevées avec des éléments similaires refoulés ou immigrés d'autres régions. Pendant le grand interpluvial, les formations ombrophiles bioclimaciques ont rétréci leur espace vital et, en différents endroits de l'Afrique tropicale et subtropicale, il a dû ainsi se constituer un certain nombre de refuges de superficie variable, où les effectifs faunistique et floristique, réduits de manière considérable, ont pu se maintenir dans des conditions écologiques assez normales.

Après le climax du deuxième interpluvial, les précipitations atmosphériques ont graduellement augmenté, concurremment avec une hausse de la température. Il en est résulté que l'étendue de la savane herbeuse xérophile et de sa galerie forestière s'est progressivement rétrécie, et que les savanes arbustive et boisée qui couronnent actuellement le haut plateau des Kibara ont pu se dégager de l'étreinte climatique du grand interpluvial et, au cours de leur expansion, serrer de près le retrait de la savane herbeuse vers les hauts plateaux. Des refuges importants et isolés de longue date, propres à ces deux groupements forestiers xérophiles, devaient exister, selon toute évidence, dans la partie Nord-Ouest de l'Afrique méridionale (Angola, Katanga, Rhodésie du Nord) ainsi que dans le Nord-Est africain.

Pendant cette même période, caractérisée par une hausse de la température et une augmentation lente, mais graduelle, des pluies, le biotope de la savane boisée, dite « des basses altitudes », a pris une extension considérable et a pu devenir à son tour le dominant du faciès végétal de l'Afrique orientale et subtropicale. Un nombre important d'éléments floristiques et faunistiques ont participé aux migrations transéquatoriales et, compte tenu des rythmes de rayonnement spécifique, la période d'expansion et de brassage a été particulièrement longue.

La
du tro
ries fo
aussi l
altitud
occupé
plus hy
au côté
altitud
Brachy
occupe
Afrque
ou certa
tenir à
l'altitud
rocaille
rescentes
du grand
et chaud
ment dis
plausible
plateau
de 1.810
et boisée

L'inter
moins po
encore un
ciques xé
groupeme
sont trou
stations r
favorable

Une a
lativemen
expansion
ler en ma
philes du

Ce de
côté, par
l'autre, pu
altitudes,
qui, de n
piques.

La hausse de la température et l'augmentation de la pluviosité, au cours du troisième pluvial, ont diminué de façon notable l'espace vital des galeries forestières des hautes altitudes et celui des savanes arbustive et boisée, aussi bien des hautes que des basses altitudes. Des migrations en direction altitudinale ont eu lieu et les stations abandonnées ont été progressivement occupées par des formations botaniques plus serrées, plus luxuriantes et plus hygrophiles, originaires principalement des régions équatoriales. C'est au cours de ce pluvial que les galeries forestières dites « des moyennes altitudes », ainsi que la grande forêt katangaise (le complexe *Isobertinia-Brachystegia*), ont pris une réelle importance dans la région qui nous occupe, et que leurs espèces pionnières ont pu s'insinuer profondément en Afrique méridionale et s'installer jusque sur le haut plateau des Kibara, où certaines d'entre elles, telles les *Raphia*, par exemple, ont pu se maintenir à l'état relictual, jusqu'à nos jours dans la vallée de la Katongo, à l'altitude de 1.700 m. C'est d'ailleurs dans la même vallée, sur une pente rocailleuse et aride, que j'ai noté la présence de quelques *Ericacées* arborescentes qui, à leur tour, pourraient être considérées comme des témoins du grand interpluvial. Il est improbable que pendant cette époque pluvieuse et chaude, la savane herbeuse du haut plateau des Kibara ait complètement disparu (influence protectrice de l'altitude et des alizés), mais il est plausible que les galeries forestières sur les points culminants du haut plateau étaient alors plus développées (présence à Mukana — à l'altitude de 1.810 m — du *Dendrohyrax arboricole*) et que les formations arbustive et boisée bordières remontaient davantage les vallées que de nos jours.

L'interpluvial qui a succédé au troisième pluvial était caractérisé, au moins pour la région du Haut Zambèze, par des changements climatiques encore une fois très sensibles. Il en est résulté que les formations bioclimatiques xérophiles ont pu temporairement prendre l'avantage et que les groupements immigrés lors de la période chaude et pluvieuse antérieure se sont trouvés isolés de leur région d'origine et disséminés sous forme de stations relictuelles là où, localement, les conditions écologiques sont restées favorables à leur survivance.

Une augmentation de la pluviosité au début du dernier pluvial, corrélativement à une hausse de la température, a mis un frein à la nouvelle expansion des formations xérophiles, qui, vraisemblablement, ont dû reculer en maints endroits pour céder la place aux groupements assez ombrophiles du pluvial précédent.

Ce dernier pluvial nous amène enfin au postpluvial, marqué, d'un côté, par une expansion des savanes herbeuse, arbustive et boisée, et, de l'autre, par un nouveau rétrécissement des galeries forestières des moyennes altitudes, ainsi que de l'étendue de la grande forêt katangaise, évolution qui, de nos jours, se trouve précipitée par de multiples facteurs anthropiques.

Au cours des diverses successions climatiques, chaque biotope a connu des périodes critiques et prospères. Le renversement continu des situations a contribué dans une large mesure au brassage des éléments faunistique et floristique d'origines diverses, ainsi qu'à la création de refuges qui ont forcé les espèces à vivre temporairement sur des effectifs réduits. Le relâchement après l'isolement a présidé aux remaniements chromosomiques qui sont à la base des différenciations morphologiques, phénomène auquel les oiseaux appartenant aux groupes des *Passeres*, des *Pici* et des *Caprimulgi*, par exemple, se sont avérés très sensibles.

Il importe enfin de signaler que, tout récemment, MOREAU (1952) a publié un article fouillé qui traite pratiquement de tous les problèmes soulevés dans le présent chapitre. Il est remarquable que nos conclusions sont en partie diamétralement opposées, ce qui — à mon avis — peut être attribué aux faits que nous n'avons pas consulté la même bibliographie et que notre matériel de comparaison a été foncièrement différent. Une discussion basée sur l'analyse des arguments sortant du cadre du présent ouvrage, je me permets de renvoyer le lecteur au travail de R. E. MOREAU, à des fins de comparaison.

CONSIDÉRATIONS SUR LE POIDS DE L'OISEAU

Au cours de l'exploration, j'ai pesé un nombre considérable d'oiseaux fraîchement tués. Toutes les pesées ont été faites à l'aide d'une bascule réglable permettant des écarts de 0 à 7.500 grammes. Je regrette que le temps m'ait fait défaut pour peser tous les oiseaux recueillis et que le hasard ait voulu que, pour de nombreuses espèces, je n'aie pas réussi à établir des moyennes, par défaut de spécimens en nombre suffisant. Malgré ces lacunes, j'ai néanmoins pu rassembler quantité de données précises dont l'interprétation m'a permis de dégager quelques règles et constatations qui ne sont pas dépourvues d'intérêt :

1° Au cours de l'année, le poids de l'oiseau oscille normalement autour d'une moyenne. On peut établir les écarts et la moyenne selon deux méthodes :

a) en capturant, en relâchant et en recapturant les mêmes individus bagueés des années durant;

b) en tuant bon nombre d'oiseaux à des intervalles assez réguliers au cours de l'année.

En égard aux collections qui devaient être formées, j'ai appliqué invariablement la seconde méthode, qui présente certains avantages sur la première. Elle permet notamment de déterminer avec précision le sexe, d'apprécier l'état de développement des gonades, de voir si le système digestif — au moment de la capture — est bourré ou non de substances

alimen
couche
WOLFS
A n
l'année
par PA
sur Zo
BALDW
sur Sp
collis,
sur Pa
d'ensem
ou se r
effectue
l'avifau
cfr., p.
Par
effectué
autres s
certaine
(1954), l
pour les
exclu q
Classe d
2° Cl
maxim
mure, n
Numid
pectoralis
P. biline
L. minor
geri, Tre
stouti sch
orientalis,
Melittoph
phaga ph
Camaropte
stomsi, D
Chloropte
catius ang
thua beng
chura caci
3° Che
soit, inég
élevé rev